**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”
Centro de Energia Nuclear na Agricultura**

**O efeito da transposição na decomposição de folhas de diferentes espécies
arbóreas entre a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Montana do
litoral norte do Estado de São Paulo**

Juliana Antonio

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestra em Ciências. Área de concentração: Ecologia
Aplicada

**Piracicaba
2017**

Juliana Antonio
Bacharel e Licenciada em Ciências Biológicas

O efeito da transposição na decomposição de folhas de diferentes espécies arbóreas entre a Floresta Ombrófila Densa de terras baixas e montana do litoral norte do Estado de São Paulo

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:
Prof. Dr. LUIZ ANTONIO MARTINELLI

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestra em Ciências. Área de concentração: Ecologia
Aplicada

**Piracicaba
2017**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP**

Antonio, Juliana

O efeito da transposição na decomposição de folhas de diferentes espécies arbóreas entre a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Montana do litoral norte do Estado de São Paulo / Juliana Antonio. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2017.
87 p. : il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". Centro de Energia Nuclear na Agricultura.

1. Home Field Advantage 2. Fauna do solo 3. Mata Atlântica 4. Serapilheira
5. Qualidade nutricional I. Título

CDD 634.94
A634e

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Luiz Antonio Martinelli, por todo o apoio científico e pessoal ao longo do desenvolvimento deste projeto de mestrado. Ser sua aluna foi uma grande experiência de vida. À minha família, que desde 2009 tem me dado todo o suporte e incentivo para continuar com os estudos e ser uma boa bióloga. Obrigado por me permitirem chegar onde cheguei.

Ao meu namorado Neliton Lara, por todo o amor, incentivo e companheirismo ao longo do desenvolvimento do projeto. Sua ajuda nas diferentes etapas foi sempre muito importante e me proporcionou um sentimento reconfortante de que tudo estaria bem.

Aos professores do Laboratório de Ecologia Isotópica, Plínio B Camargo e Marcelo Z Moreira por todo o suporte e auxílio sempre que necessário.

Aos técnicos do Laboratório de Ecologia Isotópica, Edmar Mazzi, Fabiana Adorno, Maria Antonia e Geraldo de Arruda, por toda a ajuda no preparo do experimento, coletas de campo e análise das amostras. A participação de vocês foi fundamental.

À parceira de mestrado e amiga, Gabriela Medeiros por todos os momentos e “perrengues” compartilhadas ao longo dos nossos projetos. Costurar inúmeros *litter bags* não teria sido a mesma experiência sem a sua companhia.

À doutora Luciana Coletta, por ter me iniciado na vida científica e por sempre me ajudar e incentivar em todos os momentos. Você sempre foi um porto seguro Lu.

Aos companheiros de laboratório, Rafa, Bethe, Juliana, Fernanda, Aline, Lucas, Leonardo, Siglea, Taciana, Luciana, Luiza, Cris e Osmarina por todas as conversas, risadas, cafés na copinha, dicas e conselhos ao longo de todo o mestrado.

Aos estagiários que me ajudaram na confecção dos *litter bags* e limpeza do material, Raul, Thais, Jessica, Xororó e Etoe.

As minhas amigas da república Marikota, por todo o carinho, companheirismo e por sempre sentirem orgulho de ter mais uma marikotinha na pós-graduação.

Aos meus amigos e companheiros de casa José Wagner, Henrique e Ricieri pelos bons momentos compartilhados e pela troca de experiências acadêmicas e científicas.

Ao Programa de Ecologia Aplicada, e a sua secretária Mara, pelo suporte acadêmico e por toda a ajuda prestada.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do estado de São Paulo (FAPESP) pelo suporte financeiro concedido na forma de bolsa de mestrado regular - Processo 2013/26215-3, e oportunidade de estágio no exterior através da bolsa BEPE- processo 2015/09635-4.

A todos que participaram ou contribuíram de alguma forma para o desenvolvimento deste projeto de mestrado.

...O meu muito obrigado.

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT	9
1 INTRODUÇÃO	11
1.1 Objetivo	15
1.2 Hipóteses	15
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	19
2.1 Decomposição de serapilheira	19
2.2 A hipótese do Home Field Advantage	21
2.3 Organismos do solo	23
2.4 Mata Atlântica	25
3 MATERIAL E MÉTODOS	27
3.1 Área de Estudo	27
3.2 Caracterização do solo e vegetação das florestas de terras baixas e montana localizadas nas áreas de estudo dos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia	29
3.3 Experimento de decomposição com permuta de material vegetal entre a floresta de terras baixas e montana	31
3.3.1 Coleta das folhas senescentes	31
3.3.2 Delineamento experimental e preparo dos <i>litter bags</i>	32
3.3.3 Instalação do experimento nas áreas dos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia	33
3.3.4 Coleta dos <i>litter bags</i> e determinação da taxa de decomposição	35
3.4 Determinação da celulose, lignina, polifenóis, fósforo e cinzas na serapilheira inicial e nos detritos foliares	36
3.5 Determinação do carbono, nitrogênio, suas razões estequiométricas e relações isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) na serapilheira inicial e nos detritos foliares	37
4 ANÁLISES DOS DADOS	39
5 RESULTADOS	41
5.1 Qualidade inicial da serapilheira das espécies <i>Rustia formosa</i> e <i>Licania hoehnei</i>	41
5.2 Influência da qualidade inicial da serapilheira, ambiente de origem e fauna do solo na decomposição e ocorrência do HFA	41
5.3 Variações nas concentrações e razões estequiométricas do C, N e P nos detritos foliares	45
5.3.2 Variações na composição isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) dos detritos foliares	49

5.4 Variação na concentração dos compostos orgânicos dos detritos foliares ao longo da decomposição.....	51
6 DISCUSSÃO.....	59
7 CONCLUSÃO.....	65
REFERÊNCIAS	67
ANEXOS.....	81

RESUMO

O efeito da transposição na decomposição de folhas de diferentes espécies arbóreas entre a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Montana do litoral norte do Estado de São Paulo

A decomposição de serapilheira é um processo fundamental para a ciclagem de nutrientes e a manutenção da fertilidade dos solos em florestas tropicais. Além disso, contribui com os fluxos de carbono para a atmosfera, sendo constantemente discutida no âmbito das mudanças climáticas globais. Dentre os fatores que influenciam na sua dinâmica, o local de origem das espécies vegetais, a qualidade nutricional da serapilheira e a comunidade decompositora do solo tem recebido destaque. Interações entre plantas e decompositores que resultam em uma maior decomposição no local de origem das espécies vegetais em relação a um local externo são denominadas “home field advantage” (HFA). O presente estudo teve como objetivos investigar a ocorrência do HFA, bem como a influência das interações entre o local de origem das espécies vegetais, os decompositores do solo e a qualidade nutricional do material vegetal na decomposição de serapilheira em áreas de Floresta Ombrófila Densa Atlântica de terras baixas e montana localizadas no litoral norte do estado de São Paulo. Para isso foi realizado um experimento de decomposição com permuta de material foliar entre as florestas de terras baixas e montana com duração de 250 dias, utilizando folhas senescentes da espécie *Rustia formosa*, proveniente da floresta de terras baixas, e *Licania hoehnei*, proveniente da floresta montana, e *litter bags* com diferentes aberturas de malha para controlar a inclusão exclusão da meso e macro fauna do solo. Também foram quantificadas as concentrações de nutrientes, compostos orgânicos e composição isotópica para determinação da qualidade inicial das serapilheiras e sua dinâmica durante a decomposição. As diferenças na qualidade inicial das espécies não causou diferenciação entre as suas taxas de decomposição. As taxas de decomposição foram semelhantes entre espécies e ambientes, não sendo verificada maior velocidade de decomposição associada com a interação entre as espécies e seus ambientes de origem, o que indica ausência de HFA. Além disso, não foi verificado efeito positivo da fauna do solo na decomposição. A dinâmica química dos detritos foliares evidenciou a imobilização de nitrogênio e acúmulo de lignina ao longo da decomposição, o que indica limitação na atividade microbiana por nitrogênio e baixa qualidade da serapilheira de *Rustia formosa* e *Licania hoehnei*. As variações nas concentrações de carbono, nitrogênio e fósforo influenciaram a dinâmica da decomposição ao longo do tempo. Esse estudo contribui para compreensão de como fatores importantes na decomposição interagem em ecossistemas tropicais, e aponta a importância da qualidade da serapilheira e disponibilidade de nutrientes no ambiente como direcionadores da decomposição.

Palavras-chave: Home Field Advantage; Fauna do solo; Mata Atlântica; Serapilheira; Qualidade nutricional

ABSTRACT

The effect of transposition on decomposition of leaves of different tree species between Lowland Atlantic forest and Montane Atlantic forest in the coastal area of Sao Paulo state

Litter decomposition is a key process for nutrient cycling and maintenance of soil fertility in tropical forests, contributing to carbon fluxes to the atmosphere and being constantly discussed in the global climate change scenario. Among the main factors that control decomposition, the place of origin of species, litter quality and soil community are currently with great attention. Interactions between plants and decomposers that lead to a fast decomposition in the place of origin of species related to other sites and species are called home field advantage (HFA). The goal of this study was to investigate the occurrence of HFA, as well the influence of interactions between place of origin, soil decomposers and litter quality on the litter decomposition in areas of lowland and montane Atlantic forest located in the north coast of Sao Paulo state. For this it was performed an decomposition experiment with transplant of litter of *Rustia Formosa*, from lowland forest, and *Licania hoehnei*, from montane forest, between the two forests, with duration of 250 days, using litter bags with different mesh sizes to allow and exclude the access of meso and macro soil fauna. It was also quantified nutrient and organic compounds concentration to determine the initial litter quality and its dynamics during decomposition. The differences in initial litter quality between species did not cause differentiation in the decomposition rate. The decomposition rates were similar between species and ambient, with no faster decomposition associated with the interaction between species and its local places of origin, which indicates lack of HFA. Besides that, there was no positive effect of soil fauna on the decomposition. The chemical dynamics of litter pointed out nitrogen immobilization and lignin accumulation during decomposition, which indicates microbial limitation by nitrogen and low litter quality of *Rustia Formosa* and *Licania hoehnei*. The variations in carbon, nitrogen and lignin concentration influenced the dynamics of decomposition during the time. This study contributed to the comprehension of how important factors of decomposition can interact in tropical ecosystems, and pointed the importance of litter quality and nutrient availability of the ambient as drivers of decomposition.

Keywords: Home Field Advantage; Soil fauna; Atlantic forest; Litter; Nutritional quality

1 INTRODUÇÃO

A decomposição é considerada um dos processos ecológicos de maior importância nos ecossistemas terrestres (GABRIEL-PEREZ et al., 2013), pois colabora com a manutenção da fertilidade dos solos através da liberação de nutrientes que estão contidos na biomassa vegetal e animal (SWIFT et al., 1979; AUSTIN et al., 2014). Além disso, a decomposição também influencia nas trocas de carbono entre o solo e a atmosfera através de alterações em um dos maiores reservatórios deste elemento no planeta, a matéria orgânica do solo (MOORE; BRASWELL, 1994; GHOLZ et al., 2000), que por sua vez desempenha papel crucial na mitigação dos efeitos das mudanças climáticas (GRAÇA et al., 2005; PRESCOTT, 2010). Por ser um processo que ocorre em grande escala e integra ações de organismos vivos é suscetível à influência de diversos fatores tais como condições climáticas (temperatura e umidade), qualidade da serapilheira (teores de nutrientes e compostos estruturais e de defesa das plantas) e as propriedades bióticas e abióticas do solo, com importante destaque para a comunidade de organismos decompositores (MEENTENMEYER, 1978; SWIFT; ANDERSON, 1989; GHOLZ et al., 2000; HÄTTENSCHWILER et al., 2005; CORNWELL et al., 2008; POWERS et al., 2009; AUSTIN et al., 2014; HANDA et al., 2014; VEEN et al., 2015). Todos estes fatores estão interligados e alternam seu grau de influência conforme a região (e.g. trópicos ou zonas temperadas) e a escala de análise (e.g. escala global ou regional) (LAVELLE et al., 1993; GESSNER et al., 2010).

Em ecossistemas tropicais úmidos as temperaturas elevadas e os altos índices de umidade são constantes ao longo do ano e considerados, de forma geral, favoráveis e não limitantes para uma plena atividade dos decompositores (LAVELLE et al., 1993). Nestas condições, fatores como a qualidade nutricional da serapilheira, determinada pelas concentrações de nutrientes e compostos orgânicos, e a comunidade decompositora do solo são considerados mais relevantes no papel de reguladores do processo de decomposição do que condições climáticas (LAVELLE et al., 1993). Nesse sentido, estudos vêm se concentrando nas interações entre a comunidade decompositora do solo e a qualidade nutricional da vegetação, a fim de compreender melhor, por exemplo, qual a influência que uma serapilheira com determinada heterogeneidade química têm sobre os decompositores e como as relações entre estes elementos podem alterar as taxas de decomposição (HÄTTENSCHWILER et al., 2005; GESSNER et al., 2010; GIEBELMANN et al., 2011; AUSTIN et al., 2014; HANDA et al., 2014; PRESCOTT; GRAYSTON, 2013). Nas últimas décadas algumas hipóteses têm sido estabelecidas para explicar como interações entre planas

e decompositores influenciam na dinâmica da decomposição em diversos ecossistemas, sendo uma delas a hipótese do *Home Field Advantage* (HFA) (GHOLZ et al., 2000).

A expressão *Home Field Advantage* advém de competições esportivas e pode ser traduzida de forma livre como “a vantagem de se jogar em casa”. Em linhas gerais, esta hipótese assume que a decomposição de uma determinada planta ocorrerá de forma mais rápida no seu local de origem quando comparada a decomposição desta mesma planta caso ela esteja em um local diferente de onde foi produzida, devido a interação entre a qualidade do material vegetal e os decompositores locais. Além disso, a decomposição de um material vegetal local será mais rápida do que a decomposição de um material vegetal externo introduzido a partir de um diferente ambiente, o que representa uma vantagem adaptativa local na decomposição sobre demais espécies vegetais externas (GHOLZ et al., 2000; AYRES et al., 2009; COQ et al., 2012; AUSTIN et al., 2014). Os mecanismos pelos quais o HFA ocorre consistem no fato de plantas apresentarem uma ampla variação interespecífica e intraespecífica na composição química de suas folhas, que representam a principal fonte de alimento para os organismos do solo. Dessa forma, ao decompor o material vegetal ocorre uma interação entre decompositores e substrato que age como uma pressão de seleção e favorece organismos que sejam metabolicamente capazes de acessar rapidamente as diferentes fontes de energia e nutrientes disponíveis no material vegetal produzido localmente (AYRES et al., 2009; GESSNER et al., 2010; COQ et al., 2011). Isso configura um fator estruturante na comunidade decompositora e possibilita uma especialização entre organismos e suas plantas adjacentes, de forma que ambos sejam beneficiados pela rápida liberação de energia e nutrientes no solo (TOWNSEND et al., 2008; SANCHES et al., 2009; FANIN et al., 2012; FRESCHET et al., 2012; WANG et al., 2013).

Como mencionado anteriormente, a ação dos organismos decompositores é influenciada pela composição nutricional das plantas, que por sua vez apresentam uma ampla variação interespecífica e intraespecífica com diferentes teores de lignina, polifenóis, compostos lábeis e nutrientes como nitrogênio (N) e fósforo (P) (TOWNSEND et al., 2007; HÄTTENSCHWILER et al., 2008; CORNWELL et al., 2008). A lignina é um dos compostos orgânicos mais recalcitrantes presente nos tecidos vegetais, e quanto maior sua concentração, maior a energia e especialização necessária aos decompositores para quebrar suas moléculas e acessar os compostos energéticos no interior das células durante a decomposição (HÄTTENSCHWILER et al., 2010; RAHMAN et al., 2013). Polifenóis são compostos secundários que podem inibir ou retardar a ação microbiana durante a decomposição devido a ação como mecanismos de defesa contra herbivoria (COQ et al., 2010; HÄTTENSCHWILER

et al., 2010). As concentrações de N e P e suas razões estequiométricas são os indicadores mais utilizados na determinação da qualidade nutricional das espécies vegetais, pois são elementos importantes para o metabolismo dos decompositores que ocasionam a redução na atividade microbiana e na taxa de decomposição quando em baixa disponibilidade, sendo que quanto maior a concentração destes nutrientes, maior é a qualidade do material a ser decomposto (MELILLO et al., 1982; TOWNSEND et al., 2007; MOOSHAMMER et al., 2012; BARANTAL et al., 2014). Embora a decomposição nas florestas tropicais seja realizada majoritariamente pela ação de fungos e bactérias, a fauna do solo também é reconhecida como participante ativo neste processo, e está igualmente sujeita as influências da qualidade da serapilheira durante o processo de obtenção de alimento e energia a partir de materiais vegetais (SETALA et al., 1996; BRUSSAARD, 1998; WALL et al., 2008; GARCIA-PALACIOS et al., 2013; BARANTAL et al., 2014).

Organismos que compõe a fauna do solo são classificados de acordo com seu tamanho corporal em micro (larvas pequenas), meso (colêmbolas e ácaros) e macrofauna (minhocas e formigas), e de acordo com a função desempenhada durante a decomposição em fragmentadores, micro-herbívoros e predadores (FABER, 1991; YANG et al., 2012). Apesar das ações sobre a serapilheira diferirem entre os grupos, a influência na decomposição é semelhante, e ocorre através da estimulação da ação microbiana pela disponibilização e transformação dos nutrientes da serapilheira, pelo controle populacional microbiano através da predação ou pela redução dos predadores naturais da microbiota (CARRILLO et al., 2012; YANG et al., 2012). Como grande parte da energia necessária para suas funções vitais é obtida da matéria orgânica em decomposição, a fauna do solo também está sujeita as influências da qualidade nutricional da serapilheira, interagindo com a mesma nos processos de obtenção de alimento. Muitas plantas possuem compostos específicos de defesa contra herbivoria que continuam presentes mesmo após a senescência de suas folhas, podendo diminuir a ação da fauna do solo, o que provoca o estabelecendo de especializações e preferências alimentares nestes organismos em relação aos materiais vegetais locais disponíveis (LAVELLE, 1993; WARDLE et al., 2004; AUSTIN et al., 2014; BARANTAL et al., 2014).

Uma forma de analisar a ação dos decompositores sobre a química da serapilheira ao longo da decomposição para melhor compreensão de como estes organismos estão interagindo com seu substrato consiste na análise da razão isotópica dos isótopos estáveis de C ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) e N ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) (CONNIN et al., 2001; GAUTAN et al., 2016) dos detritos foliares. Através de mudanças na relação isotópica destes elementos na massa remanescente ao longo

da decomposição é possível identificar ações relevantes dos microrganismos, tais como a utilização seletiva de C lábil em detrimento de compostos recalcitrantes, a incorporação de C e N nos detritos foliares através da biomassa microbiana, a dominância bacteriana na decomposição e a imobilização ou mineralização do N pelos decompositores (HOGBERG, 1997; HOBBIE & HOBBIE, 2008; OSONO et al., 2008; KAMMER & HAGEDORN, 2011; GAUTAN et al., 2016). Tais inferências se tornam possíveis devido ao processo de fracionamento isotópico do C e N que ocorre durante a fixação e produção de moléculas biológicas pelas plantas e durante a obtenção e metabolização destes elementos pelos microrganismos na decomposição (PETERSON & FRY, 1987; MACKO & STEP, 1984; MACKO et al., 1987; HOBBIE & HOBBIE, 2008). Dessa forma, os tecidos vegetais podem ser constituídos de elementos com diferentes valores isotópicos como celulose e lignina (respectivamente enriquecida e empobrecida em relação ao valor isotópico da planta), que ao se acumularem ou serem metabolizados durante a decomposição alteram a o sinal isotópico dos detritos foliares remanescentes, possibilitando assim a análise da dinâmica do C, N e dos compostos orgânicos em função da ação dos decompositores (PETERSON & FRY, 1987; MACKO & STEP, 1984; MACKO et al., 1987; BENNER et al., 1987).

As florestas tropicais são conhecidas por sua elevada diversidade, endemismo e também por seu alto nível de fragmentação e degradação, características que fazem delas *hotspots* para conservação da biodiversidade do planeta (MYERS et al., 2000; RIBEIRO et al., 2009). Além disso, possuem grande influência na regulação do clima global e nos ciclos biogeoquímicos, pois armazenam e trocam grandes quantidades de carbono e nitrogênio com a atmosfera e possuem uma grande heterogeneidade biogeoquímica (CLEVELAND et al., 1999, 2006; TOWNSEND et al., 2008). Embora sejam florestas com elevada produtividade primária, grande parte se desenvolve sobre solos ácidos com deficiência em nutrientes limitantes para a vegetação, como P, N e cátions básicos (MARTINELLI et al., 1999; HEDIN et al., 2009; MARTINS et al., 2015), o que ressalta a importância do processo de decomposição e ciclagem de nutrientes da serapilheira como principal meio de reposição dos elementos necessários ao desenvolvimento da vegetação e dos organismos do solo (VITOUSEK, 1982; ABER et al., 1991; SUNDARAPANDIAN; SWAMY, 1999). No Brasil, a Floresta Tropical Atlântica pode ser considerada como o ecossistema florestal que sofreu maior exploração e degradação ao longo dos diferentes ciclos econômicos e do crescimento demográfico, restando atualmente aproximadamente 15% de seu território original distribuído principalmente em regiões serranas de topografia acidentada, próximas ao litoral (LEITÃO FILHO, 1987; DEAN, 1996; RANTA et al., 1998; MYERS et al., 2000; RIBEIRO et al.,

2009; SOS MATA ATLANTICA; INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS - INPE, 2015). Devido às variações de altitude da serra do mar, que atingem mais de 1000 metros, os remanescentes de floresta tropical atlântica desta região possuem grande heterogeneidade biológica e biogeoquímica, evidenciada por diferenças na ciclagem e estoque de nutrientes do solo e na composição e estrutura das espécies vegetais (LACERDA, 2001; TOWNSEND et al., 2007; ALVES et al., 2010; VIEIRA et al., 2011). Um estudo sobre a dinâmica da decomposição de serapilheira de duas espécies de ampla distribuição na Mata Atlântica litorânea do estado de São Paulo evidenciou diferenças na taxa de decomposição destas espécies ao longo do gradiente altitudinal, sendo encontrada maior taxa de decomposição na floresta de terras baixas (100m) em comparação a floresta montana (1000m) (Coletta, 2015). Tais variações foram atribuídas as maiores temperaturas nas terras baixas em conjunto com menores concentrações de compostos recalcitrantes nas folhas da serapilheira produzida neste ambiente. Embora haja evidências da influência da temperatura e da qualidade da serapilheira na decomposição ao longo do gradiente altitudinal nestes ambientes, a influência da especialização e interação dos decompositores com os materiais vegetais produzidos localmente permanece inexplorada. Assim, o estudo dos elementos e interações que constituem a hipótese do HFA, como o local de origem da serapilheira, a atividade dos decompositores e a qualidade nutricional do material vegetal, em áreas de Floresta Atlântica que apresentam gradiente altitudinal irão contribuir para uma compreensão mais aprofundada acerca do processo de decomposição em ecossistemas que dependem fortemente da ciclagem de nutrientes local para manutenção de sua produtividade e são destaques no cenário das mudanças climáticas globais.

1.1 Objetivo

O presente estudo teve como objetivos investigar a ocorrência do HFA, bem como a influência das interações entre o local de origem das espécies vegetais, os decompositores do solo e a qualidade nutricional do material vegetal na decomposição de serapilheira em áreas de Floresta Ombrófila Densa Atlântica de terras baixas e montana localizadas no litoral norte do estado de São Paulo.

1.2 Hipóteses

Neste estudo, as seguintes hipóteses foram formuladas:

(i) A qualidade inicial da serapilheira é determinada pela concentração de nutrientes e compostos orgânicos presentes nas folhas senescentes, sendo que quanto maior a quantidade de N e P, e menor a concentração de lignina e polifenóis, melhor será a qualidade do material vegetal para os decompositores e mais rápida será a sua decomposição (RAHMAN et al., 2013; BARANTAL et al., 2014). Dessa forma, espera-se que as características da qualidade inicial das diferentes serapilheiras (e.g. altas ou baixas concentração de N, P, lignina, polifenóis e celulose) influenciem na dinâmica da decomposição das espécies vegetais.

(ii) De acordo com a hipótese do Home Field Advantage, a interação entre a qualidade de uma serapilheira local e a sua comunidade decompositora provoca a especialização dos organismos do solo que passam a decompor um material vegetal produzido localmente, ao qual estão mais bem adaptados, com maior rapidez em relação a um material externo (GHOLZ et al., 2000; COQ et al., 2012). Dessa forma, devido a ocorrência do HFA, espera-se que a decomposição das espécies vegetais nos seus locais de origem seja maior do que a decomposição de espécies externas introduzidas a partir de outro ambiente, bem como espera-se que a decomposição das espécies vegetais seja maior nos seus locais de origem quando comparada a decomposição destas mesmas espécies em um local externo.

(iii) Assim como os microrganismos, a fauna do solo também é influenciada pela qualidade nutricional da serapilheira, podendo estabelecer especializações e preferências alimentares de acordo com os compostos e nutrientes disponíveis no material vegetal local (BARANTAL et al., 2014). Além disso, a fauna do solo é conhecida por acelerar a decomposição em florestas tropicais úmidas, sendo importante fator de influencia neste processo (POWERS et al., 2009). Dessa forma, espera-se que com a ação da meso e macrofauna do solo haja uma maior possibilidade para ocorrência do HFA, bem como sejam observadas maiores taxas de decomposição da serapilheira em ambas as espécies vegetais.

(iv) Assim como as características iniciais, alterações na qualidade dos detritos foliares durante a decomposição também influenciam a ação dos decompositores, podendo acelerar a taxa de decomposição no caso de redução de compostos recalcitrantes e aumento na disponibilidade de nutrientes, ou desacelerar no caso de acúmulo de compostos de difícil degradação e redução na disponibilidade de nutrientes (BERGLUND, 2012; RAHMAN et al.,

2013;). Além disso, as variações na química da serapilheira e as diferentes ações dos microrganismos provocam alterações nas composições isotópicas ($\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$) dos detritos foliares ao longo da decomposição (CONNIN et al., 2001; GAUTAN et al., 2016). Dessa forma, espera-se que a dinâmica da decomposição das espécies vegetais seja influenciada pelas variações na química da serapilheira ao longo do tempo, e que tais variações resultem em diferenças nas composições isotópicas dos detritos foliares.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Decomposição de serapilheira

A decomposição consiste na transformação física e química de materiais orgânicos “mortos” em diferentes compostos inorgânicos e CO₂ através de processos fundamentais que ocorrem em diferentes fases, tais como solubilização, fragmentação e transformação química (MASON, 1980; CHAPIN III et al., 2002). A solubilização e lixiviação dos compostos lábeis, como açúcares e aminoácidos, são um dos primeiros processos que ocorrem em florestas úmidas assim que as folhas senescentes atingem o solo, uma vez que tais ambientes recebem chuvas constantes (CHAPIN III et al., 2002). Considerando que muitos dos elementos lixiviados são facilmente degradados, ou até mesmo absorvidos intactos pelos microrganismos, eles constituem uma importante fonte de energia e nutrientes que estimulam pulsos de atividade e colonização microbiológica e influenciam as taxas de decomposição, um mecanismo conhecido por efeito *priming* (CHAPIN III et al., 2002; FONTAINE; MARIOTTI; ABBADIE, 2003; SUSEELA et al., 2013). A fragmentação da serapilheira ocorre principalmente através da ação da fauna do solo, que ao quebrar e fracionar o material vegetal expõe uma maior área de superfície que estará apta para ser colonizada por fungos e bactérias. Além disso, a fragmentação auxilia na quebra de moléculas mais resistentes da parede celular que impedem os microrganismos de acessarem materiais energéticos contidos no interior das células, auxiliando na decomposição de compostos recalcitrantes como a lignina (CHAPIN III et al., 2002). Por fim, a transformação química da serapilheira consiste na ação direta de fungos e bactérias responsáveis pela quebra enzimática e mineralização dos compostos orgânicos remanescentes, sendo que nesta fase o acúmulo de compostos de difícil degradação é maior e limitações energéticas dos microrganismos se tornam um fator limitante na taxa de decomposição (CHAPIN III et al., 2002). A mineralização é uma etapa da ciclagem de nutrientes de grande importância para as plantas, uma vez que a maior parte dos elementos absorvidos por elas no solo encontra-se na forma inorgânica, como a amônia e nitrato (SCHIMEL et al., 2004; DE ANGELIS; LINDOW; FIRESTONE, 2008). Este processo ocorre quando há uma maior limitação por energia (e.g. carbono) em relação aos nutrientes no material vegetal, de forma que os microrganismos não conseguem assimilar todos os subprodutos inorgânicos produzidos na decomposição, que acabam por se acumular no solo na forma de amônia e nitrato e ficam disponíveis para serem absorvidos pelas plantas (SCHIMEL et al., 2004). No caso de uma maior disponibilidade de material rico em energia que pode ser facilmente obtida, a mineralização é superada pela imobilização dos compostos

inorgânicos pelos microrganismos, que absorvem e utilizam elementos como N e P na constituição de compostos vitais para a manutenção de seu metabolismo, fazendo com que estes elementos não mais estejam livres no solo, e sim incorporados nas suas células e estruturas biológicas (CLARHOLM, 1985; BENGTSSON; BENGTSON; MÅNSSON, 2003; SCHIMEL et al., 2004).

A taxa de decomposição, que representa a velocidade com que ocorre a perda de massa do material vegetal, pode ser influenciada por uma série de fatores bióticos e abióticos tais como temperatura, umidade, características edáficas do solo e comunidade decompositora, bem como pelos teores de lignina, celulose, polifenóis, razão C/N e diversidade de espécies vegetais da serapilheira (MEETENMEYER, 1978; SWIFT; ANDERSON, 1989; HÄTTENSCHWILLER; TIUNOV; SCHEU, 2005; HÄTTENSCHWILER; JORGESSEN, 2010; YANG et al., 2012). Tais fatores atuam de forma direta ou indireta na decomposição, alternando sua ocorrência e nível de significância de acordo com a escala temporal e espacial do processo (LAVELLE, 1993; CHAPIN III et al., 2002; POWERS et al., 2009). Estudos de modelagem consideraram por muito tempo as condições climáticas e a qualidade da serapilheira como os principais índices utilizados na predição da decomposição de diferentes espécies em diferentes ambientes (MEETENMEYER, 1978; GHOLZ et al., 2000; POWERS et al., 2009). No entanto, sabe-se que além destes elementos a comunidade decompositora do solo também deve ser considerada como fator controlador da decomposição, e que em determinadas zonas climáticas, como as tropicais úmidas, fatores como temperatura e umidade podem ter menor relevância do que a qualidade da serapilheira e sua interação com os decompositores (LAVELLE, 1993; CORNWELL et al., 2008; POWERS et al., 2009; AUSTIN et al., 2014). Nas florestas tropicais úmidas a decomposição ocorre em taxas aceleradas, com perda de aproximadamente 50% de massa no primeiro ano, o que faz deste processo o principal fator de manutenção da produtividade primária e fertilidade dos solos, uma vez que grande parte destas florestas depende da ciclagem de nutrientes provenientes da serapilheira para suprir as limitações de nutrientes nos solos características destes ecossistemas (VITOUSEK; SANFORD, 1986; SUNDARAPANDIAN; SWAMY, 1999; CHAPIN III et al., 2002). Além disso, considerando que o maior reservatório de C está contido na matéria orgânica do solo, a dinâmica da decomposição nestes ambientes também é de grande relevância para as mudanças climáticas globais, uma vez que a respiração dos decompositores libera na atmosfera uma quantidade de CO₂ que é 11 vezes maior do que a liberação a partir de combustíveis fósseis e atividades industriais (GHOLZ et al., 2000; PRESCOTT, 2013).

2.2 A hipótese do Home Field Advantage

A hipótese do *Home Field Advantage* define que uma serapilheira será decomposta mais rapidamente na área de influência das espécies vegetais de onde deriva (*home*) do que sob a influência de outras espécies, sugerindo uma possível adaptação entre plantas-decompositores que resulta em uma maior eficiência na decomposição do material vegetal (GHOLZ et al., 2000; AYRES et al., 2009; MILCU; MANNING, 2011; COQ et al., 2012; GABRIEL-PEREZ et al., 2013; WANG et al., 2013). Sabe-se que esta adaptação ocorre através de interações relacionadas ao momento em que os decompositores necessitam acessar os compostos energéticos e nutrientes contidos na serapilheira adjacente, uma vez que este material consiste na principal fonte de recursos para a biota do solo, que precisa estar apta a degradá-lo (WARDLE; BONNER; NICHOLSON, 1997; NEGRETE-YANKELEVICH et al., 2008; TOWNSEND et al., 2008; AYRES et al., 2009; COQ et al., 2011, 2012). No entanto, os mecanismos pelos quais este processo ocorre permanecem elusivos, devido à complexidade e multiplicidade de fatores espaciais e temporais que podem influenciar nas interações de afinidade entre organismos e a serapilheira (AUSTIN et al., 2014; CHOMEL et al., 2015). Estudos recentes sobre o HFA tem questionado a existência de uma redundância funcional na comunidade microbiana que possibilitaria a decomposição de qualquer material vegetal com qualquer qualidade (STRICKLAND et al., 2009; WALLENSTEIN et al., 2010; AUSTIN et al., 2014), sugerindo que os decompositores diferem nas suas capacidades metabólicas, alterando a estrutura da comunidade em resposta as mudanças no aporte de substrato e estando sujeitos a uma pressão de seleção de acordo com a qualidade do material vegetal disponível (FRESHET; AERTS; CORNELISSEN, 2012; ALISSON et al., 2013; AUSTIN et al., 2014). Como plantas produzem materiais que são quimicamente heterogêneos, ou com qualidades diferentes (diferentes teores de C, N, lignina, celulose e compostos secundários), uma especialização da biota do solo para decompor materiais encontrados em sua própria matriz resultaria em uma maior quantidade de material vegetal transformado e nutrientes liberados de volta para o sistema, favorecendo assim tanto a vegetação como a comunidade do solo na obtenção de compostos vitais para a manutenção de seu desenvolvimento (AYRES et al., 2009; GESSNER et al., 2010; COQ et al., 2011; FRESHET; AERTS; CORNELISSEN, 2012; GABRIEL-PEREZ et al., 2013; WANG et al., 2013; WALLESTEIN et al., 2013).

A ocorrência do HFA em ecossistemas florestais tem sido constantemente discutida e questionada em estudos que visam compreender como as interações entre plantas e microrganismos são estabelecidas durante a decomposição, devido ao fato de a maioria dos resultados positivos para o HFA apresentarem uma possível dependência contextual

(FRESCHET; AERTS; CORNELISSEN, 2012). Tal dependência consiste na maior constatação do HFA em estudos que compararam ambientes e qualidades de serapilheira altamente contrastantes, realizados majoritariamente em ecossistemas temperados com baixa diversidade de espécies, o que leva ao questionamento de como este efeito poderia se manifestar em ambientes de alta biodiversidade e temperatura elevadas ao longo do ano (HUNT, 1988; GHOLZ et al., 2000; GARTNER; CARDON, 2004; HÄTTENSCHWILLER; TIUNOV; SCHEU, 2005; GIEBELMANN et al., 2011; BERGLUND; ÅGREN, 2012; FRESCHET; AERTS; CORNELISSEN, 2012; JEWELL et al., 2015). De fato, experimentos de permuta que testaram o HFA em espécies isoladas, ou misturas de serapilheira, pertencentes a florestas tropicais obtiveram resultados antagônicos e imprecisos que não possibilitam o estabelecimento de um padrão de ocorrência destas interações nestes ambientes (SMITH et al., 1998; HOBBIE; VITOUSEK, 2000; BARLOW et al., 2007; CASTANHO; OLIVEIRA, 2008; BARANTAL et al., 2011; GIEBELMANN et al., 2011; CIZUNGU et al., 2014). Devido à inconsistência nos resultados obtidos nos diferentes ecossistemas, hipóteses alternativas ao HFA têm sido formuladas na tentativa de compreender melhor como os fatores biodiversidade e heterogeneidade química da serapilheira podem influenciar nas interações entre decompositores e plantas, sendo as hipóteses do *Substrate quality - Matrix quality Interaction* (SMI) e do *Functional Breadth* (FBH) as mais abordadas em estudos recentes de decomposição (FRESCHET; AERTS; CORNELISSEN, 2012; KEISER et al., 2014; JEWELL et al., 2015). Em linhas gerais, a hipótese do SMI define que quanto maior for a dissimilaridade entre as qualidades de uma serapilheira específica (substrato) e a matriz de serapilheira que compõe o chão da floresta, mais negativas serão as interações entre a comunidade decompositora e o material a ser degradado e menor será a sua decomposição (FRESCHET; AERTS; CORNELISSEN, 2012). Já a hipótese do FBH sugere que comunidades decompositoras provenientes de ambientes com serapilheira recalcitrante apresentam maior capacidade funcional, ou habilidade, para decompor materiais com diferentes qualidades nutricionais em taxas semelhantes, o que pode resultar em ausência de diferenciação na decomposição entre os locais de origem e externos devido a similaridade nas capacidades de suas comunidades decompositoras (KEISER et al., 2014).

2.3 Organismos do solo

Os organismos decompositores do solo são elementos importantes que participam ativamente no processo de decomposição, acelerando a transformação e a ciclagem dos nutrientes nos ecossistemas terrestres (YANG; CHEN, 2009). De forma geral, a comunidade decompositora do solo é constituída pelos microrganismos, representados por fungos, bactérias, protozoários e algas, e a fauna do solo, formada pelos invertebrados terrestres. Os microrganismos são considerados os maiores responsáveis pela transformação química dos compostos orgânicos, pois através de sua ação enzimática conseguem degradar moléculas complexas para obter energia na forma de C e nutrientes como N e P, que durante este processo são mineralizados no solo tornando-se assim aptos a serem absorvidos pelas plantas (SWIFT et al., 1979; CHAPIN III et al., 2002; DE ANGELIS; LINDOW; FIRESTONE, 2008). De fato, cerca de 80% a 90% do C mineralizado e do CO₂ liberado na atmosfera é proveniente da ação metabólica dos microrganismos do solo (LAVELLE, 1993; CHAPIN III et al., 2002). Além da mineralização dos nutrientes e do C os microrganismos também realizam a imobilização destes elementos durante a decomposição, como citado anteriormente no tópico sobre a decomposição, sendo responsáveis por até 50% do NH₄⁺ imobilizado no solo (CHAPIN III et al., 2002; BENGTSSON; BENGTSON; MÅNSSON, 2003). Além desses dois processos, os fungos também podem realizar a transferência de nutrientes e C entre diferentes materiais vegetais com diferentes qualidades durante a decomposição através de conexões estabelecidas por suas hifas e micorrizas (CHAPIN III et al., 2002; GARTNER; CARDON, 2004; BERGLUND, 2012). Através deste mecanismo os fungos conseguem manter sua atividade metabólica e degradar compostos mais recalcitrantes mesmo em substratos que já não possuem quantidades de C, N e P satisfatórias, o que resulta em um maior espectro de ação em materiais com baixa qualidade e garante uma vantagem competitiva destes organismos sobre as bactérias (CHAPIN III et al., 2002). Bactérias, por sua vez, possuem maior resistência a condições de anaerobiose causadas pelo excesso de água no solo, característica comum em solos de florestas úmidas (De ANGELIS et al., 2013). Devido a estas características, em condições normais de aerobiose as bactérias atuam ativamente na degradação de compostos ricos em N e C solúveis, enquanto que fungos são mais abundantes em materiais recalcitrantes, com baixa concentração de N, participando ativamente na degradação da lignina (CHAPIN III et al., 2002; RAHMAN et al., 2014). Assim, é comum observar alternância de uma comunidade decompositora dominada por bactérias para uma dominada por fungos durante as modificações químicas e acúmulo de compostos

recalcitrantes nos detritos foliares ao longo da decomposição (CHAPIN III et al., 2002; WARDLE et al., 2004; JEWELL et al., 2015).

Enquanto grande parte da mineralização da matéria orgânica ocorre através da ação dos microrganismos, os invertebrados do solo são responsáveis por alterar as taxas de decomposição e promover uma redistribuição dos nutrientes no solo (MORGAN et al., 1989; CHAMBERLAIN et al., 2006). Sua ação sobre a decomposição é ainda mais evidente em florestas tropicais úmidas, onde condições de temperatura e umidade não são limitantes para o funcionamento metabólico dos invertebrados do solo, e onde se encontra uma maior diversidade de espécies (STANTON, 1979; HENEGAN et al., 1999; GONZALES; SEASTEDT, 2001; WALL et al., 2008; POWERS et al., 2009). Estes organismos constituem um grupo altamente diversificado tanto ao nível de espécies como a nível funcional, aspecto que dificulta a total compreensão de suas interações no processo de decomposição (SWIFT et al., 1979). Algumas divisões foram adotadas na tentativa de classificar os indivíduos e assim facilitar o seu estudo, considerando tanto as características morfológicas, que agrupam os indivíduos em macro, meso e microfauna, como ecológicas ou funcionais, que os agrupam em fragmentadores, micro herbívoros e predadores (FABER, 1991; YANG et al., 2012). Os fragmentadores, ou saprófitos, são indivíduos que se alimentam diretamente de pedaços de material vegetal em decomposição, aumentando assim a superfície de contato disponível para colonização microbiana e tornando os compostos orgânicos presentes nas suas excretas mais acessíveis a subsequente ação dos microrganismos do que os encontrados na serapilheira (WANG et al., 2009; YANG et al., 2012; KAGATA; OHGUSHI, 2013). Os micro herbívoros são invertebrados que estimulam ou inibem a atividade microbiana através da liberação de compostos energéticos e nutrientes da serapilheira e da predação dos fungos e bactérias (CHAMBERLAIN et al., 2006). Por fim, os predadores são indivíduos que se alimentam de outros invertebrados vivos e atuam no controle populacional e na dinâmica da comunidade do solo (SWIFT et al., 1979; FABER, 1991; YANG et al., 2012). Em relação às distinções morfológicas, invertebrados como minhocas, centopeias, cupins, formigas e isópodes compõem basicamente a macrofauna, e são responsáveis pela incorporação de matéria orgânica nova no solo (e.g. tocas, ninhos e trilhas subterrâneas), além de atuarem como fragmentadores (SWIFT et al., 1979; FABER, 1991; YANG et al., 2012). A mesofauna tem os colêmbolas e ácaros como principais representantes, sendo os colêmbolas responsáveis por aumento na liberação e redistribuição de C e nutrientes no solo, além de predação e influenciar a comunidade microbiana (CHAMBERLAIN et al., 2006). Já a microfauna é composta basicamente por protozoários e larvas de nematoides, que podem agir como micros

herbívoros e controlar a população de microrganismos, ou servir de fonte alimentar para indivíduos predadores da macrofauna do solo (SWIFT et al., 1979; FABER, 1991; CARRILO et al., 2011; YANG et al., 2012).

2.4 Mata Atlântica

O bioma da Mata Atlântica correspondeu originalmente a uma das maiores florestas tropicais do planeta, estendendo-se por cerca de 150 milhões de hectares distribuídos ao longo da costa brasileira e adentrando o continente desde a região nordeste até o sul do país (RIBEIRO et al., 2009). Devido a essa grande variação latitudinal, e altitudinal em determinadas regiões, este bioma apresenta uma elevada heterogeneidade ambiental que permite sua subdivisão de acordo com características florísticas e climáticas específicas, sendo encontradas, por exemplo, matas de araucárias ao sul, florestas ombrófilas montana nas regiões serranas, florestas estacionais nas zonas continentais e restingas na proximidade ao mar (VELOSO et al., 1991; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; RIBEIRO et al., 2009). Uma divisão abrangente deste bioma separa as formações florestais em floresta estacional semidecidual, distribuídas majoritariamente nas zonas continentais onde ocorrem variações sazonais na temperatura e precipitação, e floresta ombrófila densa, distribuídas majoritariamente na região costeira que recebe chuvas o ano todo e com temperaturas médias altas (MORELLATO; HADDAD, 2000). As variações nos aspectos geográficos e climáticos da mata atlântica também proporcionaram o desenvolvimento de ambientes altamente diversos e com elevados índices de endemismo, sendo que aproximadamente 1-8% das espécies de fauna e flora do planeta estão presentes neste bioma, e muitas outras ainda precisam ser identificadas (da SILVA; CASTELETTI, 2003; RIBEIRO et al., 2009). Desde a colonização até os dias atuais, a mata atlântica vem sendo desmatada e substituída por diferentes culturas agrícolas, criação de animais e expansão urbana, o que gerou um alto nível de fragmentação dos remanescentes que totalizam apenas 12% de seu território original (LEITÃO FILHO, 1987; DEAN, 1996; RANTA et al., 1998; MYERS et al., 2000; RIBEIRO et al., 2009; SOS MATA ATLANTICA; INPE, 2015). Grande parte das áreas fragmentadas encontra-se em regeneração natural, o que faz das florestas secundárias importantes elementos para a preservação e manutenção da dinâmica deste ecossistema (VIANA et al., 1997; RANTA et al., 1998; METZGER, 2000; METZGER et al., 2009; RIBEIRO et al., 2009; RODRIGUES et al., 2009; ZANINI et al., 2014).

Além da elevada heterogeneidade ambiental que direciona a diversidade de espécies, a mata atlântica também apresenta elevada heterogeneidade biogeoquímica, apresentando um

dos dosséis mais quimicamente diversos do planeta, característica que influencia processos como produção primária e decomposição, tornando este ecossistema importante elemento na ciclagem de nutrientes e na regulação climática global (TOWNSEND et al., 2008). Nas áreas de floresta ombrófila densa do estado de São Paulo, por exemplo, florestas montana localizadas acerca de 800-1200 metros de altitude possuem maiores estoques de N e C no solo e menores fluxos entre reservatórios do que florestas de terras baixas, localizadas ao nível do mar (SOUZA NETO et al., 2011; MARTINS et al., 2015). Tal heterogeneidade local pode gerar diferenças na distribuição e composição de espécies vegetais entre florestas, que por sua vez determinam a composição química da serapilheira que será decomposta, tornando assim o estudo de processos como decomposição e ciclagem de nutrientes mais complexo nestas regiões (TOWNSEND et al., 2008; SOUZA NETO et al., 2011; MARTINS et al., 2015).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de Estudo

Este estudo foi realizado em parcelas permanentes instaladas em áreas de Floresta Ombrófila Densa de terras baixas e montana, nos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), localizados litoral norte do Estado de São Paulo (Figura 1).

Figura 1 - No painel acima, o continente sul-americano mostrando os contornos (linha branca) do bioma Mata Atlântica e destacando-se a área de estudo no litoral norte do Estado de São Paulo (quadrado com bordas brancas). No painel inferior, a localização dos experimentos *com litter bags* nos núcleos Picinguaba (floresta de terras baixas) e Santa Virgínia (floresta montana) situados no Parque Estadual da Serra do Mar

Fonte: [www. https://earth.google.com](https://earth.google.com).

O Parque Estadual da Serra do Mar- PESH, criado em 1977, abrange atualmente cerca de 332 mil hectares de florestas protegidas distribuídas ao longo de toda a costa do estado de São Paulo, representando o maior corredor biológico da Mata Atlântica do Brasil (PESH, 2016). Devido sua grande dimensão, o parque é gerenciado através de núcleos que possuem características peculiares relacionadas à biodiversidade, declividade e presença de comunidades tradicionais (PESH, 2016). O núcleo Picinguaba possui uma área de aproximadamente 47.500 ha inserida no município de Ubatuba. O relevo da região é caracterizado por uma transição entre a Planície Costeira, os morros e serras alongadas da Morreria Costeira e as escarpas da Serrania Costeira (PONÇANO et al., 1981), com altitudes variando do nível do mar até 1.340 metros. Dessa forma, neste núcleo estão presentes diferentes fitofisionomias como manguezais, restingas, florestas de terras baixas e montana (ASSIS, 1999; ALVES et al., 2010). O núcleo Santa Virgínia compreende uma área de aproximadamente 17.500 hectares distribuída entre os municípios de São Luiz do Paraitinga, Cunha, Natividade da Serra e Caraguatatuba. O relevo desta região é fortemente acidentado, com altitudes variando entre 800 a 1200m e vegetação predominantemente formada pela floresta montana (VELOSO et al., 1991; ALVES et al., 2010). O clima de ambas as regiões é considerado como tropical úmido, sem um período seco definido e com temperaturas médias elevadas que variam de 19.1⁰C a 25.5 ⁰C, podendo ocorrer temperaturas abaixo de 10⁰C por um curto período de tempo no inverno no núcleo Santa Virgínia em função da elevada altitude (SENTELHAS et al., 1999; TAVARES, 2010; VILANOVA, 2014). A pluviosidade anual média histórica (1973-2004) no município de Ubatuba é de aproximadamente 3000 mm ao ano, enquanto que no município de Natividade da Serra este valor é de 2300 mm ao ano (DAEE-SP), sendo estes valores usados como referência histórica para as áreas de estudo. É importante ressaltar que nas áreas de floresta montana é praticamente diária a presença de neblina, o que aumenta o teor de umidade local, mas não está contabilizado no balanço hídrico anual. As médias mensais de temperatura e precipitação durante o período correspondente ao experimento de decomposição (junho/2014 – maio/2015) encontram-se na Figura 2. Neste período, a média de temperatura nas terras Baixas foi de 22⁰C e na montana 17⁰C, enquanto que a precipitação acumulada foi de aproximadamente 1900 mm e 1700 mm respectivamente (Figura 2).

Figura 2 - Médias mensais de temperatura e precipitação no período de junho de 2014 a maio de 2015 nas florestas de terras baixas e montana pertencentes aos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia, respectivamente. Linhas = variação nas temperaturas médias mensais nas terras baixas e montana. Barras= variação na precipitação média mensal nas terras baixas e montana. Fonte: terras baixas - INPE/CRN/SINDA; Santa Virgínia - Instituto Astronômico e Geofísico da Universidade de São Paulo

3.2 Caracterização do solo e vegetação das florestas de terras baixas e montana localizadas nas áreas de estudo dos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia

A Serra do Mar é uma formação montanhosa com rochas de granitos e gnaisses do período pré-cambriano que constituem o material de origem dos solos encontrados nas áreas de estudo, sendo o principal mineral primário presente o quartzo, e os secundários caulinita e gipsita (ALVES et al., 2010; MARTINS et al., 2015). Classificados como cambissolos, apresentam profundidade até a rocha base de aproximadamente 1m, indicando solos rasos com curto tempo de residência (MARTINS, 2010), porção mineral superficial (0-10 cm) constituída por mais de 50% de areia, pH baixo, alta concentração de alumínio e baixa concentração de nutrientes como N, P e cátions básicos (COLETTA, 2015; MARTINS et al., 2015). Tais características são decorrentes dos efeitos de intemperismo, principalmente os causados pelas abundantes chuvas da região, e da baixa qualidade do material de origem dos solos, o que faz da matéria orgânica acumulado na porção superficial a principal fonte de

nutrientes e cátions básicos disponíveis para a vegetação em desenvolvimento (UNGER; LEUSCHNER; HOMEIER, 2010; MARTINS et al., 2015). De forma geral, o cambissolo da floresta montana no núcleo Santa Virgínia difere em relação ao da floresta de terras baixas em Picinguaba no seu maior teor de C, N, P e Al, pH mais elevado, menor acidez potencial e menor capacidade de trocas catiônicas (MARTINS, 2010; COLETTA, 2015; MARTINS et al., 2015).

Levantamentos prévios sobre a florística e estrutura da vegetação, realizados nas parcelas permanentes do projeto temático BIOTA-FAPESP, evidenciaram as principais características das áreas de estudo. Como citado anteriormente, a vegetação predominante é composta pela Floresta Ombrófila Densa, que se subdivide de acordo com a altitude em Floresta Ombrófila Densa de terras baixas (0-50m) e Floresta Ombrófila Densa montana (500-1200m) (VELOSO et al., 1991; JOLY et al., 2012). Indivíduos arbóreos representam a forma de vida predominante em ambas às fisionomias, sendo mais abundantes na floresta de terras baixas. Palmeiras e pteridófitas foram a segunda e terceira formas de vida mais abundantes, sendo encontradas em maior número na floresta montana (ALVES et al., 2010; JOLY et al., 2012). O dossel de ambas as florestas é considerado baixo, variando em torno de 7m de altura nas terras baixas e 7m a 8m na floresta montana, sendo observada pequena proporção de árvores emergentes acima de 15m de altura (JOLY et al., 2012). A floresta montana possui uma maior diversidade de espécies e maior biomassa acima do solo do que as terras baixas, sendo que a maior parte da biomassa viva da floresta montana está contida em indivíduos com 30cm ou mais de diâmetro. No entanto, sua produção anual de serapilheira é menor, aproximadamente 7 Mg/ha, comparados a 10,5 Mg/ha na floresta de terras baixas (MARTINS, 2010; ALVES et al., 2012). Tais características ressaltam diferenças tanto na composição como na estrutura e dinâmica dos indivíduos arbóreos entre as duas florestas (ALVES et al., 2012; SANCHES et al., 2013). A riqueza de espécies é maior na floresta montana em relação a floresta de terras baixas (JOLY et al., 2012; SOUZA, 2013). Em relação a abundância, na floresta de terras baixas do núcleo Picinguaba as espécies mais abundantes são *Euterpe edulis*, *Mollinedia schottiana* e *Rustia formosa* (CAMPOS et al., 2011; JOLY et al., 2012; SOUZA, 2013), sendo *Rustia formosa* (família Rubiaceae) a espécie selecionada como exclusiva das terras baixas e utilizada no experimento de troca de material foliar entre as florestas. Na floresta montana do núcleo Santa Virgínia, a espécie com maior abundância é a *Euterpe edulis* (palmito-juçara), destacando-se também a taquara *Merostachys neesii* (PADGURSCHI, 2010; PEREIRA, 2011; PADGURSCHI et al., 2011; JOLY et al., 2012). Na parcela específica onde o experimento de decomposição foi realizado *Licania*

hoehnei (família Chrysobalanaceae) e *Calypttranthes lucida* correspondem a segunda e terceira espécies de maior abundância (JOLY et al., 2012), sendo *Licania hoehnei* a espécie selecionada na floresta montana para a permuta no experimento de decomposição.

3.3 Experimento de decomposição com permuta de material vegetal entre a floresta de terras baixas e montana

3.3.1 Coleta das folhas senescentes

Como citado anteriormente, para este estudo foram selecionadas duas espécies que apresentam uma distribuição exclusiva em apenas uma das formações florestais, tendo como base os dados de levantamento florístico obtidos para o projeto temático do programa BIOTA/FAPESP. A espécie arbórea de ocorrência restrita à floresta montana é *Licania hoehnei*, uma espécie pertencente à família Chrysobalanaceae. Na floresta de terras baixas a espécie de ocorrência restrita é *Rustia formosa*, uma espécie também arbórea que pertence à família Rubiaceae. No período de janeiro a junho de 2014 foram coletadas folhas senescentes através de redes coletoras instaladas sob as copas das árvores das espécies de interesse (Figura 3). No total foram selecionadas cinco árvores da espécie *L. hoehnei* e sete da espécie *R. formosa*. As redes instaladas consistem em material sintético resistente a água e calor, com abertura pequena o suficiente para reter o material vegetal coletado e permitir o escoamento da água da chuva. Devido ao grande porte das árvores e a necessidade de isolar o contato com o solo, as redes foram instaladas a uma altura aproximada de 1,50 m, de forma que a retirada das folhas fosse acessível para qualquer pessoa sem a necessidade de equipamentos como escadas. As retiradas das folhas senescentes retidas nas redes foram realizadas mensalmente ao longo de seis meses, na tentativa de evitar que as folhas fossem atacadas por fungos e bactérias e tivessem suas características alteradas. Logo após coletadas, as folhas de interesse foram separadas das demais, que também eram capturadas nas redes devido à proximidade de suas copas, secas em estufa a 50°C por 48 a 72 horas, dependendo das condições de umidade presentes no momento da coleta, e armazenadas em local seco e protegido de insetos. Ao final de seis meses de coleta foram obtidos aproximadamente 1,3 kg de folhas da espécie *L. hoehnei* e 1,4 kg da espécie *R. formosa*. Embora o termo serapilheira seja aplicado para um conjunto de elementos vegetais que se acumulam sobre o solo, como folhas, galhos e flores, neste estudo optou-se por considerar como serapilheira apenas as folhas senescentes, uma vez que a utilização de materiais com diferentes taxas de decomposição dificultaria a obtenção de respostas as questões levantadas.

Figura 3 - Redes coletoras instaladas nas áreas de floresta de terras baixas (A) e montana (B)

3.3.2 Delineamento experimental e preparo dos *litter bags*

Para realização do experimento de decomposição com permuta de material foliar foi estabelecido um delineamento experimental contendo os tratamentos ambiente, com níveis terras baixas e montana, espécie, com níveis *R. formosa* e *L. hoehnei*, e malha, com níveis inclusão e exclusão, sendo estes três tratamentos e seus respectivos níveis combinados igualmente na montagem do experimento. As coletas dos *litter bags* foram feitas em cinco períodos pré-definidos, sendo que em cada amostragem eram coletados 4 réplicas da mesma combinação de tratamentos. Dessa forma, a quantidade de *litter bags* confeccionados seguiu o seguinte cálculo: 2 ambientes X 2 espécies X 2 malhas X 5 tempos X 4 repetições = 160 *litter bags*.

Os *litter bags* utilizados no experimento de decomposição foram confeccionados no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) da Universidade de São Paulo. Para obtenção de resultados satisfatórios foram confeccionados quatro tipos de *litter bags* que permitiram a acomodação das diferentes dimensões das folhas das espécies, bem como permitiram o controle do acesso e exclusão da meso e macro fauna do solo na decomposição. Dessa forma, para inclusão da meso e macrofauna foram produzidas 80 unidades com tela plástica azul de abertura de 5 mm costurados com fio de nylon, sendo 40 com dimensões de 25 cm x 25 cm para a espécie *L. hoehnei* e 40 nas dimensões de 25 cm x 40 cm para *R. formosa*. Para o tratamento de exclusão foram produzidas 80 unidades com tela de nylon branca de abertura de 0,5 mm selada com um soldador, nas mesmas dimensões e quantidades já apresentadas para cada espécie. Depois de finalizados, os *litter bags* foram então preenchidos com aproximadamente 15g de material foliar seco, fechados e numerados sequencialmente com uma etiqueta plástica, sendo 80

preenchidos com a espécie *L. hoehnei* (40 com a malha de 5 mm e 40 com a malha de 0,5 mm) e 80 com a espécie *R. formosa* (40 com a malha de 5 mm e 40 com a malha de 0,5 mm) (Figura 4). Não foi possível padronizar a massa inicial de cada *litter bag* em exatos 15 gramas devido às diferenças nas dimensões e pesos das folhas coletadas.

Figura 4 - *Litter bags* confeccionados com malha de 5 mm e 0,5 mm respectivamente, contendo aproximadamente 15g de folhas senescentes de *Licania hoehnei* (A) e *Rustia formosa* (B)

3.3.3 Instalação do experimento nas áreas dos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia

O experimento foi instalado entre os dias 25, 26 e 27 de agosto de 2014. As parcelas permanentes utilizadas são denominadas localmente como parcelas “B” (terras Baixas) (23°31’-23°34’S; 45°02’-45°05’W) e “N” (montana) (23°17’-23°24’S; 45°03’-45°11’W). Os *litter bags* foram dispostos sobre o solo em um raio de aproximadamente 10 metros a partir do tronco das árvores das espécies de interesse sem alterar a serapilheira já presente, de forma que os *litter bags* ficassem distantes o suficiente para não interferirem entre si, mas próximos o suficiente para estarem sob a influência da copa das árvores (Figuras 5, 6 e 7). Em cada área foram instalados 80 *litter bags*, dispostos em oito sequencias de dez saquinhos iguais para facilidade de instalação, contendo as seguintes combinações de tratamentos: espécie local + malha de inclusão; espécie local + malha de exclusão; espécie externa + malha de inclusão; espécie externa + malha de exclusão. Os *litter bags* foram presos uns aos outros nas sequencias usando fio de nylon, mantendo uma distância de aproximadamente 30 cm entre cada saquinho. Para fixar as sequencias e impedir o arraste por animais ou pela chuva a ponta de cada sequência foi amarrada a uma haste de ferro enterrada no solo.

Figura 5 - *Litter bags* dispostos no chão da floresta de terras baixas - núcleo Picinguaba

Figura 6 - *Litter bags* dispostos no chão da floresta montana- núcleo Santa Virgínia

Figura 7- Esquema ilustrativo da distribuição dos litter bags sob as árvores das espécies *R. formosa* e *L. hoehnei* nas floretas de terras baixas e montana.

3.3.4 Coleta dos *litter bags* e determinação da taxa de decomposição

As coletas dos *litter bags* foram realizadas aos 15, 34, 70, 180 e 250 dias após a instalação na floresta. Como mencionado anteriormente, em cada período foram coletados aleatoriamente quatro repetições de *litter bags* de cada tratamento em ambas as altitudes, totalizando 32 *litter bags* por coleta. O material coletado foi triado em laboratório para a remoção de resíduos de solo e material vegetal indesejado, seco em estufa a 50 °C por 48 horas e pesado. A partir da massa remanescente de cada amostra foram calculadas as porcentagens de massa remanescente em relação a massa inicial de serapilheira para cada período de coleta. Deve-se ressaltar que antes dos cálculos da porcentagem de massa remanescente as massas de todas as amostras foram corrigidas pelo desconto do teor de cinzas. Este teor de cinzas corresponde a massa de contaminantes minerais, como solo, nas

amostras dos detritos foliares, devendo ser descontados da massa remanescente para evitar uma subestimação da taxa de decomposição. A metodologia de obtenção deste teor de cinzas será descrita no próximo tópico. A partir da porcentagem de massa remanescente, a taxa de decomposição (k) foi calculado segundo o modelo de exponencial simples de Olson (1963), definido pela equação 1:

$$X_t = X_0 e^{-kt} \dots\dots\dots(1)$$

Onde, X_t = peso seco do material remanescente após determinado tempo; X_0 = peso seco inicial do material; t = intervalo de tempo de decomposição decorrido; e = base dos logaritmos naturais; k = constante de decomposição. Quanto maior a taxa de decomposição mais rapidamente o detrito foi decomposto, ou quanto menor a taxa de decomposição mais lentamente o detrito foi decomposto. Os valores de k foram calculados para cada curva de massa remanescente de cada réplica das combinações de tratamentos, bem como sobre as curvas dos valores médios de massa remanescente de cada combinação de tratamento.

3.4 Determinação da celulose, lignina, polifenóis, fósforo e cinzas na serapilheira inicial e nos detritos foliares

As análises de celulose, lignina, polifenóis, fósforo e teor de cinzas da serapilheira inicial e dos detritos foliares foram realizadas pelo Laboratório de Limnologia/AquaRiparia, do Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília. Para a determinação dos teores de celulose e lignina foi empregado o método modificado da fibra em detergente ácido de Goering e Van Soest (1970) (GRAÇA; BÄRLOCHER; GESSNER, 2005). Para os polifenóis foi empregado o método de Folin-Ciocalteu (1927) descrito em Graça, Bärlocher e Gessner (2005). O teor de fósforo, por sua vez, foi analisado através da combustão dos detritos foliares, digestão das cinzas em ácido clorídrico concentrado, filtragem e diluição em ácido ascórbico para análise em espectrofotômetro (GRAÇA; BÄRLOCHER; GESSNER, 2005). O teor de cinzas de cada amostra foi determinado através da combustão dos detritos foliares em mufla a 500⁰C por 4 horas (GRAÇA; BÄRLOCHER; GESSNER, 2005), e a porcentagem de cinzas obtida foi descontada da massa total da respectiva amostra para o reajuste das porcentagens de massa remanescente. Após a determinação dos teores dos compostos orgânicos e do fósforo, expressos em %, foram calculadas suas concentrações em mg/g. Na sequência, foi calculado o seu percentual de incremento ou redução (PIC), que pode ser positivo (acúmulo) ou negativo (redução), e indica quanto do elemento inicial foi consumido, ou quanto foi incorporado a ele durante a decomposição, representando assim uma estimativa

do conteúdo final deste elemento em relação ao seu conteúdo inicial. O PIC foi calculado sobre as médias de cada tratamento em cada período de coleta segundo equação 2 descrita abaixo:

$$\text{PIC} = 100 \times ([c]_{tx}/[c]_{t0} - 1) \dots\dots\dots (2)$$

Onde $[c]_{t0}$ representa a concentração inicial do composto e $[c]_{tx}$ a concentração após x dias decomposição.

Na apresentação dos resultados serão expostos os dados de PIC para melhor visualização dos padrões obtidos ao longo da decomposição, enquanto que os dados brutos de concentração de cada componente estarão presentes nos Anexos deste trabalho.

3.5 Determinação do carbono, nitrogênio, suas razões estequiométricas e relações isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) na serapilheira inicial e nos detritos foliares

Para a análise dos teores de N, C e seus isótopos estáveis a serapilheira inicial e os detritos foliares foram moídos até fino pó e tiveram sub-amostras de 1-2 mg acondicionados em cápsulas de estanho e introduzidas em um analisador elementar, onde foram submetidas a uma combustão total (Carlo Erba modelo 1110, Milão, Itália). Depois de mensurados os teores, os gases gerados no processo foram purificados em uma coluna de cromatografia gasosa e introduzidos diretamente num espectrômetro de massas (IRMS Delta Plus; Finnigan Mat, San Jose, CA, EUA) para determinação da composição dos isótopos estáveis de N ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) e C ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). A abundância natural (δ) de ^{13}C e ^{15}N é expressa como desvio por mil (‰) em relação a um padrão internacionalmente reconhecido, por meio da equação 3:

$$\delta = (R_{\text{amostra}} - R_{\text{padrão}}) / R_{\text{padrão}} \times 1000 \dots\dots\dots (3)$$

Onde R é a razão isotópica entre $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ e $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ da amostra e do padrão. O padrão usado para os isótopos estáveis de C é o Peedee Belemnite (PDB), uma rocha calcária da região do Grand Canyon – EUA, enquanto o padrão para o N é o ar atmosférico. As análises de C e N, bem como seus isótopos estáveis, foram realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo. A partir dos teores de N e C foram calculadas as razões C/N, N/P, C/P e Lignina/N, bem como as concentrações e valores de PIC seguindo procedimento descrito no tópico anterior.

4 ANÁLISES DOS DADOS

Para verificar as diferenças na qualidade inicial das serapilheiras entre as espécies *R. formosa* e *L. hoehnei* foram realizadas comparações entre as concentrações iniciais de C, N, P, lignina, celulose, polifenóis, razão C/N, N/P e lignina/N através do teste de Mann-Whitney, uma vez que estas dados não apresentam distribuição normal e homogeneidade de variâncias. A partir do conhecimento dos atributos que diferem entre as espécies, nas análises subsequentes o efeito da qualidade inicial das serapilheiras pode ser interpretado como o efeito da variável espécie (níveis *R. formosa* e *L. hoehnei*). Para analisar o efeito dos fatores espécie, ambiente de origem, qualidades iniciais da serapilheira e a presença da fauna do solo na taxa de decomposição, bem como a interação entre a espécie com seu ambiente de origem na ocorrência do HFA, foi realizada uma regressão linear utilizando o log da taxa de decomposição como variável resposta e os fatores ambiente, espécie e malha como variáveis preditoras. As taxas de decomposição consideradas nesta análise correspondem aos valores de k obtidos para a curva de massa remanescente de cada uma das quatro réplicas de cada combinação de tratamentos em cada tempo de coleta, ao passo que um valor médio de k em cada tempo para cada combinação de tratamento foi calculado para comparação da velocidade de decomposição entre espécies, ambientes e malhas. Como o valor médio de k não possui desvio padrão, pois é obtido a partir dos valores médios de massa remanescente de cada combinação de tratamento, a comparação foi feita apenas contrastando os valores entre si. O comando para realização da regressão linear foi o `lm()`, do pacote *stats* do programa estatístico R Studio. Para análise da redução em relação aos valores iniciais e das diferenças nos valores finais de porcentagem de massa remanescente e concentração de nutrientes e compostos orgânicos entre espécies, áreas e malhas, foram realizadas comparações múltiplas entre as combinações de tratamentos do tempo T0 e T250, através do teste de Kruskal Wallis, utilizando o comando `kruskal()` do pacote *agricolae*. Por fim, para análise da influencia das variações nas concentrações dos nutrientes e compostos orgânicos dos detritos foliares (C, N, P, lignina, celulose, polifenóis, lignina/N, N/P e C/N), na perda de massa ao longo do tempo foi realizada uma regressão beta utilizando a porcentagem de massa remanescente como variável resposta e as concentrações dos nutrientes e compostos que tiveram variação significativa em relação aos valores iniciais como variáveis preditoras. A regressão beta foi o teste mais apropriado para esta análise devido a distribuição dos dados de porcentagem de massa remanescente, que por serem uma proporção contínua se enquadram no tipo de distribuição beta. A função para esta análise é a `betareg()` do pacote *betareg*. Optou-se por

utilizar os valores de concentração dos nutrientes e compostos orgânicos para realização das análises estatísticas ao invés dos valores de PIC, que foram usados apenas para fins ilustrativos dos padrões encontrados ao longo do tempo. Todos os testes estatísticos foram realizados utilizando o software R Studio (R Core Team, 2015), sendo considerado um intervalo de confiança de 0,05%.

5 RESULTADOS

5.1 Qualidade inicial da serapilheira das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei*

Com base nas análises, tem-se que a espécie *R. formosa* possui maior concentração de N, menor razão C/N, maior $\delta^{15}\text{N}$ e menor $\delta^{13}\text{C}$ em relação à *L. hoehnei*, que por sua vez possui maior concentração de polifenóis. Os demais atributos como razão N/P, lignina/N, concentrações de P, C, lignina e celulose não diferiram entre as espécies vegetais, sendo observadas grandes variações intraespecíficas em determinados elementos evidenciados pelos altos erros padrão (Tabela 1).

Tabela 1 - Qualidade inicial das folhas senescentes das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei*. Valores representam a média e erro padrão. Letras = diferenças significativas ($p \leq 0,05$)

Atributo	Espécies	
	<i>Rustia formosa</i>	<i>Licania hoehnei</i>
	(Terras baixas)	(Montana)
Carbono (mg/g)	474,86 $\pm$ 3,8 a	478,57 $\pm$ 1,1 a
Nitrogênio (mg/g)	16,55 $\pm$ 0,5 a	13,59 $\pm$ 0,2 b
Fósforo (mg/g)	2,76 $\pm$ 0,4 a	2,10 $\pm$ 0,1 a
Razão C/N	28,81 $\pm$ 0,9 b	35,23 $\pm$ 0,4 a
Razão N/P	6,66 $\pm$ 1,1 a	6,52 $\pm$ 0,2 a
Lignina (mg/g)	196,20 $\pm$ 57,7 a	239,42 $\pm$ 72,7 a
Celulose (mg/g)	272,86 $\pm$ 67,9 a	237,66 $\pm$ 30 a
Polifenóis (mg/g)	33,01 $\pm$ 10,3 b	109,19 $\pm$ 11,7 a
Razão lignina/N	11,90 $\pm$ 3,5 a	17,56 $\pm$ 5,3 a
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	3,74 $\pm$ 0,2 a	2,66 $\pm$ 0,2 b
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-31,9 $\pm$ -0,2 a	-30,5 $\pm$ -0,2 b

5.2 Influência da qualidade inicial da serapilheira, ambiente de origem e fauna do solo na decomposição e ocorrência do HFA.

Analisando o efeito aditivo dos fatores espécie, abertura de malha e ambiente, tem-se que a velocidade de decomposição não sofreu influência das diferentes qualidades iniciais das espécies vegetais, da presença da meso e macrofauna do solo e dos diferentes ambientes onde os *litter bags* foram incubados. Da mesma forma, o efeito da interação entre a espécie vegetal

e seu ambiente de origem não correspondeu a maiores taxas de decomposição em relação aos valores obtidos no ambiente externo e em relação à espécie externa transportada, o que indica ausência de HFA (Tabela 2). A taxa de decomposição média calculada pelo modelo da equação exponencial simples de Olson (1963) teve pequena variação entre espécies, ambientes e malhas, sendo observada maior taxa de decomposição da espécie *R. formosa* com a malha de exclusão em seu local de origem, e a menor taxa de decomposição da espécie *L. hoehnei* com a malha de exclusão em seu local de origem (Figura 8, Tabela 3). Tal ausência de diferenciação entre as taxas de decomposição das espécies locais e externas em ambos os ambientes reforça a não ocorrência do HFA. Em consonância com os resultados observados na taxa de decomposição, a porcentagem de massa remanescente final não diferiu entre as espécies vegetais e aberturas de malha na floresta de terras baixas. Na floresta montana, houve variação apenas nos tratamentos de *L. hoehnei*, sendo observada maior massa remanescente no tratamento de exclusão da meso e macrofauna do solo e menor massa remanescente no tratamento de inclusão. Comparando-se a floresta de terras-baixas com montana, ambas as espécies vegetais com a malha de exclusão tiveram menor massa remanescente na floresta de terras baixas (Tabela 3). Com base nos resultados tem-se que não houve influência dos ambientes de origem e das diferenças na qualidade inicial das espécies na decomposição, bem como a presença da fauna do solo não potencializou a perda de massa e a ocorrência do HFA.

Tabela 2 - Análise da influência dos fatores qualidade inicial das espécies (espécie), presença da fauna do solo (malha) e ambiente de origem na taxa de decomposição através de regressão linear. k = taxa de decomposição; + = efeito aditivo entre fatores; * = efeito interativo entre fatores; p value = significância a $p \leq 0,05$

Fórmula	Fator	Coeficientes	t value	p value
log(k)~ ambiente * espécie + malha	<i>intercept</i>	-6.474842	-49,691	<2e-16
	ambiente	0.259930	1,583	0,126
	espécie	-0.136110	-0,800	0,431
	malha	0.000608	0,005	0,996
	espécie x ambiente	0.302883	1,281	0,212

Tabela 3 - Taxa de decomposição média anual (k) e porcentagem de massa remanescente das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* com as malhas de exclusão (Exc) e inclusão (Inc) da meso e macrofauna do solo nas florestas de terras baixas e montana. Letras = diferença significativa entre tratamentos de uma mesma área ($p < 0,05$); * = diferença significativa entre áreas ($p < 0,05$); r^2 = coeficiente de determinação do modelo de Olson.

Local	Espécie	Malha	Origem da espécie	k (anos)	r^2	Massa Remanescente (%)
Terras Baixas	<i>L. hoehnei</i>	Exclusão	Externa	0,73	0,98	62,57 a *
Terras Baixas	<i>L. hoehnei</i>	Inclusão	Externa	0,73	0,94	58,07 a
Terras Baixas	<i>R. formosa</i>	Exclusão	Local	1,10	0,94	53,79 a *
Terras Baixas	<i>R. formosa</i>	Inclusão	Local	0,73	0,97	56,48 a
Montana	<i>L. hoehnei</i>	Exclusão	Local	0,37	0,95	71,09 a
Montana	<i>L. hoehnei</i>	Inclusão	Local	0,73	0,98	62,40 b
Montana	<i>R. formosa</i>	Exclusão	Externa	0,73	0,91	69,83 ab
Montana	<i>R. formosa</i>	Inclusão	Externa	0,73	0,92	69,61 ab

Figura 8 - Decomposição foliar de *Rustia formosa* e *Licania Hoehnei* na floresta de terras baixas (A) e montana (B). Local = espécie local; Externa = espécie externa; Exclusão = exclusão de meso e macrofauna do solo; Inclusão = inclusão de meso e macrofauna do solo; Linhas = equação exponencial de decaimento de Olson.

5.3 Variações nas concentrações e razões estequiométricas do C, N e P nos detritos foliares

As concentrações de carbono nos detritos foliares das espécies *R. formosa* e *L. hoehnei* tiveram redução ao longo do tempo (Figura 9, Anexo A). Ao final do experimento não houve diferença na concentração de C entre as espécies local e externa e as malhas de exclusão e inclusão da meso e macrofauna do solo na floresta de terras baixas. Na floresta montana, por sua vez, verificou-se pequena variação na concentração de C entre a espécie, com uma menor concentração de C em *L. hoehnei* na presença da fauna do solo. Em relação às florestas, não houve variação nas concentrações finais de C entre as terras baixas e montana (Tabela 4).

Figura 9 - Porcentagem de incremento (PIC) de carbono dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

As concentrações de N aumentaram ao longo da decomposição nos detritos das duas espécies vegetais em ambas as florestas, sendo este incremento maior em *R. formosa* em relação à *L. hoehnei* (Figuras 10, Anexo B). Dessa forma, após 250 dias de decomposição as

espécies mantiveram o padrão inicial de concentração de N, sendo os maiores valores observados em *R. formosa* em relação à *L. hoehnei*, tanto na floresta de terras baixas como em montana. Não houve variação na contração final de N entre florestas (Tabela 4).

Figura 10 - Porcentagem de incremento da concentração (PIC) de nitrogênio dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

A razão C/N dos detritos foliares diminuiu ao longo da decomposição em todos as combinações de tratamentos de ambas as florestas, mantendo o padrão da qualidade inicial da serapilheira, com os menores valores observados na espécie *R. formosa* (Figura 11, Anexo D). Na espécie *L. hoehnei* os valores mais baixos foram os com a inclusão da meso e macrofauna. Comparando as florestas, não houve diferença nos valores finais de razão C/N (Tabela 4).

Figura 11 - Variação na razão C/N dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

A concentração de P dos detritos foliares teve tendência de redução ao longo da decomposição, sendo esta redução significativa apenas nos tratamentos da espécie *L. hoehnei* na floresta de terras baixas. Não houve diferença na concentração final de P entre as diferentes malhas e as florestas de terras baixas e montana (Figura 12, Anexo C). A razão N/P apresentou aumento significativo em *L. hoehnei* e *R. formosa* na floresta de terras baixas, porém, não foi observado ao final da decomposição diferenças entre espécies, ambientes e malhas devido aos elevados erros padrão (Figura 13, Tabela 4).

Figura 12 - Porcentagem de incremento da concentração (PIC) de fósforo dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Figura 13 - Variação na razão N/P dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

5.3.2 Variações na composição isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) dos detritos foliares

Não foi constatado aumento ou redução significativos nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos detritos foliares ao final da decomposição em ambas espécies, ambientes e malhas (Figura 14 e 15, Anexo E e F) mantendo-se as características iniciais da serapilheira, com valores mais negativos em *R. formosa* em relação à *L. hoehnei* para o $\delta^{13}\text{C}$, e valores mais enriquecidos em *R. formosa* em relação à *L. hoehnei* para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabela 4).

Figura 14 - Variação no $\delta^{13}\text{C}$ dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Figura 15 - Variação no $\delta^{15}\text{N}$ dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Tabela 5 - Concentrações de C, N e P, razões estequiométricas (C/N, N/P) e composição isotópica de carbono e nitrogênio dos detritos foliares das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* aos 250 dias de decomposição. Exclusão = malha de exclusão da meso e macrofauna do solo; Inclusão = malha de inclusão da meso e macrofauna do solo; Externa = serapilheira transposta de outra floresta; Local = serapilheira originária da respectiva floresta. Letras= diferenças significativas entre tratamentos ($p < 0,05$)

Atributo	Combinações de tratamentos			
	<i>L. hoehnei</i>	<i>L. hoehnei</i>	<i>R. formosa</i>	<i>R. formosa</i>
	Exclusão	Inclusão	Exclusão	Inclusão
	Terras Baixas	Terras Baixas	Terras Baixas	Terras Baixas
Carbono (mg/g)	452,41 a	437,83 a	453,14 a	451,57 a
Nitrogênio (mg/g)	14,91 c	16,75 b	22,06 a	24,06 a
Fósforo (mg/g)	1,13 b	1,10 b	2,16 ab	2,49 a
Razão C/N	30,44 a	26,18 b	20,68 c	18,90 c
Razão N/P	13,39 a	15,90 a	10,29 a	9,83 a
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	2,23 b	2,42 b	3,48 a	3,70 a
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-30,22 a	-30,32 a	-31,31 b	-31,28 b

Atributo	Combinações de tratamentos			
	<i>L. hoehnei</i>	<i>L. hoehnei</i>	<i>R. formosa</i>	<i>R. formosa</i>
	Exclusão	Inclusão	Exclusão	Inclusão
	Montana	Montana	Montana	Montana
Carbono (mg/g)	448,00 ab	441,54 b	453,00 ab	459,23 a
Nitrogênio (mg/g)	15,28 c	16,95 b	21,44 a	20,47 a
Fósforo (mg/g)	1,66 a	1,82 a	2,35 a	2,42 a
Razão C/N	29,34 a	26,12 b	21,32 c	22,49 c
Razão N/P	11,01 a	11,21 a	9,31 a	9,47 a
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	2,25 b	2,15 b	3,16 a	3,25 a
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-30,22 b	-30,30 b	-31,16 a	-31,04 a

5.4 Variação na concentração dos compostos orgânicos dos detritos foliares ao longo da decomposição

A concentração de lignina nos detritos foliares de todas as combinações de tratamentos em ambas os ambientes teve aumento ao longo da decomposição (Figuras 16, Anexo G) (Tabela 5). Ao final da decomposição, não houve diferença na concentração de lignina entre as espécies vegetais, as florestas de terras baixas e montana e as malhas de inclusão e exclusão houve uma maior concentração final deste composto no tratamento de *L. hoehnei* com a malha de exclusão na floresta montana (Tabela 5). A razão lignina/N teve aumento

significativo apenas em *L. hoehnei* com malha de exclusão nas terras baixas e montana (Figura 17).

Figura 16 - Porcentagem de incremento de concentração (PIC) de lignina nos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Figura 17 - Variação na razão lignina/N dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

A concentração de celulose teve grande variação ao longo da decomposição na floresta de terras baixas e permaneceu praticamente inalterada ao longo da decomposição na floresta montana (Figura 18, Anexo H). Não houve aumento ou redução significativa na concentração de celulose em relação à serapilheira inicial nas florestas de terras baixas e montana, bem como não houve diferença na concentração final entre espécies, malhas e florestas (Tabela 6).

Figura 18 - Porcentagem de incremento de concentração (PIC) de celulose dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Os polifenóis presentes em maior quantidade na serapilheira inicial da espécie *L. hoehnei* foram amplamente consumidos ao longo da decomposição, com redução significativa na sua concentração. Já nos detritos foliares da espécie *R. formosa* os polifenóis foram pouco consumidos e não diferiram, aos 250 dias, dos teores iniciais da serapilheira desta espécie vegetal (Figuras 19, Anexo I). Ao final da decomposição, não houve diferenças na concentração de polifenóis entre espécies, malhas e florestas (Tabela 5).

Figura 19 - Porcentagem de incremento de concentração (PIC) de polifenóis nos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Tabela 5 - Concentração dos compostos orgânicos e estruturais dos detritos foliares das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* aos 250 dias de decomposição. Exclusão = malha de exclusão da meso e macrofauna do solo; Inclusão = malha de inclusão da meso e macrofauna do solo; Externa = serapilheira transposta de outra floresta; Local = serapilheira originária da respectiva floresta. Letras distintas= diferenças significativas entre tratamentos ($p < 0,05$)

Atributo	Combinações de tratamentos			
	<i>L. hoehnei</i>	<i>L. hoehnei</i>	<i>R. formosa</i>	<i>R. formosa</i>
	Exclusão	Inclusão	Exclusão	Inclusão
	Terras Baixas	Terras Baixas	Terras Baixas	Terras Baixas
Lignina (mg/g)	546,74 a	514,01 a	605,59 a	590,66 a
Lignina/N	37,00 a	30,69 b	27,49 b	26,61 b
Celulose (mg/g)	273,40 a	272,24 a	271,40 a	253,24 a
Polifenóis (mg/g)	33,29 a	27,40 a	23,06 a	24,44 a
Atributo	Combinações de tratamentos			
	<i>L. hoehnei</i>	<i>L. hoehnei</i>	<i>R. formosa</i>	<i>R. formosa</i>
	Exclusão	Inclusão	Exclusão	Inclusão
	Montana	Montana	Montana	Montana
Lignina (mg/g)	570,21 a	483,02 a	557,90 a	542,57 a
Lignina/N	37,35 a	28,56 b	26,45 b	26,45 b
Celulose (mg/g)	249,44 a	238,42 a	286,55 a	228,02 a
Polifenóis (mg/g)	49,27 a	31,56 a	21,66 a	22,80 a

5.5 Influência das variações nos nutrientes e compostos orgânicos dos detritos foliares na dinâmica da perda de massa ao longo da decomposição

Para análise da influencia da variação na qualidade da serapilheira na perda de massa ao longo da decomposição foram selecionadas os elementos que apresentaram aumento ou redução nas suas concentrações ao longo do tempo em todas as combinações de tratamentos de ambas os ambientes, sendo estes o C, N e lignina. Assim, com base nos resultados da análise, tem-se que há uma influência significativa da variação da concentração de C, N e lignina na perda de massa ao longo do tempo para ambas as espécies, em ambos os ambientes e considerando a exclusão e inclusão da fauna do solo (Tabela 6).

Tabela 6 - Análise da influencia da variação nas concentrações de C, N e lignina na massa remanescente ao longo da decomposição das espécies *R. formosa* e *L. hoehnei* nas terras baixas e montana com a presença e ausência da fauna do solo. MR = massa remanescente; + = efeito aditivo entre fatores $Pr(>|z|)$ = significância a $p \leq 0,05$

Fórmula	Fator	Coeficientes	<i>z value</i>	<i>Pr(> z)</i>
MR~ C +N+ Lignina	<i>intercept</i>	1.353e+01	-7.369	1.72e-13
	C	3.731e-02	9.571	< 2e-16
	N	-6.511e-0	-4.037	5.41e-5
	Lignina	-1.795e-03	-5.677	1.37e-8

6 DISCUSSÃO

De acordo com as hipóteses iniciais deste estudo, esperava-se que: (i) as características da qualidade inicial das diferentes serapilheiras influenciassem na dinâmica da decomposição das espécies vegetais; (ii) a decomposição das espécies vegetais nos seus locais de origem fosse maior do que a decomposição de espécies externas introduzidas a partir de outro ambiente, bem como que a decomposição das espécies vegetais fosse maior nos seus locais de origem quando comparada a decomposição destas mesmas espécies em um local externo, devido ao HFA; (iii) que com a ação da meso e macrofauna do solo houvesse uma maior possibilidade de ocorrência do HFA, bem como fossem observadas maiores taxas de decomposição da serapilheira em ambas as espécies vegetais e ambientes; (iv) que a dinâmica da decomposição das espécies vegetais fosse influenciada pelas variações na química da serapilheira ao longo do tempo, e que tais variações resultassem em diferenças nas composições isotópicas dos detritos foliares.

Com base nos resultados, as características da qualidade inicial da serapilheira das espécies, como maiores teores de N em *R. formosa* e maiores teores de polifenóis em *L. hoehnei*, não causaram uma diferenciação na taxa de decomposição entre as mesmas, sendo refutada a primeira hipótese deste estudo. Da mesma forma, a interação entre a qualidade das espécies e seus ambientes de origem não resultaram em maiores taxas de decomposição comparadas a outros ambientes e espécies externas, o que indica a não ocorrência do HFA, e refuta a segunda hipótese formulada. A presença da fauna do solo também não aumentou a taxa de decomposição em ambos os ambientes e espécies, indicando que estes organismos tiveram pouca influência na decomposição e refutando a terceira hipótese deste estudo. Por fim, a dinâmica da decomposição ao longo do tempo esteve associada às variações na concentração de C, N e lignina dos detritos foliares, o que demonstra a influência das variações na qualidade da serapilheira sobre a perda de massa. No entanto, as variações nos nutrientes e compostos orgânicos não causaram variação nos valores isotópicos dos detritos foliares, sendo corroborada parcialmente a hipótese final formulada.

A HFA não tem se mostrado um fenômeno inexorável, uma vez que resultados variáveis foram observados em diversos ecossistemas (GHOLZ et al., 2000; AYRES et al., 2009; AUSTIN et al., 2014; VEEN et al., 2014). No Brasil, a HFA foi verificada por Castanho e Oliveira (2008) em experimentos de decomposição de detritos foliares de espécies arbóreas oriundas de Cerradão, floresta estacional e floresta Atlântica. Apenas na espécie de Cerradão houve o HFA, devido à espécie testada ser dominante na área e ter característica

decídua, o que faria com que suas folhas contribuíssem de forma expressiva para a composição da serapilheira local (CASTANHO; OLIVEIRA, 2008). Nesse sentido, a representatividade da espécie vegetal para seu ambiente é um fator importante no estudo do HFA, sendo que espécies pouco abundantes podem muitas vezes ter um efeito débil sobre a composição da serapilheira e sobre a comunidade do solo, especialmente em ambientes de elevada diversidade e rápida ciclagem da matéria orgânica, como as florestas tropicais (GRIME, 1998; CASTANHO; OLIVEIRA, 2008; AUSTIN et al., 2014; JEWELL et al., 2015). Embora *R. formosa* e *L. hoehnei* tenham elevada abundância em seus locais de origem, a diversidade vegetal e heterogeneidade na composição química da serapilheira nas florestas de terras baixas e montana estaria sobrepondo possíveis efeitos isolados destas espécies vegetais sobre os microrganismos, que estariam adaptados a uma ampla variedade de recursos, não sendo observada assim o HFA.

Outro fator decisivo para a ocorrência do HFA é a qualidade nutricional da serapilheira para os organismos decompositores. De acordo com a teoria do *substrate quality-matrix quality interaction*, que tem como base estudos que compararam ambientes e espécies com contrastantes qualidades nutricionais, quanto maior for a distinção na qualidade nutricional inicial entre dois materiais vegetais, maior será o efeito do HFA na sua decomposição (HUNT et al., 1988; GHOLZ et al., 2000; PRESCOTT, 2000; FRESCHET; AERTS; CORNELISSEN, 2012; AUSTIN et al., 2014; VEEN et al., 2014). Esse fato seria decorrente da falta de especialização da comunidade decompositora que recebe o material exógeno para decompor tal substrato, principalmente os de baixa qualidade que possuem elevado teor de compostos recalcitrantes, baixa concentração de nutrientes e que geralmente demandam ação de organismos especializados (AYRES et al., 2009; GABRIEL-PEREZ et al., 2013). Em um estudo de decomposição realizado entre áreas de floresta montana (próximas a área do presente estudo) e pastagem abandonada situados no núcleo Santa Virgínia, Medeiros (2016) observou uma maior velocidade de decomposição em detritos vegetais oriundos das espécies florestais da floresta montana quando estes encontravam-se no seu ambiente de origem, o interior da floresta, em comparação aos mesmos detritos se decompondo no ambiente externo da pastagem e em comparação a uma espécie externa (*Tibouchina selowiana*) trazida e também decomposta no interior da floresta. Tal resultado sugere a ocorrência de HFA na decomposição em situações de diferenças extremas entre ambientes e espécies vegetais, como é o caso de uma área de Cerrado com a floresta Atlântica (CASTANHO; OLIVEIRA, 2008), ou uma área florestal em relação a uma área pastoril (MEDEIROS, 2016). Assim, embora as espécies vegetais testadas no presente estudo tenham

algumas diferenças nas suas qualidades nutricionais, como elevada concentração de polifenóis em *L. hoehnei* e maior teor de N e menor razão C/N em *R. formosa* (Tabela 4), tais diferenças não foram suficientes a ponto de influenciar a velocidade de decomposição e a ocorrência do HFA entre as florestas de terras baixas e montana (Figura 7).

Além das interações entre a qualidade da serapilheira e seu local de origem, a fauna do solo também é de fundamental importância no processo de decomposição e ocorrência da HFA (AYRES; DROMPH; BARDGETT, 2006; AYRES et al., 2009; MILCU; MANNING, 2011; AUSTIN et al., 2014). As taxas de decomposição similares observadas nos detritos foliares de *R. formosa* e *L. hoehnei* com a inclusão ou exclusão da meso e macrofauna sugerem que não houve influência dos invertebrados do solo no processo, contrariando alguns estudos que demonstraram a importância desses organismos na decomposição de detritos vegetais em florestas tropicais úmidas (WALL et al., 2008; CASTANHO; LORENZO; DE OLIVEIRA, 2012). Demais estudos de decomposição realizados em áreas de mata Atlântica obtiveram resultados que variaram de uma influência significativa (CASTANHO; LORENZO; DE OLIVEIRA, 2012), para uma menor influência da meso e macrofauna do solo na degradação da serapilheira (GIEBELMANN et al., 2011), sugerindo uma complexidade e variação dos efeitos destes organismos sobre o processo de decomposição nesses ambientes. Uma possível alternativa para a ausência de influência da meso e macrofauna do solo na decomposição de *R. formosa* e *L. hoehnei* seria a qualidade nutricional inicial de suas folhas senescentes, uma vez que os invertebrados do solo possuem a capacidade de selecionar seu alimento e estabelecer preferências alimentares de acordo com diferentes concentrações de nutrientes e compostos orgânicos dos materiais vegetais (HÄTTENSCHWILER; BRETSCHER, 2001; VOS et al., 2011). Vos e colaboradores (2011), observaram comportamento de seleção da macrofauna do solo por espécies de rápida decomposição quando em contato com serapilheiras compostas por diferentes espécies vegetais. Nesse sentido, é possível que a qualidade nutricional das espécies do presente estudo tenha desfavorecido a ação da meso e macrofauna do solo nas florestas de terras baixas e montana.

Assim como a dinâmica da decomposição, as variações na composição química dentre os detritos foliares ao longo da decomposição foram semelhantes. Em geral, as perdas de carbono durante o experimento foram relativamente baixas em ambas espécies e florestas, não passando de 8% da concentração inicial (Figura 8). Houve uma redução nessas perdas entre 15 e 70 dias do início do experimento, que corresponde a fase na qual os microrganismos iniciam sua colonização e atividade (PRESCOTT – comunicação pessoal),

subsequente à fase inicial de solubilização dos compostos lábeis (CHAPIN III et al., 2002; SUSEELA et al., 2013). Em relação ao N, observou-se que após uma redução inicial houve um acúmulo deste nutriente nos detritos vegetais, indicando imobilização de N pelos microrganismos (Figura 9) (HOBBIE; VITOUSEK, 2000; BERGLUND, 2012). Este aumento na concentração de N dos detritos foliares durante a decomposição é uma característica comum de ambientes que apresentam limitação de N no solo e na serapilheira, e está relacionada a atributos como razão C/N e concentração de C lábil (HOBBIE; VITOUSEK, 2000; BENGTSSON; BENGTSON; MÅNSSON, 2003; SCHIMEL et al., 2004; BERGLUND, 2012). De forma geral, materiais vegetais com razões C/N acima de 30 tendem a ser decompostas mais lentamente, devido a limitação dos microrganismos por N ao longo do processo de degradação e obtenção do C contido neste material (HOBBIE et al., 2012; BENGTSSON; BENGTSON; MÅNSSON, 2003). Uma vez que a disponibilidade de N dos detritos foliares se torna limitante para a ação microbiana, estes organismos necessitam alocar N externo para assim continuar a constituir suas estruturas biológicas, aumentar sua biomassa e retomar sua atividade metabólica durante a degradação do material vegetal (HOBBIE; VITOUSEK, 2000; BENGTSSON; BENGTSON; MÅNSSON, 2003; SCHIMEL et al., 2004; BERGLUND, 2012). Dentre as fontes de N externo que podem ser utilizadas durante a imobilização tem-se os excrementos da fauna do solo (KAGATA; OHGUSHI, 2013), os detritos foliares adjacentes ricos em N (LUMMER et al., 2012), a fixação biológica de N e a deposição atmosférica (MELLILO et al., 1982). Embora as espécies *R. formosa* e *L. hoehnei* diferissem quanto a sua razão C/N inicial (Tabela 3), ambas tiveram aumento na concentração de N ao longo do experimento, indicando que em determinado momento as comunidades microbianas que estariam degradando estes materiais se tornaram limitadas por N tanto na floresta de terras baixas como montana. O momento em que o N passou a ser limitante corresponde a desaceleração observada na perda de massa e C entre 15 e 70 dias, que seria a fase na qual os microrganismos estariam se estabelecendo e iniciando suas atividades (Figuras 8 e 9). Tanto o C como N estiveram relacionados com a dinâmica da perda de massa ao longo da decomposição, sendo este efeito mais evidente quando comparados os padrões na redução e aumento de C e N com a porcentagem de massa remanescente, de forma que o consumo de C segue padrão semelhante ao da perda de massa, e o aumento de N corresponde aos períodos de retomada na ação dos decompositores e na decomposição.

Apesar da grande variabilidade nos dados, o P apresentou tendência de redução ao longo da decomposição tanto na floresta de terras baixas como montana, não havendo acréscimo na concentração de P que indicasse imobilização deste elemento pelos

microrganismos (Figura 11). Assim como o N, o P é um nutriente limitante para ação dos microrganismos (CLEVELAND; REED; TOWNSEND, 2006; BARANTAL et al., 2014), especialmente em florestas tropicais que possuem solos com maior limitação por P em relação ao N (VITOUSEK; SANFORD, 1986; MARTINELLI et al., 1999). Além disso, o P tende a ser prontamente imobilizado quando disponível, mesmo que o aumento na concentração não resulte em aumento imediato na decomposição (CLEVELAND; REED; TOWNSEND, 2006). Nos solos das áreas deste estudo, Martins et al. (2015) encontraram baixas concentrações de fósforo disponível para as plantas. Nesse sentido, a dinâmica da concentração de P ao longo da decomposição estaria possivelmente relacionada com essa baixa disponibilidade, que resultaria em baixa alocação de P pelos microrganismos, associada com a limitação por N, uma vez que a baixa atividade microbiana reduziria a diminuição na concentração do P ainda presente nos detritos foliares (HOBBIE; VITOUSEK, 2000; CLEVELAND; REED; TOWNSEND, 2006). A razão N/P, que teve tendência de aumento ao longo da decomposição, reflete o balanço entre a concentração de dois nutrientes de grande importância para regulação da atividade microbiana no solo (MANZONI et al., 2010; BARANTAL et al., 2014), sendo o aumento observado no presente experimento decorrente da liberação de P em conjunto com aumento na concentração de N.

Com relação aos compostos orgânicos, de forma geral não houve degradação de celulose e houve acúmulo de lignina ao longo da decomposição (Figura 16). Tal aumento na concentração de lignina, e consequentemente na razão lignina/N, teve relação significativa com a perda de massa ao longo do tempo em ambas as espécies e ambientes. Como a lignina é um composto muito recalcitrante e resistente à ação microbiana seu acúmulo prejudica a atividade dos decompositores, desacelerando a degradação dos materiais vegetais (RAHMAN et al., 2013). Dessa forma, a lenta velocidade de decomposição observada nas espécies *R. formosa* e *L. hoehnei* nas florestas de terras baixas e montana (Tabela 2), em comparação a valores de referência para florestas tropicais (e.g $k = 1-4$) (CHAPIN III et al., 2002; WALL et al., 2008), estaria relacionada a este aumento na concentração de lignina em conjunto com a limitação por N. A degradação da lignina tem grande importância para as interações entre plantas e a comunidade do solo, pois demanda ação de organismos especializados, como os fungos lignolíticos (CHAPIN III et al., 2002; RAHMAN et al., 2013; JEWELL et al., 2015). Nesse sentido, autores sugerem que interações significativas entre a qualidade da serapilheira e os decompositores locais, que podem culminar com o HFA, ocorreriam em estágios mais avançados da decomposição, nos quais compostos mais recalcitrantes como a lignina são acumulados (MELILLO et al., 1989; CHAPMAN; KOCH, 2007; BALDRIAN; SNAJDR.,

2011; JEWELL et al., 2015). Com relação aos polifenóis, embora sejam considerados elementos importantes na inibição da atividade microbiana e da fauna do solo, devido a sua ação contra herbivoria, a rápida redução destes compostos na serapilheira de *L. hoehnei* e ausência de efeito negativo em *R. formosa* indica que estes elementos não atuaram na inibição da ação dos decompositores, ao passo que podem ter figurado como uma importante fonte de C lábil facilmente acessível aos microrganismos na espécie *L. hoehnei* (HÄTTENSCHWILER et al., 2010).

As alterações nas concentrações de nutrientes e compostos orgânicos dos detritos foliares ao longo da decomposição provocam modificações nas razões isotópicas do C e N e evidenciam características da ação dos microrganismos ao longo do processo (GAUTAM et al., 2016). Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos detritos foliares podem aumentar progressivamente ao longo da decomposição em decorrência do uso seletivo de isótopos de ^{12}C pelos microrganismos durante sua respiração e transporte de C exógeno enriquecido em ^{13}C entre substratos. De forma contrária, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ podem reduzir como uma consequência do acúmulo de lignina ao longo da decomposição, sendo que este composto é naturalmente empobrecido em ^{13}C em relação aos demais tecidos da planta (BENNER; FOGEL; SPRAGUE, 1987; WEDIN et al., 1995; CONNIN; FENG; VIRGINIA, 2001; NGAO; COTRUFO, 2011; GAUTAM et al., 2016). Embora tenha sido observado acúmulo de lignina nos detritos foliares de ambas as espécies, é evidente que este composto recalcitrante não teve influência significativa na composição isotópica do material remanescente, que permaneceu inalterada ao longo da decomposição. De forma semelhante, o acréscimo significativo de N nos detritos foliares de *R. formosa* e *L. hoehnei* ao longo da decomposição não provocou modificações nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ destes detritos, contrariando estudos anteriores que observaram mudanças significativas nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ relacionados aos processos de mineralização e imobilização de N ao longo da decomposição (CONNIN; FENG; VIRGINIA, 2001; HOBBIIE; HOBBIIE, 2008; GAUTAN et al., 2016).

7 CONCLUSÃO

Com base na dinâmica da decomposição, conclui-se que a degradação da serapilheira das espécies *R. formosa* e *L. hoehnei* nas florestas de terras baixas e montana ocorreu de forma uniforme e não foi influenciada por fatores importantes como a interação local entre plantas e decompositores e a ação da fauna do solo. Mesmo diferenças nas condições climáticas inerentes a cada ambiente não influenciaram a decomposição entre ambientes. Isso também leva a conclusão de que demais fatores além dos analisados neste estudo são mais relevantes no direcionamento da decomposição das espécies vegetais arbóreas nestes ambientes. Além disso, o HFA não é um efeito que se fez presente nestes ambientes, o que leva a conclusão de que as interações entre plantas e suas comunidades decompositoras são semelhantes em ambos os ambientes, de forma que os organismos estejam igualmente adaptados para degradar uma vasta qualidade de materiais vegetais. Devido a relação entre as mudanças nas concentrações de C, N e lignina e a dinâmica da perda de massa, conclui-se que a qualidade da serapilheira, principalmente suas modificações ao longo do tempo, é fundamental para determinação dos padrões observados na decomposição.

Os resultados obtidos neste estudo ilustram a complexidade do processo de decomposição em florestas tropicais. Nestes ecossistemas, a presença de serapilheira e solos com baixa disponibilidade de elementos essenciais, como N e P, torna as interações entre plantas e decompositores mais suscetíveis à influência da qualidade nutricional dos detritos vegetais do que o seu local de origem. Isso ressalta a importância da heterogeneidade química da serapilheira do chão da floresta, uma vez que a manutenção da elevada produtividade primária de florestas tropicais depende da rápida e constante liberação de nutrientes e C no solo, provenientes da decomposição de materiais de alta e baixa qualidade nutricionais que compõe esta serapilheira.

REFERÊNCIAS

- ABER, J.D.; MELILLO, J.M.; NADELHOFFER, K.J.; PASTOR, J.; BOONE, R.D. Factors controlling nitrogen cycling and nitrogen saturation in northern temperate forest ecosystems. **Ecological Applications**, Washington, v. 1, p. 303–315, 1991.
- ADAIR, E.C.; HOBBIE, S.E.; HOBBIE, R.K. Single-pool exponential decomposition models: potential pitfalls in their use in ecological studies. **Ecology**, Hoboken, v. 91, n. 4, p. 1225–1236, 2010.
- ALLISON, S.D.; LU, Y.; WEIHE, C.; GOULDEN, M.L.; MARTINY, A.C.; TRESEDER, K.K.; MARTINY, J.B.H. Microbial abundance and composition influence litter decomposition response to environmental change. **Ecology**, Hoboken, v. 94, p. 714–725, 2013
- ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; SCARANELLO, M.A.; CAMARGO, P.B.; SANTOS, F.A.M.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 260, p. 679–691, 2010.
- ASSIS, M.A. **Florística e caracterização das comunidades vegetais da Planície Costeira de Picinguaba, Ubatuba/SP**. 1999. 248 p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1999.
- AUSTIN, A.T.; VIVANCO, L.; GONZALEZ-ARZAC, A.; PEREZ, L.I. There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter–decomposer affinity in terrestrial ecosystems. **New Phytologist**, Oxford, v. 204, p. 307–314, 2014
- AYRES, E.; DROMPH, K.M.; BARDGETT, R.D. Do plant species encourage soil biota that specializes in the rapid decomposition of their litter? **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 38, p. 183–186, 2006.
- AYRES, E.; STELTZER, H.; SIMMONS, B.L.; SIMPSON, R.T.; STEINWEG, J.M.; WALLENSTEIN, M.D.; MELLOR, N.; PARTON, W.J.; MOORE, J.C.; WALL, D.H. Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 41, p. 606–610, 2009.
- BALDRIAN, P.; SNAJDR, J. Lignocellulose-degrading enzymes in soils. **Soil Enzymology**, Berlin, v. 21, p. 167–186, 2011.
- BARANTAL, S.; SCHIMANN, H.; FROMIN, N.; HATTENSCHWILER, S. C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity effects on decomposition. **Proceedings of Royal Society. Series B**, London, v. 281, n. 1796, p. 20141682. 2014.
- BARLOCHER, F. Leaf mass loss estimated by litter bag technique. In: GRAÇA, M.A.S.; BARLOCHER, F.; GESSENER, M. (Ed.). **Methods to study litter decomposition: a practical guide**. Dordrecht: Springer. 2005. p. 37–42.

BARLOW, J.; GARDNER, T.A.; FERREIRA, L.V.; PERES, C.A. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 247, p. 91–97, 2007.

BARRETOS, P.A.B.; GAMA-RODRIGUES, E.F.; GAMA-RODRIGUES, A.C.; BARROS, N.F.B.; FONSECA, S. Atividade microbiana, carbono e nitrogênio da biomassa microbiana em plantações de eucalipto, em sequencia de idades. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 32, p. 611-619, 2008.

BENNER, R.; FOGEL, M.L.; SPRAGUE, E.K. Diagenesis of belowground biomass of *Spartina alterniflora* in salt marsh sediments. **Limnology and Oceanography**, Wako, v. 36, p. 1358-1374, 1991.

BENGTTSSON, G.; BENGTON, P.; MÅNSSON, K.F. Gross nitrogen mineralization, immobilization, and nitrification rates as a function of soil C/N ratio and microbial activity. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 35, n. 1, p. 143-154, 2003.

BERGLUND, S.L.; ÅGREN, G.I. When will litter mixtures decompose faster or slower than individual litters? A model for two litters. **Oikos**, Hoboken, v. 121, n. 7, p. 1112-1120, 2012.

BOKHORST, S.; WARDLE, D.A. Microclimate within litter bags of different mesh size: Implications for the ‘arthropod effect’ on litter decomposition. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 58, p. 147-152, 2013.

BRADFORD, M.A.; TORDOFF, G.M.; EGGERS, T.; JONES, T.H.; NEWINGTON, J.E. Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition. **Oikos**, Hoboken, v. 99, n. 2, p. 317-323, 2002.

BRAGAZZA, L.; IACUMIN, P.; SIFFI, C.; GERDOL, R. Seasonal variation in nitrogen isotopic composition of bog plant litter during 3 years of field decomposition. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 46, p. 877–881, 2010.

BRUSSAARD, L. Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 9, p. 123-135, 1998.

CAMPOS, M.C.R.; TAMASHIRO, J.Y.; ASSIS, M.A.; JOLY, C.A. Florística e fitossociologia do componente arbóreo da transição Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas - Floresta Ombrófila Densa Submontana do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 11, n. 2, p. 301-312. 2011

CARRILLO, Y.; BALL, B.A.; BRADFORD, M.A.; JORDAN, C.F.; MOLINA, M. Soil fauna alter the effects of litter composition on nitrogen cycling in a mineral soil. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 43, p. 1440-1449, 2011.

CASTANHO, C.T. **Fatores determinantes no processo de decomposição em florestas do Estado de São Paulo**. 2005. 100 p. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2005.

CASTANHO, C.T.; DE OLIVEIRA, A.A. Relative effect of litter quality, forest type and their interaction on leaf decomposition in South-east Brazilian forests. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 24, p. 149–156, 2008.

CASTANHO, C.T.; LORENZO, L.; DE OLIVEIRA, A.A. The importance of mesofauna and decomposition environment on leaf decomposition in three forests in southeastern Brazil. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 213, n. 8, p. 1303-1313, 2012.

CHAMBERLAIN, P.M.; MCNAMARA, N.P.; CHAPLOW, J.; STOTT, A.W.; BLACK, H.I. Translocation of surface litter carbon into soil by Collembola. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 38, n. 9, p. 2655-2664, 2006.

CHAPIN III, F.S.; MATSON, P.A.; MOONEY, H.A. **Principles of terrestrial ecosystem ecology**. New York: Springer, 2002. 436 p.

CHAPMAN, S.K.; KOCH, G.W. What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem? **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 299, p. 153–162, 2007.

CIZUNGU, L.; STAELENS, J.; HUYGENS, D.; WALANGULULU, J.; MUHINDO, D.; VAN CLEEMPOT, O.; BOECKX, P. Litterfall and leaf litter decomposition in a central African tropical mountain forest and Eucalyptus plantation. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 326, p. 109-116, 2014.

CLARHOLM, M. Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 17, n. 2, p. 181-187, 1985.

CLEVELAND, C.C.; REED, S.C.; TOWNSEND, A.R. Nutrient regulation of organic matter decomposition in a tropical rain forest. **Ecology**, Hoboken, v. 87, n. 2, p. 492-503, 2006.

CLEVELAND, C.C.; TOWNSEND, A.R.; SCHIMEL, D.S.; FISHER, H.; HOWARTH, R.W.; HEDIN, L.O.; PERAKIS, S.S.; LATTY, E.F.; VON FISCHER, J.C.; ELSER, A.; WASSON, M.F. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 13, n. 2, p. 623-645, 1999.

COLETTA, L.D. **Decomposição foliar na Floresta Ombrófila Densa em diferentes altitudes e condições climáticas**. 2015. 93 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo. Piracicaba, 2015.

CONNIN, S.L.; FENG, X.; VIRGINIA, R.A. Isotopic discrimination during long-term decomposition in an arid land ecosystem. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 33, p. 41–51, 2001.

COQ, S.; WEIGEL, J.; BONAL, D.; HÄTTENSCHWILER, S. Litter mixture effects on tropical tree seedling growth on a greenhouse experiment. **Plant Biology**, Hoboken, v. 14, n. 4, p. 630-640, 2012.

COQ, S.; SOUQUET, J.M.; MEUDEC, E.; CHEYNIER, V.; HÄTTENSCHWILER, S. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rain forest of French Guiana. **Ecology**, Hoboken, v. 91, p. 2080–2091, 2010.

COQ, S.; WEIGE, J.; BUTENSCHOEN, O.; BONAL, D.; HÄTTENSCHWILER, S. Litter composition rather than plant presence affects decomposition of tropical litter mixtures. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 343, p. 273–283, 2011

CORNWELL, W.K.; CORNELISSEN, J.H.C.; AMATANGELO, K.; DORREPAAL, E.; EVINER, V.T.; GODOY, O. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 11, p. 1065–1071, 2008.

Da SILVA, J.M.C.; CASTELETI, C.H.M. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: GALINDO-LEAL, C; CÂMARA, I.G. (Ed.). **The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**. Washington: CABS; Island Press, 2003. p. 43–59

DEPARTAMENTO DE ÁGUAS E ENERGIA ELÉTRICA DO ESTADO DE SÃO PAULO. Disponível em: < <http://www.dae.sp.gov.br>>. Acesso em: 15 fev. 2016.

DEAN, W. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica**. São Paulo: Companhia das Letras, 1996. 484 p.

De ANGELIS, K.M.; LINDOW, S.E.; FIRESTONE, M.K. Bacterial quorum sensing and nitrogen cycling in rhizosphere soil. **FEMS Microbiology Ecology**, Oxford, v. 66, p. 197–207, 2008.

De ANGELIS, K.M.; CHIVIAN, D.; FORTNEY, J.L.; ARKIN, A.P.; SIMMONS, B.; HAZEN, T.C.; SILVER, W.L. Changes in microbial dynamics during long-term decomposition in tropical forests. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 66, p. 60–68, 2013.

FABER, J.H. Functional classification of soil fauna: a new approach. **Oikos**, Hoboken, v. 62, p. 110–117, 1991.

FANIN, N.; BARANTAL, S.; FROMIN, N.; SCHIMANN, H.; SCHEVIN, P.; HÄTTENSCHWILER, S. Distinct microbial limitations in litter and underlying soil revealed by carbon and nutrient fertilization in a tropical rainforest. **PLoS One**, San Francisco, v. 7, n. 12, p. 49990. 2012.

FIERER, N.; CRAINE, J.M.; MCLAUCHLAN, K.; SCHIMEL, J.P. Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition. **Ecology**, Oxford, v. 86, n. 2, p. 320–326, 2005.

FONTAINE, S.; MARIOTTI, A.; ABBADIE, L. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 35, p. 837–843, 2003.

FRESCHET, G.T.; AERTS, R.; CORNELISSEN, J.H.C. Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 100, p. 619–630, 2012.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA; INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS. **Atlas dos remanescentes florestais da mata atlântica período 2013-2014:** relatório técnico. São Paulo, 2015. 60 p.

PEREZ, G.; AUBERT, M.; DECAËNS, T.; TRAP, J.; CHAUVAT, M. Home-field advantage: a matter of interaction between litter biochemistry and decomposer biota. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 67, p. 245–254, 2013.

GARCÍA-PALACIOS, P.; MAESTRE, F.T.; KATTGE, J.; WALL, D.H. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 16, n. 8, p. 1045-1053, 2013.

GARTNER, T.B.; CARDON, Z.G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. **Oikos**, Hoboken, v. 104, p. 230–246, 2004.

GAUTAM, M.K.; LEE, K.S.; SONG, B.Y.; LEE, D.; BONG, Y.S. Early-stage changes in natural ^{13}C and ^{15}N abundance and nutrient dynamics during different litter decomposition. **Journal of Plant Research**, Tokyo, v. 129, n. 3, p. 463-476, 2016.

GESSNER, M.O.; SWANAN, C.M.; DANG, C.K.; MCKIE, B.G.; BARDGETT, R.D.; WALL, D.H.; HATTENSCHWILER, A.S. Diversity meets decomposition. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v. 25, 372–380, 2010

GHOLZ, H.L.; WEDIN, D.A.; SMITHERMAN, S.M.; HARMON, M.E.; PARTON, W.J. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. **Global Change Biology**, Hoboken, v. 6, p. 751–765, 2000.

GIEBELMANN, U.C.; MARTINS, K.G.; BRAENDLE, M.; SCHAEGLER, M.; MARQUES, R.; BRANDI, R. Lack of home-field advantage in the decomposition of leaf litter in the Atlantic Rainforest of Brazil. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 49, p. 5-10, 2011.

GOERING, H.K.; VAN SOEST, P.J. **Forage fiber analyses:** apparatus, reagent, procedures and some applications. Washington: USDA Agriculture Handbook, n. 379, 1970. 20 p.

GONZALEZ, G.; SEASTEDT, T.R. Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. **Ecology**, Hoboken, v. 82, p. 955–964, 2001.

GRAÇA, M.A.S.; BÄRLOCHER, F.; GESSNER, M.O. **Methods to study litter decomposition:** a practical guide. Dordrecht: Springer Science and Business Media, 2005. 314 p.

GRIME, J.P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 86, p. 902–910, 1998

HANDA, T.; RIEN, A.; FRANK, B.; MATTY, P.B.; ANDREAS, B.; OLAF, B.; ERIC, C.; MARK, O.; MARIKA, M.; BRENDAN, G.M.; BJÖRN, M.; EDWIN, T.H.M.P.; STEFAN, S.; BERNHARD, S.; JASPER, V.A.N.R.; VERONIQUE, C.A.V.; STEPHAN, H. Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. **Nature**, London, v. 509, p. 218-231, 2014.

- HÄTTENSCHWILER, S.; JØRGENSEN, B. Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 98, p. 754–763, 2010.
- HÄTTENSCHWILER, S.; TIUNOV, A.V.; SCHEU, S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. **Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 36, p. 191–218, 2005.
- HÄTTENSCHWILER, S.; AESCHLIMANN, B.; COUTEAUX, M.M.; ROY, J.; BONAL, D. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a Neotropical rainforest community. **New Phytologist**, Hoboken, v. 179, p. 165–175, 2008.
- HÄTTENSCHWILER, S.; COQ, S.; BARANTAL, S.; HANDA, I.T. Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. **New Phytologist**, Hoboken, v. 189, p. 950–965, 2011.
- HEDIN, L.O.; BROOKSHIRE, J.E.N.; MENGE, D.N.L.; BARRON, A.R. The nitrogen paradox in tropical forest ecosystems. **Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 40, p. 613–635, 2009.
- HENEGHAN, L.; COLEMAN, D.C.; ZOU, X.; CROSSLEY, D.A. JR.; HAINES, B.L. Soil micro arthropod contributions to decomposition dynamics: tropical–temperate comparisons of a single substrate. **Ecology**, Hoboken, v. 80, p. 1873–1882, 1999.
- HOBBIE, E.A.; HOBBIE, J.E. Natural abundance of ^{15}N in nitrogen limited forests and tundra can estimate nitrogen cycling through mycorrhizal fungi, a review. **Ecosystems**, New York, v. 11, p. 815–830, 2008.
- HOBBIE, S.E. Effects of plant species on nutrient cycling. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v. 7, p. 336–339, 1992.
- HOBBIE, S.E.; VITOUSEK, P.M. Nutrient regulation of decomposition in Hawaiian montane forests: do the same nutrients limit production and decomposition? **Ecology**, Hoboken, v. 81, p. 1867–1877, 2000.
- HOBBIE, S.E.; REICH, P.B.; OLEKSYN, J.; OGDahl, M.; ZYTKOWIAK R.; HALE, C.; KAROLEWSKI, P. Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. **Ecology**, Hoboken, v. 87, p. 2288–2297, 2006.
- HÖGBERG, P. ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. **New Phytologist**, Hoboken, v. 37, p.179–203, 1997.
- HUNT, H.W.; INGHAM, E.R.; COLEMAN, D.C.; ELLIOTT, E.T.; REID, C.P.P. Nitrogen limitation of production and decomposition in prairie, mountain meadow, and pine forest. **Ecology**, Hoboken, v. 69, p. 1009–1016, 1988.
- JENNY, H.S.P.G.; BINGHAM, F.T. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. **Soil Science**, Philadelphia, v. 68, p. 419–432, 1949.

JEWELL, M.D.; SHIPLEY, B.; PAQUETTE, A.; MESSIER, C.; REICH, P.B. A traits-based test of the home-field advantage in mixed-species tree litter decomposition. **Annals of Botany**, Oxford, v. 105, p. 1-8, 2015.

JIANG, L. Negative selection effects suppress relationships between bacterial diversity and ecosystem functioning. **Ecology**, Hoboken, v. 88, p. 1075-1085, 2007.

JOLY, C.A.; ASSIS, M.A.; BERNACCI, L.C.; TAMASHIRO, J.Y.; CAMPOS, M.C.R.; GOMES, J.A.M.A.; LACERDA, M.S.; SANTOS, F.A.M.; PEDRONI, F.; PEREIRA, L.S.; PADGURSCHI, M.C.G.; PRATA, E.M.B.; RAMOS, E.; TORRES, R.B.; ROCHELLE, A.; MARTINS, F.R.; ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; MARTINELLI, L.A.; CAMARGO, P.B.; AIDAR, M.P.M.; EISENLOHR, P.V.; SIMÕES, E.; VILLANI, J.P.; BELINELLO, R. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 12, p. 123-145, 2012.

KAGATA, H.; OHGUSHI, T. Home-field advantage in decomposition of leaf litter and insect frass. **Population Ecology**, Tokyo, v. 55, p. 69-76, 2013.

KAMMER, A.; HAGEDORN, F. Mineralization, leaching and stabilization of ^{13}C -labelled leaf and twig litter in a beech forest soil. **Biogeosciences**, Gottingen, v. 8, p. 2195-2208, 2011.

KEISER, A.D.; KEISER, D.A.; STRICKLAND, M.S.; BRADFORD, M.A. Disentangling the mechanisms underlying functional differences among decomposer communities. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 102, p. 603-609, 2014.

KEISER, A.D.; STRICKLAND, M.S.; FIERER, N.; BRADFORD, M.A. The effect of resource history on the functioning of soil microbial communities is maintained across time. **Biogeosciences**, Gottingen, v. 8, p. 1477-1486, 2011.

LACERDA, M.S. **Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica**. 2001. 104 p. Tese (Doutorado em Biologia) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2001.

LAGANIÈRE, J.; PARE, D.; BRADLEY, R.L. How does a tree species influence litter decomposition? Separating the relative contribution of litter quality, litter mixing, and forest floor conditions. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 40, n. 3, p. 465-475, 2010.

LAVELLE, P.; BLANCHART, E.; MARTIN, A.; MARTIN, S.; SPAIN, A.; TOUTAN, F.; BAROIS, I.; SCHAEFER, R. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. **Biotropica**, Hoboken, v. 25, p. 130-150, 1993.

LEFF, J.; NEMERGUT, D.; GRANDY, A.; O'NEILL, S.; WICKINGS, K.; TOWNSEND, A.; CLEVELAND, C. The effects of soil bacterial community structure on decomposition in a tropical rain forest. **Ecosystems**, New York, v. 15, p. 284-298, 2012.

LEITÃO-FILHO, H.F. Considerações sobre a florística de florestas tropicais e subtropicais do Brasil. **IPEF**, Piracicaba, v. 35, p. 41-46, 1987.

MACKO, S.A.; ESTEP, M.L.F. Microbial alteration of stable nitrogen and carbon isotopic compositions of organic matter. **Organic Geochemistry**, Oxford, v. 6, p. 787-790, 1984.

MANZONI, S.; PIÑEIRO, G.; JACKSON, R.B.; JOBBÁGY, E.G.; KIM, J.H.; PORPORATO, A. Analytical models of soil and litter decomposition: solutions for mass loss and time-dependent decay rates. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 50, p. 66-76, 2012.

MARTINELLI, L.A.; PICCOLO, M.C.; TOWNSEND, A.R.; VITOUSEK, P.M.; CUEVAS, E.; MCDOWELL, W.H.; ROBERTSON, G.P.; SANTOS, O.C.; TRESEDER, K. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 46, n. 1/3, p. 45-65, 1999.

MARTINS, S.C. **Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo**. 2010. 156 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2010.

MARTINS, S.C.; SOUSA-NETO, E.; PICCOLO, M.C.; ALMEIDA, D.Q.A.; CAMARGO, P.B.; CARMO, J.B.; PORDER, S.; LINS, S.R.M.; MARTINELLI, L.A. Soil texture and chemical characteristics along an elevation range in the coastal Atlantic Forest of Southeast Brazil. **Geoderma Regional**, Amsterdam, v. 5, p. 106–116, 2015.

MAKKONEN, M.M.P.; BERG, I.T.; HANDA, S.; HATTENSCHWILER, J.; VAN RUIJVEN, P.M.; VAN BODEGOM, A.; AERTS, R. Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 15, p. 1033–1041, 2012.

McGUIRE, K.L.; BENT, E.; BORNEMAN, J.; MAJUMBER, A.; ALLISON, S.D.; TRESEDER, K.K. Functional diversity in resource use by fungi. **Ecology**, Hoboken, v. 91, p. 2324–2332, 2010.

MEDEIROS, G.G. **Efeito da exclusão experimental de vertebrados na decomposição de três tipos de plantas sob diferentes coberturas de solo no parque estadual da serra do mar – núcleo Santa Virgínia**. 2016. 99 p. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo. Piracicaba. 2016.

MEENTEMEYER, V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. **Ecology**, Hoboken, v. 59, p. 465–472, 1978.

MELILLO, J.M.; ABER, J.D.; MURATORE, J.F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. **Ecology**, Hoboken, v. 63, p. 621-626, 1982.

MELILLO, J.M.; ABER, J.D.; LINKINS, A.E.; RICCA, A.; FRY, B.; NADELHOFFER, K.J. Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum, plant litter to soil organic matter. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 115, p. 53–62, 1989.

MILCU, A.; MANNING, P. All size classes of soil fauna and litter quality control the acceleration of litter decay in its home environment. **Oikos**, Hoboken, v. 120, p. 1366–1370, 2011.

MOORE, B.; BRASWELL, B.H. Planetary metabolism: understanding the carbon cycle. **AMBO Journal of the Human Environment**, Stockholm, v. 23, n. 1, p. 4-12.1994.

MORELLATO, L.P.C.; HADDAD, C.F. The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, Hoboken, v. 32, n. 4, p. 786-792, 2000.

MOOSHAMMER, M.; WANEK, W.; SCHNECKER, J.; WILD, B.; LEITNER, S.; HOFHANSL, F.; BLOCHL, A.; HAMMERLE, A.; FRANK, A.H.; FUCHSLUEGER, L.; KEIBLINGER, K.M.; ZECHMEISTER-BOLTENSTERN, S.; RICHTER, A. Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter. **Ecology**, Hoboken, v. 93, n. 4, p. 770–782, 2012.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, p. 852-858, 2000.

NEGRETE-YANKELEVICH, S.; FRAGOSO, C.; NEWTON, A.C.; RUSSELL, G.; HEAL, O.W. Species-specific characteristics of trees can determine the litter macro invertebrate community and decomposition process below their canopies. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 307, p. 83–97, 2008.

NGAO, J.; COTRUFO, M.F. Carbon isotope discrimination during litter decomposition can be explained by selective use of substrate with differing $\delta^{13}\text{C}$. **Biogeosciences Discussion**, Gottingen, v. 8, p. 5–82, 2011.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, Hoboken, v. 32, p. 793–810, 2000.

OLSON, J.S. Energy-storage and balance of producers and decomposers in ecological systems. **Ecology**, Hoboken, v. 44, n. 2, p. 322-331, 1963.

OSONO, T.; TAKEDA, H.; AZUMA, J.I. Carbon isotope dynamics during leaf litter decomposition with reference to lignin fractions. **Ecological Research**, Tokyo, v. 23, p. 51–55, 2008.

PADGURSCHI, M.C.G. **Composição e estrutura arbórea de um trecho de Floresta Ombrófila Densa Montana com taquaras na Mata Atlântica**. 2010. 110p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2010.

PADGURSCHI, M.C.G.; PEREIRA, L.S.; TAMASHIRO, J.Y.; JOLY, C.A. Composição e similaridade florística entre duas áreas de Floresta Atlântica Montana, São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 11, n. 2, p. 139. 2011.

PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR. Disponível em:
<<http://www.parqueestadualserradomar.sp.gov.br>>. Acesso em: 10 ago. 2015.

PETERSON, B.J; FRY, B. Stable isotopes in ecosystem studies. **Annual review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 18, p. 293-320, 1987.

PONÇANO, W.L.; CARNEIRO, C.D.R.; BISTRICHI, C.A.; ALMEIDA, F.F.M.; PRANDINI, F.L. **Mapa geomorfológico do Estado de São Paulo**. São Paulo: Instituto de Pesquisas Tecnológicas, 1981. 94 p.

POWERS, J.S.; MONTGOMERY, R.A.; ADAIR, E.C.; BREARLEY, F.Q.; DEWALT, S.J.; CASTANHO, C.T.; CHAVE, J.; DEINERT, E.; GANZHORN, J.U.; GILBERT, M.E.; GONZÁLEZ-ITURBE JÁ; BUNYAVEJCHEWIN, S.; GRAU, H.R.; HARMS, K.E.; HIREMATH, A.; IRIARTE-VIVAR, S.; MANZANE, E.; DE OLIVEIRA, A.A.; POORTER, L.; RAMANAMANJATO, J.B.; SALK, C.; VARELA, A.; WEIBLEN, G.D.; LERDAU, M.T. Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 97, n. 4, p. 801-811, 2009.

PRESCOTT, C.E. Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 220, p. 66-74, 2005.

_____. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 101, p. 133-149, 2010.

PRESCOTT, C.E.; GRAYSTON, S.J. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: current knowledge and research needs. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 309, p. 19-27, 2013.

PRESCOTT, C.E.; ZABEK, L.M.; STALEY, C.L.; KABZEMS, R. Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 30, n. 11, p. 1742-1750, 2000.

R CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <<https://www.R-project.org>>. Acesso em: 18 nov. 2015.

RAHMAN, M.M.; TSUKAMOTO, J.; YONEYAMA, A.; MOSTAFA, K.M. Lignin and its effects on litter decomposition in forest ecosystems. **Chemistry and Ecology**, Oxon, v. 29, n. 6, p. 540-553, 2013.

RANTA, P.; BLOM, T.; NIEMELA, J.; JOENSUU, E.; SIITONEN, M. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. **Biodiversity and Conservation**. Dordrecht, v. 7, p. 385-403, 1998.

ROVIRA, P.; ROVIRA, R. Fitting litter decomposition datasets to mathematical curves: towards a generalized exponential approach. **Geoderma**, Amsterdam, v. 155, p. 329-343, 2010.

ROY, S.; SINGH, J.S. Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 82, p. 503-509, 1994.

SANCHES, L.; VALENTINI, C.M.A.; BIUDES, M.S.; NOGUEIRA, J.S. Dinâmica sazonal da produção e decomposição de serapilheira em floresta tropical de transição. **Revista**

Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental, Campina Grande, v. 13, n. 2, p. 183-189, 2009.

SCHADLER, M.; BRANDL, R. Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures? **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 37, p. 329–337, 2005.

SCHIMEL, J.P.; BENNETT, J. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. **Ecology**, Hoboken, v. 85, p. 591–602, 2004.

SENTELHAS, P.C.; PEREIRA, A.R.; MARIN, F.R.; ANGELOCCI, L.R.; ALFONSI, R.R.; CARAMORI, P.H.; SWART, S. **Balances hídricos climatológicos do Brasil: 500 balances hídricos de localidades brasileiras**. Piracicaba: ESALQ, 1999. v. 1. 1 CD-ROM.

SETALA, H.; MARSHALL, V.G.; TROFYMOW, J.Z. Influence of body size of soil fauna on litter decomposition and ^{15}N uptake by poplar in a pot trial. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 28, p. 1661–1675, 1996.

SMITH, C.K.; GHOLZ, H.L.; OLIVEIRA, F. Fine litter chemistry, early stage decay, and nitrogen dynamics under plantations and primary forest in lowland Amazonia. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 30, p. 2159–2169, 1998.

SOUZA-NETO, E.; CARMO, J.B.; KELLER, M.; MARTINS, S.C.; ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; PICCOLO, M.C.; CAMARGO, P.; COUTO, H.T.Z.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A. Soil atmosphere exchange of nitrous oxide, methane and carbon dioxide in a gradient of elevation in the coastal Brazilian Atlantic forest. **Biogeosciences**, Gottingen, v. 8, p. 733-742, 2011.

SOUZA, A.C.O. **Fatores abióticos influenciando a vegetação em Floresta Ombrófila Densa Montana, Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba, SP)**. 2013. 92 p. Dissertação (Mestrado em Agricultura Tropical e Subtropical) - Instituto Agrônômico de Campinas, Campinas, 2013.

STANTON, N.L. Patterns of species diversity in temperate and tropical litter mites. **Ecology**, Hoboken, v. 60, p. 295-304, 1979.

St JOHN, M.G.; ORWIN, K.H.; DICKIE, I.A. No ‘home’ versus ‘away’ effects of decomposition found in a grassland–forest reciprocal litter transplant study. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 43, p. 1482–1489, 2011.

STRICKLAND, M.S.; LAUBER, C.; FIERER, N.; BRADFORD, M.A. Testing the functional significance of microbial community composition. **Ecology**, Hoboken, v. 90, p. 441-451, 2009.

SUNDARAPANDIAN, S.M.; SWAMY, P.S. Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India. **Forest Ecology and Management** Amsterdam, v. 123, p. 231-244, 1999.

SUSEELA, V.; THARAYIL, N.; XING, B.; DUKES, J.S. Labile compounds in plant litter reduce the sensitivity of decomposition to warming altered precipitation. **New Phytologist**, Hoboken, v. 200, p. 122–133, 2013.

SWIFT, M.J.; ANDERSON, J.M. Decomposition. In: LIETH, H.; WERGER, M.J.A. (Ed.). **Tropical rain forest ecosystems: structure and function**. Amsterdam: Elsevier. 1989. p. 547-569.

TAVARES, R. **Imbricações entre os ritmos do clima e os ritmos da urbanização na formação de risco e vulnerabilidade socioambientais a deslizamentos de terra na Serra do Mar-Ubatuba/SP**. 2010. 263 p. Tese (Doutorado em Geografia) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2010.

TOWNSEND, A.R.; ASNER, G.P.; CLEVELAND, C.C. The biogeochemical heterogeneity of tropical forests. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v. 23, p. 424–431, 2008.

TOWNSEND, A.R.; CLEVELAND, C.C.; ASNER, G.P.; BUSTAMANTE, M.M.C. Control over foliar N:P ratios in tropical rain forests. **Ecology**, Hoboken, v. 88, n. 1, p. 107–118, 2007.

UNGER, M.; LEUSCHNER, C.; HOMEIER, J. Variability of indices of macronutrient availability in soils at different spatial scales along an elevation transect in tropical moist forests (NE Ecuador). **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 336, p. 443–458, 2010.

VEEN, G.F.; SUNDQVIST, M.K.; WARDLE, D.A. Environmental factors and traits that drive plant litter decomposition do not determine home-field advantage effects. **Functional Ecology**, Hoboken, v. 29, n. 7, p. 981–991, 2015.

VEEN, G.F.; FRESCHET, G.T.; ORDONEZ, A.; WARDLE, D.A. Litter quality and environmental controls of home-field advantage effects on litter decomposition. **Oikos**, Hoboken, v. 124, n. 2, p. 187–195, 2014.

VELOSO, H.P.; RANGEL-FILHO, A.L.R.; LIMA, J.C.A. **Classificação da vegetação Brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991. 123p.

VIEIRA, S.A.; ALVES, L.F.; DUARTE-NETO, P.J.; MARTINS, S.C.; VEIGA, L.G.; SCARANELLO, M.A.; PICOLLO, M.C.; CAMARGO, P.B.; CARMO, J.B. do; NETO, E.S.; SANTOS, F.A.M.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A. Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian Coastal Atlantic Forest elevation range. **Ecology and Evolution**, Hoboken, v. 1, p. 421–434, 2011.

VILANOVA, M.R.N. Tendências hidrológicas anuais e sazonais na bacia do Rio Paraibuna, Parque Estadual da Serra do Mar (SP). **Sociedade e Natureza**, Uberlândia, v. 26, n. 2, p. 301–316, 2014.

VITOUSEK, P.M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. **American Naturalist**, Chicago, v. 119, p. 553–572, 1982.

_____. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, Hoboken, v. 65, p. 285–298, 1984.

VITOUSEK, P.M.; SANFORD, R.L. Jr. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 17, p. 137–167, 1986.

- VIVANCO, L.; AUSTIN, A.T. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 96, p. 727–736, 2008.
- WALL, D.H.; BRADFORD, M.A; ST JOHN, M.G; TROFYMOW, J.A; BEHAN-PELLETIER, V; BIGNELL, D.E; DANGERFIELD, J.M; PARTON, W.J; RUSEK, J; VOIGT, W; WOLTERS, V; GARDEL, H.Z; AYUKE, F.O; BASHFORD, R; BELJAKOVA, O.I; BOHLEN, P.J; BRAUMAN, A; FLEMMING, S; HENSCHER, J.R; JOHNSON, D.L; JONES, T.H; KOVAROVA, M; KRANABETTE R, J.M; KUTNY, L; LIN, K.C; MARYATI, M; MASSE, D; POKARZHEVSKII, A; RAHMAN, H; SABARA, M.G; SALAMON, J.A; SWIFT, M.J; VARELA, A; VASCONCELOS, H.L; WHITE, D; ZOU, X. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. **Global Change Biology**, Hoboken, v. 14, p. 2661–2677, 2008.
- WALLENSTEIN, M.D.; HESS, A.M.; LEWIS, M.R.; STELTZER, H.; AYRES, E. Decomposition of aspen leaf litter results in unique metabolomes when decomposed under different tree species. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 42, p. 484–490, 2010.
- WANG, Q.; ZHONG, M.; HE, T. Home-field advantage of litter decomposition and nitrogen release in forest ecosystems. **Biology and Fertility of Soils**, New York, v. 49, p. 427–434, 2013.
- WARDLE, D.A.; BONNER, K.I.; NICHOLSON, K.S. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. **Oikos**, Hoboken, v. 79, p. 247–258, 1997.
- WARDLE, D.A.; BARDGETT, R.D.; KLIRONOMOS, J.N.; SETÁLEA, H.; VAN DER PUTTEN, W.H.; WALL, D.H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. **Science**, Washington, v. 304, p. 1629–1633, 2004.
- WARING, B.G. A meta-analysis of climatic and chemical controls on leaf litter decay rates in tropical forests. **Ecosystems**, New York, v. 15, p. 999–1009, 2012.
- WEDIN, D.A.; TIESZEN, L.L.; DEWEY, B.; PASTOR, J. Carbon isotope dynamics during grass decomposition and soil organic matter formation. **Ecology**, Hoboken, v. 76, p. 1383–1392, 1995.
- XU, S.; LIU, Y.; CUI, Y.; PEI, Z. Litter decomposition in a subtropical plantation in Qianyangzhou, China. **Journal of Forestry Research**, Beijing, v. 16, p. 8–15, 2011.
- YANG, X.; CHEN, J. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 41, n. 5, p. 910–918, 2009.
- YANG, X.; YANG, Z.; WARREN, M.W.; CHEN, J. Mechanical fragmentation enhances the contribution of Collembola to leaf litter decomposition. **European Journal of Soil Biology**, Amsterdam, v. 53, p. 23–31, 2012.

ANEXOS

Anexo A - Variação na concentração de carbono dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Anexo B - Variação na concentração de nitrogênio dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Anexo C - Variação na concentração de fósforo dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Anexo D - Variação na razão C/N dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Anexo E - Variação no $\delta^{13}\text{C}$ dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Anexo F - Variação no $\delta^{15}\text{N}$ dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Anexo G - Variação na concentração de lignina dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Anexo H - Variação nas concentrações de celulose dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *Rustia formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo

Anexo I - Variação na concentração de polifenóis dos detritos foliares durante a decomposição das espécies *formosa* e *Licania hoehnei* nas florestas de terras baixas (A) e montana (B). Externa = espécie permutada; Local = espécie local; Exclusão = exclusão da fauna do solo; Inclusão = inclusão da fauna do solo