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

**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**

Gabriela Garcia Medeiros

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

**Piracicaba
2016**

Gabriela Garcia Medeiros
Bacharel e licenciada em Ciência Biológicas

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

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
2016**

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

Medeiros, Gabriela Garcia

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 / Gabriela Garcia Medeiros. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2016.
99 p. : il.

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

1. Perda de biodiversidade 2. Efeito top-down 3. Decomposição 4. Mata Atlântica
5. Pastagem I. Título

CDD 634.94
M557e

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

Aos meus pais, Rosangela e Valmir, pelo apoio durante toda minha vida e amor incondicional e aos meus irmãos Gustavo, Guilherme e Giovana por, mesmo que distantes, sempre estarem ao meu lado e me fazerem querer ser uma pessoa melhor. O que sou hoje devo a vocês!

Dedico

Aos meus avós Lázaro e Valdivina, Luiz e Lourdes, que sempre me incentivaram aos estudos e são exemplos de força e carinho.

Ofereço

AGRADECIMENTOS

Á Deus, por tudo que tenho e sou.

Ao meu orientador professor Luiz Antonio Martinelli (Zebu), por me orientar durante todos esses anos de mestrado e iniciação científica, pelas oportunidades, apoio e paciência.

Obrigada por me incentivar a ser melhor a cada dia.

Aos meus pais, Rosangela e Valmir, pela educação que me deram, pela paciência, amor e por confiarem e apoiarem minhas escolhas. Sem vocês isso não seria possível.

Aos meus irmãos Gu, Gui e Tete, pelas alegrias e amor, que sempre me proporcionaram.

A toda minha família, que me apoiou.

Ao meu namorado, Luiz, pelo incentivo, carinho e pelas muitas horas dedicadas a me ouvir e tentar ajudar ao longo desses anos juntos.

A minha republica Colmeia, por ser o apoio necessário em todas as horas.

Aos professores do laboratório de Ecologia Isotópica, pela convivência e pela disponibilidade de estarem sempre prontos a ajudar.

A professora Cristina Banks-Leite pela confiança, imensurável ajuda, por me acolher no seu laboratório e pelo apoio. Meu intercambio foi melhor por causa da sua ajuda. Obrigada pelos ensinamentos.

Às amigas de laboratório Juliana – Bandeira (companheira incrível durante todos esses anos e pela amizade), Luciana (pelos muitos ensinamentos de decomposição e amizade), Fabiana (pela calma, pelas ajudas incontáveis, amizade e por ser um grande exemplo, dentro e fora do laboratório), Isadora, Aline, Bethe, Natassia, Fernandinha e Alexssandra, por me ajudarem sempre e por tornarem meus dias no laboratório muito melhores.

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

Aos demais amigos do laboratório, sempre dispostos a ajudar na realização deste trabalho e também pela companhia durante este período.

Aos amigos da Imperial College of London: Jack, Paula, Michelle, Ericson, Ana e Ilaria

Aos técnicos do laboratório de Ecologia Isotópica, Toninha, pelas análises isotópicas realizadas e Edmar, pela ajuda nos campos.

A técnica Alessandra e ao professor José Francisco Gonçalves Junior da Universidade de Brasília (UnB), bem como toda sua equipe técnica, pela realização de todas as análises químicas do detrito foliar.

Ao laboratório de clima e biosfera – IAG/USP e sua equipe que, através dos projetos financiados pela FAPESP: FAPESP 2012/51872-05, FAPESP 2008/58120-03, FAPESP 2007/57465-04, FAPESP 2003/12595-07, forneceram dados pluviométricos gerados através de sua torre micrometereologica, que auxiliaram o embasamento de dados obtidos neste projeto.

Ao Programa de Pós-Graduação Ecologia Aplicada – interunidades

A Mara, pela assistência, e prontidão em sempre ajudar.

Aos meus professores do comitê de acompanhamento: professor Pedro Henrique Santin Brancalion e professora Cristina Banks-Leite

A bibliotecária Glória pelas correções e auxílio

A fundação de Amparo à Pesquisa do estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa de mestrado concedida – Processo 2014/01245-0 e pela bolsa BEPE – Processo 2015/09092-0.

A todos aqueles que contribuíram de alguma maneira para a realização deste trabalho.

...O meu muito obrigada!

SUMÁRIO

RESUMO	9
ABSTRACT	11
LISTA DE FIGURAS	13
LISTA DE TABELAS	17
1 INTRODUÇÃO	19
1.1 Objetivo	21
1.2 Hipóteses	21
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	23
2.1 Mata Atlântica	23
2.2 Efeito Top-Down	23
2.3 Decomposição da serapilheira	25
2.4 O uso dos isótopos estáveis como ferramenta nas análises de decomposição da serapilheira.....	27
3 MATERIAL E MÉTODOS	29
3. 1 Área de Estudo	29
3.2 Coleta das folhas e confecção dos litter bags.	32
3.3 Delineamento experimental.....	34
3.4 Coleta dos litter bags, triagem e estimativa da taxa de decomposição.....	37
3.5 Análises nutricionais e isotópicas da serapilheira	37
3.6 Determinação de celulose, lignina e polifenóis na serapilheira.....	38
4 ANÁLISES DOS DADOS	39
5 RESULTADOS	41
5.1 Taxa de decomposição.....	41
5.2 Concentração de nitrogênio, carbono e fósforo.....	43
5.3 Relações estequiométricas C: N: P e Lignina: N.....	53
5.4 Análise dos compostos de celulose, lignina e polifenóis.....	59
5.5 Composições isotópicas do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$).....	68
6 DISCUSSÃO	71
7 CONCLUSÕES	77
REFERÊNCIAS	79
ANEXOS	93

RESUMO

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

A diversidade da Mata Atlântica está constantemente ameaçada devido à perda de habitats provocada pela destruição e alteração dos ambientes naturais. Este fato é muito preocupante, pois os remanescentes florestais da Mata Atlântica encontram-se, em sua maior parte, em pequenos fragmentos altamente perturbados, acarretando em perda de biodiversidade da fauna existente. Muitos estudos demonstraram que mamíferos e aves especialistas (e. g. insetívoros) são muito sensíveis à fragmentação ambiental, tendendo a desaparecer em áreas abertas. A perda destes animais pode alterar a densidade de artrópodes e as taxas de herbivoria, ocasionando um efeito cascata (top- down), que causará influência até na decomposição e ciclagem de nutrientes. Entretanto o estudo de como esse efeito top-down ocorre em diferentes coberturas de solo ainda não foi testado, desta forma, objetivou-se investigar como as taxas de decomposição são modificadas pela exclusão experimental de vertebrados em áreas com diferentes coberturas vegetais na mata Atlântica. Parcelas de exclusão de vertebrados e parcelas controle foram alocadas em áreas com coberturas vegetais de pastagem e floresta, para verificar como ocorre o efeito top-down na decomposição. Utilizaram-se três tipos de serapilheira diferentes, uma gramínea (*Brachiaria decumbens*), uma espécie pioneira (*Tibouchina sellowiana*) e uma mistura de folhas de diferentes espécies da floresta primária adjacente. A técnica dos litter bags foi utilizada para avaliar as diferentes taxas de decomposição e foram coletados em intervalos de 16, 36, 71, 181 e 247 dias. O resíduo vegetal foi limpo, seco e pesado para obtenção das massas remanescentes (%) e taxa de decomposição, após isso o material foi triturado e pesado em subamostras para análises de nutrientes e compostos orgânicos (nitrogênio, carbono, fósforo, lignina, celulose e polifenóis). A taxa de decomposição não diferiu entre os tratamentos controle e exclusão de vertebrados, desta forma, não foi possível observar o efeito top-down da exclusão de vertebrados neste estudo, provavelmente devido à elevada biodiversidade da fauna do solo na área onde o experimento foi realizado e sugere-se repeti-lo em uma área menor e mais desconectada, com a finalidade de simular como o efeito cascata ocorre em pequenos fragmentos da mata Atlântica. Além disso, a decomposição foi mais rápida nos litter bags localizados na floresta do que na pastagem e as folhas de gramínea tiveram maior perda de massa do que as folhas de floresta primária e *T. sellowiana*, possivelmente devido às interações entre nitrogênio, lignina e a relação C:N dos resíduos vegetais.

Palavras-chave: Perda de biodiversidade; Efeito top-down; Decomposição; Mata Atlântica; Pastagem

ABSTRACT

Evaluation of the experimental exclusion of vertebrates on the decomposition of three species of plants under different land uses in the state park serra do mar- nucleus Santa Virgínia

The diversity of Atlantic forest is constantly threatened due to habitat loss caused by the destruction and alteration of natural environments, and most of the biome is now in small and fragmented areas. This fact is of a great concern, because the remaining areas in Atlantic forest are in small highly disturbed fragments, resulting in loss of biodiversity of the existing fauna, like mammals and birds. Many studies have shown that specialist mammals and birds (e.g. insectivores) are very sensitive to environment fragmentation and tend to disappear in open areas. The loss of these animals is likely to cause an increase in the density of arthropods and rates of herbivory, causing a top-down effect that may even influence the cycling of nutrients. We aimed to investigate how decomposition rates are modified by the experimental exclusion of vertebrates in an area with different land coverage in the Atlantic forest. Vertebrate exclusion plots and control plots were allocated in areas with different land coverage (pasture and forest) to evaluate the top-down effects in decomposition. We used three different kinds of leaves, being one grass (*Brachiaria decumbens*), one very common primary specie of the area (*Tibouchina sellowiana*) and a mix of primary forest leaves. Litterbags were used to evaluate the decomposition rate and it was collected during intervals of 16, 36, 71, 181 and 247 days. The vegetal residue was cleaned, dried and weighted to obtain the remaining mass (%) and decomposition rate, after that, the material was milled and weighted in subsamples for analyses of nutritional quality (N, C, P, lignin, cellulose and polyphenols). The decomposition rate was not different for the control and vertebrate exclusion plots, as a result, it was not possible to show the top-down effect in decomposition, possibly because of the high soil biodiversity in the area where the experiment was done. It would be very important to remake this experiment in a smaller and more disconnected area, in order to show how this cascade effect occur in Atlantic forest's smaller fragments. Furthermore, the decomposition was faster at the forest plots than at the pastureland plots and the grass leaf litter presented the higher decomposition rate than the primary forest leaves and *T. sellowiana* and it was possibly caused by the interaction between nitrogen, lignin and C:N ratio.

Keywords: Loss of biodiversity; Top-down effect; Leaf litter decomposition; Atlantic forest; Pastureland

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Modelo da decomposição da serapilheira com os principais constituintes químicos e a escala de tempo comumente encontrado em ambientes quentes (tropicais) e frios (ártico). Adaptado de Chapin III, Matson e Mooney (2002).....24
- Figura 2- Imagem de satélite indicando localização do parque estadual da Serra do Mar (Fonte: www.ubatuba.com.br)27
- Figura 3: Área denominada Puruba do PESH com vegetação predominante de gramíneas e arbustos.....29
- Figura 4: Média da variabilidade de umidade (A) e temperatura (B) no solo de uma área coberta por Floresta Ombrófila Densa Montana (●) e no solo de pastagem situada à aproximadamente 20 km da área de floresta (○). Adaptado do Carmo et al, 2012.....30
- Figura 5: Coleta das folhas senescentes de *T. sellowiana* e mix de folhas da floresta primária na gleba Puruba, núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar.....31
- Figura 6: *Litter bags* preenchidos com folhas de A: gramínea, B: *T. sellowiana* e C: mix de folhas da floresta primária.....32
- Figura 7: Parcela de exclusão de vertebrados e controle, acondicionadas sobre a pastagem abandonada da gleba Puruba (A) e parcela de exclusão na floresta primária, em Santa Virgínia (B).....33
- Figura 8: Esquema representando a disposição do experimento na área de pastagem (A) e na floresta (B). Os *litter bags* estão representados por retângulos verdes indicados pelas letras F, P e T, de forma que a letra F representa os *litter bags* preenchidos com folhas de floresta primária, a letra T representa os *litter bags* preenchidos com folhas de *T. sellowiana* e a letra P representa os *litter bags* preenchidos com folhas de gramínea. Os retângulos cinzas que contornam alguns *litter bags* são as grades, que indicam as parcelas de exclusão de vertebrados, e o *litter bags* que não estão envoltos pelos retângulos são as parcelas controle.....34
- Figura 9: Média das massas remanescentes (%) das folhas de floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) ao longo do processo de decomposição, comparando as áreas de pastagem e floresta nos diferentes tratamentos de controle e exclusão de vertebrados.....40

Figura 10: Variação ao longo da decomposição da massa de nitrogênio remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	43
Figura 11: Variação relativa da concentração de nitrogênio comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	44
Figura 12: Variação ao longo da decomposição da massa de carbono remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	46
Figura 13: Variação relativa da concentração de carbono comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	47
Figura 14: Variação ao longo da decomposição da massa de fósforo remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	49
Figura 15: Variação relativa da concentração de fósforo comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	50
Figura 16: Dinâmica da relação C:N durante decomposição dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	52
Figura 17: Dinâmica da relação N: P durante a decomposição dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	54
Figura 18: Dinâmica da relação Lignina: N durante a decomposição dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	56

Figura 19: Variação ao longo da decomposição da massa de celulose remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	58
Figura 20: Variação relativa da concentração de celulose comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	59
Figura 21: Variação ao longo da decomposição da massa de lignina remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	61
Figura 22: Variação relativa da concentração de lignina comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	62
Figura 23: Variação ao longo da decomposição da massa de polifenól remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	64
Figura 24: Variação relativa da concentração de polifenól comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão.....	65
Figura 25: Abundância natural isotópica do Carbono ($\delta^{13}\text{C}\%$) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão, durante decomposição.....	67
Figura 26: Abundância natural isotópica do Nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}\%$) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), <i>T. sellowiana</i> (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão, durante decomposição.....	68

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Características físicas e estruturais referentes a vegetação e a camada superficial do solo (0-10 cm) da Floresta Ombrófila Densa Montana, situada no núcleo de Santa Virgínia, parque estadual da serra do mar. Fonte: ⁽¹⁾ ALVES et al. (2010), ⁽²⁾ MARTINS et al (2015) e COLETTA (2015)	28
Tabela 2 – Taxa de decomposição anual (k) e tempo de decomposição de 50% e 95% ($T_{0,5}$ e $T_{0,95}$) do material vegetal (folhas de floresta primária (F. primária), <i>T. sellowiana</i> e gramínea), segundo o modelo de Olson (1963), nos diferentes tratamentos e coberturas vegetais.....	39
Tabela 3: Concentração inicial média e desvio padrão dos nutrientes e compostos orgânicos das espécies estudadas.....	42

1 INTRODUÇÃO

A floresta tropical Atlântica localiza-se ao longo da costa brasileira e caracteriza-se pela elevada diversidade e endemismo, sendo tão diversa quanto à floresta Amazônica (MORELATTO; HADDAD, 2000), entretanto a perda de habitats provocada pela destruição ou alteração de ambientes naturais é, certamente, a principal ameaça a esta diversidade biológica (WILSON, 1994). Em 2012, a fundação SOS Mata Atlântica e o Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) divulgaram dados recentes sobre os atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica no período de 2011 a 2012 e este levantamento aponta que o total de supressão de vegetação nativa foi de aproximadamente 24.000 hectares, sendo que deste total, 93% corresponderam a desflorestamentos. Estes dados são preocupantes, pois a taxa de desmatamento correspondente a este período foi a mais elevada desde 2008 (INPE). Além disso, os remanescentes florestais da mata Atlântica encontram-se, em sua maior parte, na forma de pequenos fragmentos altamente perturbados, isolados, pouco conhecidos e pouco protegidos (RIBEIRO et al., 2009) acarretando muitos distúrbios na fauna existente da região (NAXARA, 2008).

Os vertebrados que possuem dieta especializada, como espécies frugívoras e insetívoras, tendem a desaparecer com a perda de ambientes florestais, enquanto espécies mais generalistas, como as onívoras, tendem a aumentar em abundância (LAURANCE et al. 2004, BANKS-LEITE et al. 2010) e alterações em determinadas populações causam mudanças estruturais e funcionais nos ecossistemas (MOONEY et al., 2010; NEWBOLD et al, 2013). Por exemplo, foi observado por Gradwohl e Greenberg (1984), um aumento de mais de 50% na densidade da macrofauna do solo (minhocas, besouros, baratas, gastrópodes e ortópteras) após a exclusão experimental de vertebrados na região amazônica. Bem como no estudo de Dunham (2008), que observou o aumento da densidade de macroinvertebrados do solo (organismos maiores que 5 mm), o que consecutivamente culminou na diminuição na densidade da microfauna (organismos menores que 5 mm), devido alterações na pressão de predação destes organismos. Adicionalmente, a menor abundância de microinvertebrados acarretou em menores concentrações de fósforo disponível para as plantas, pois, consecutivamente, diminuiu a quantidade de resíduos gerados por esses organismos no solo. Por sua vez, Srivastava et al. (2009) demonstraram através de metanálises que caso a perda dos microrganismos do solo afetasse a diversidade de organismos decompositores levaria a uma diminuição na taxa de decomposição. Esses resultados ilustram o denominado efeito top-down, onde a exclusão de predadores da cadeia alimentar ocasionaria um efeito cascata, que

afetaria todos os níveis tróficos abaixo, inclusive alterando aspectos funcionais, como na decomposição da matéria orgânica, afetando, assim, a distribuição de nutrientes no solo (ELSER et al., 2011).

Por outro lado, efeitos bottom-up devem também ser considerados no estudo de decomposição da serapilheira; pois como mostrado por Hättenschwiler et al. (2011), as taxas de decomposição são significativamente menores em florestas em estágios sucessionais mais recentes, pois o material vegetal que dará origem a serapilheira é normalmente mais pobre em nutrientes, levando ao decréscimo nas atividades dos microrganismos, devido à simples falta de energia e, conseqüentemente, diminuindo a taxa de decomposição. Portanto, a decomposição da serapilheira pode ser influenciada por ambos os mecanismos, top-down e bottom-up (figura 1). A importância de um ou outro mecanismo dependerá das complexas interações ao longo das cadeias tróficas e também da qualidade nutricional do substrato vegetal.

Apesar de existir estudos em florestas tropicais que demonstram como a exclusão de vertebrados pode gerar efeitos em cascata na ciclagem de nutrientes (DUNHAM 2008), ainda não se investigou como esta dinâmica ocorre em diferentes coberturas do solo, o que é um fator importante, pois a taxa de herbivoria é, geralmente, maior em ambientes abertos e em áreas de borda próximas a pastagens ou cultivos agrícolas, possivelmente devido às alterações na abundância e riqueza de artrópodes herbívoros nesta área (COLEY; BARONE, 1996; DIDHAM et al. 1998), os quais são beneficiados pela menor pressão de predação nas bordas (BANKS-LEITE et al. 2010). Portanto, prevê-se que o efeito em cascata gerado pela exclusão de vertebrados seja diferente em áreas abertas de pastagem, quando comparados às áreas florestadas (BANKS-LEITE et al. 2010).

Por essa breve discussão, conclui-se que a menor pressão de predação, causada pela perda de biodiversidade e mudança do uso do solo, pode causar alteração na comunidade de invertebrados em florestas tropicais (SÃO BERNARDO; GALETTI, 2004; OLIVEIRA FILHO et al., 2007) e a redução no número de espécies de invertebrados leva à uma mudança significativa em processos ecológicos importantes (SHARAM et al., 2009; ISBELL et al., 2011). Portanto, experimentos que analisem as taxas de decomposição da serapilheira com diferentes qualidades nutricionais, sob diferentes coberturas do solo, combinados com a exclusão de predadores importantes, como vertebrados insetívoros, auxiliariam no entendimento de como a fragmentação de habitats na mata Atlântica desencadearia efeitos em cascata nas cadeias tróficas, culminando em mudanças na dinâmica dos nutrientes no sistema solo-planta.

1.1 Objetivo

Objetivou-se investigar possíveis efeitos causados pela exclusão experimental de vertebrados sobre as taxas de decomposição de espécies vegetais, com diferentes qualidades nutricionais, em áreas de floresta e pastagem, localizadas na Floresta Ombrófila Densa Montana, do litoral norte do Estado de São Paulo. O experimento buscou determinar a importância dos insetívoros e como a sua pressão de predação modifica a macrofauna do solo, o que, por sua vez, afetará a abundância da microfauna e as taxas de herbivoria. Todos esses fatores podem influenciar os processos de decomposição e, subsequentemente, a dinâmica da ciclagem de nutrientes.

1.2 Hipóteses

A exclusão experimental dos vertebrados afetará a taxa decomposição do material vegetal.

Espera-se que a exclusão experimental de vertebrados aumente a densidade da macrofauna de solo, devido a menor pressão de predação, o que por sua vez, afetaria a microfauna do solo, devido ao aumento do número de artrópodes predadores ou competidores da microfauna, como no experimento de Dunham (2008). A diminuição da abundância de micro-organismos do solo, possivelmente, afetaria as taxas da decomposição da serapilheira (GILAVERTTE et al., 2012) e este efeito cascata gerado pela exclusão experimental de vertebrados afetaria a disponibilidade de nutrientes no solo.

A mudança da cobertura do solo afetará a taxa de decomposição.

Como citado anteriormente, as aves especialistas insetívoras sofrem grande pressão de seleção nas áreas abertas ou fragmentadas, podendo declinar em abundância e riqueza ou até serem extintas (BANKS-LEITE et al., 2010). Desta forma, é esperado que as parcelas na área de pastagem tenham menor taxa de decomposição do que as parcelas montadas na área de floresta, devido as variações da macrofauna e microfauna do solo (GILAVERTTE et al., 2012).

A qualidade nutricional do material vegetal afetará a taxa de decomposição.

Plantas que seguem o ciclo fotossintético C_4 têm qualidade nutricional inferior em comparação às plantas que seguem o ciclo fotossintético C_3 (CASWELL et al., 1973; EHLERINGER et al., 2002; BARBEHENN et al., 2004), portanto, seria plausível supor que a

taxa de decomposição de gramíneas forrageiras, *B. decumbens* (C₄), será menor que a taxa de decomposição das plantas C₃, que no experimento estão representadas pela *T. sellowiana* e as folhas de floresta primária.

As hipóteses acima são importantes na construção de um arcabouço conceitual; no entanto, cada um dos fatores mencionados (qualidade nutricional, coberturas do solo e exclusão de vertebrados) certamente interferirão não isoladamente, mas sim, concomitantemente na taxa de decomposição. Essas interações, ainda que complexas, podem fornecer informações importantes para a interpretação

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Mata Atlântica

Os remanescentes florestais tropicais estão submetidos a uma variedade de perturbações antrópicas, incluindo desmatamento, caça, extração predatória, incêndios, introdução de espécies exóticas e invasoras ou superpopulação de organismos sem predador natural (PERES, 2001; BROOK et al, 2008).

A Mata Atlântica foi uma das maiores florestas tropicais, com cobertura original de aproximadamente 150 milhões de hectares, grande distribuição latitudinal e longitudinal e ampla variabilidade de temperatura e umidade, o que possibilitou grande biodiversidade (GALINDO-LEAL; CÂMARA, 2003), entretanto, após séculos de exploração descontrolada, estima-se que a cobertura vegetal restante seja de 11,4% a 16% do original (RIBEIRO et al, 2009, INPE, 2015). O processo de desflorestamento ocorreu principalmente após o período colonial, com a finalidade de utilizar o local desmatado para agricultura e facilitar a defesa contra possíveis ataques indígenas, o que levou a queimada de grandes áreas. Além disso, ocorreu a extração predatória intensa de madeira, que era a única fonte de combustível da época (GALINDO-LEAL; CÂMARA, 2003). Contudo, mesmo após o intenso desmatamento, a floresta Atlântica ainda possui grande número de espécies endêmicas, o que a torna um *hotspot* muito importante e com grande necessidade de preservação (RIBEIRO et al., 2009). A maioria dos remanescentes florestais da Mata Atlântica existe em pequenos fragmentos, menores que 50 hectares, pouco conectados e em diferentes estados de regeneração (RIBEIRO et al., 2009; METZGER et al., 2009). Entre esses remanescentes, há algumas áreas de preservação, como o parque estadual da Serra do Mar, considerado o maior e mais bem preservado, cobrindo aproximadamente 320.000 hectares (VILLANI et al, 2009; MEDEIROS et al, 2012), onde o experimento foi realizado.

2.2 Efeito Top-Down

De acordo com a teoria da biogeografia das ilhas, pequenos fragmentos de habitat, pouco conectados, têm menos espécies do que grandes fragmentos (MACARTHUR; WILSON, 1967) e essa teoria pode ser correlacionada a perda de biodiversidade ocasionada pela fragmentação de florestas (GARDNER et al, 2009), o que pode afetar pássaros (GRAY et al, 2007; BANKS-LEITE, EWERS; METZGER, 2010; HALLEY; IWASA et al, 2011) e alguns mamíferos (MARTIN, 2003; CANALE et al, 2012; GIBSON et al, 2013), principalmente os de alimentação especialista (por exemplo insetívoro), que tendem a ser

mais sensíveis as mudanças ambientais e podem reduzir em abundância ou até serem extintos em áreas muito isoladas (MAAS et al, 2015).

A perda de biodiversidade causa preocupação, pois acarreta em grande perda das funções ecossistêmicas (EHRlich; EHRlich, 1981; TILMAN, 2001; LEWIS, 2009), causando consequências irreversíveis, podendo afetar a dispersão de sementes (SETHI; HOWE, 2009), a polinização (WILLIS et al, 2008), o controle biológico de pragas (VAN BAELE et al, 2008; SCHERBER et al, 2010), as taxas de herbivoria (DYER; LETOURNEAU, 1999; DUNHAM, 2008) e até a decomposição e ciclagem de nutrientes (GESSNER et al, 2010; HAYNES et al, 2014).

A extinção de animais predadores pode afetar toda a cadeia alimentar, devido a mudanças na pressão de predação ou competição entre os níveis tróficos, o que, por sua vez, pode alterar a comunidade de insetos e, indiretamente, irá influenciar a ciclagem de nutrientes, desencadeando um efeito cascata conhecido como top-down (GESSNER et al, 2010; SOBRINHO et al, 2014). Por exemplo, em um experimento de exclusão de vertebrados, com o objetivo de simular um ambiente onde houve a extinção desses animais, DUNHAM (2008) observou o aumento na abundância de macroinvertebrados, devido a menor pressão de predação causada por aves insetívoras e, consecutivamente, houve decaimento da abundância de microinvertebrados, possivelmente desencadeado pela maior pressão de predação exercida pela macrofauna. Desta forma, caso o efeito cascata afete a comunidade de invertebrados do solo, podem ocorrer mudanças na decomposição de duas formas, sendo que, caso haja o aumento de artrópodes fungívoros e bacteriófagos, possivelmente haverá a redução da riqueza dos microrganismos, responsáveis pela degradação de serapilheira, diminuindo a taxa de decomposição. Por outro lado, caso a variação de invertebrados aumente o número de artrópodes detritívoros, que consomem a matéria orgânica (MO) em decomposição junto com os fungos e bactérias, aumentaria a taxa de decomposição (MULDER et al, 1999; DUFFY et al, 2007). Até recentemente acreditava-se que a cascata trófica não era comum em florestas tropicais, devido à elevada riqueza de espécies (POLIS; HOLT, 1992), pois o sistema é muito complexo e haveria redundância de muitas funções, de forma que a perda de uma espécie teria sua função compensada por outra (NAEEN et al, 2002; Sobrinho et al, 2014), entretanto alguns experimentos de exclusão demonstraram que o efeito cascata também ocorre em ambientes tropicais (DUNHAM, 2008; MOONEY et al, 2010).

2.3 Decomposição da serapilheira

A decomposição da serapilheira é um processo essencial para a ciclagem do carbono (C) e dos nutrientes (CORTEZ et al, 2007), contribuindo com aproximadamente 70% dos fluxos anuais de C (RAICH; SCHLESINGER, 1992) e envolve a transformação da matéria orgânica do solo em formas inorgânicas, CO₂, nutrientes minerais e água, que ficam disponíveis para o ambiente (LAMBERS et al, 2008).

Este processo é influenciado principalmente por três fatores: condições climáticas, comunidade decompositora e qualidade do substrato (SWIFT et al, 1979; CASTANHO e OLIVEIRA, 2008). As variações climáticas podem alterar a atividade dos decompositores (LAVELLE et al, 1993; BTENSCHOEN; SCHEU; EISENHAUER, 2011), afetando a decomposição de tal forma que, nos trópicos, a decomposição é mais rápida comparada a áreas de clima temperado (AERTS, 1997; CHAPIN III; MATSON; MOONEY, 2002; PIÑEIRO et al, 2010). Além disso, os organismos do solo podem contribuir com até 100% da decomposição (VAN DER HEIJEN et al, 2008), desta forma, caso haja alguma alteração na comunidade, em abundância ou até na riqueza de espécies, pode ocorrer mudanças nas taxas de decomposição, afetando o balanço e a ciclagem dos nutrientes no ambiente (HÄTTENSCHWILER; TIUNOV; SCHEU, 2005), como no trabalho de Handa et al, (2014), que observou menor ciclagem de C e nitrogênio (N) ao reduzir os grupos de decompositores do solo.

A qualidade da serapilheira influencia a decomposição de forma que o material vegetal de alta qualidade é mais atrativo aos microrganismos do solo e são degradados mais rapidamente, ou seja, altas concentrações de N e fósforo (P) influenciam positivamente a decomposição, pois esses nutrientes são essenciais e limitantes para o metabolismo dos microrganismos do solo (LISANWORK; MICHELSEN 1994; AERTS, 1997, MANZONI et al., 2010). Entretanto, resíduos vegetais de baixa qualidade e palatabilidade, como compostos de cadeias carbônicas longas, são de difícil degradação e se tornam pouco atrativos aos microrganismos, consequentemente, tendem a ter baixa taxa de decomposição (SUGAI; SCHIMEL, 1993; PARSONS; CONGDON, 2008). A lignina é um composto de cadeia carbônica longa, conhecida por ter baixa degradabilidade comparada a outros componentes das folhas (MELILLO et al, 1982), tendendo a se acumular nos resíduos. Por outro lado, a celulose e hemicelulose, que também possuem cadeia longa, são decompostas em uma taxa considerada rápida, pois são hidrossolúveis (YANG; EFFLAND; KIRK, 1980).

Outro fator que pode alterar a taxa de decomposição é a mudança na cobertura vegetal do solo (CORNWELL et al, 2008), pois afeta indiretamente os organismos decompositores,

por meio de alterações no microclima causadas pelo aumento da incidência direta dos raios solares, o que afeta a atividade dos microrganismos do solo e consecutivamente, a decomposição (LORENZO et al, 2014). Adicionalmente, ao alterar o uso do solo também ocorre a redução, ou modificação da entrada e da qualidade do material orgânico que será decomposto (THIBODEAU; CAMIRÉ; MUNSON, 2000), o que também pode afetar as taxas de decomposição do ambiente.

O processo de decomposição é dividido em três fases, com decaimento inicial rápido na primeira fase, devido à perda de componentes solúveis em água e de fácil degradação, seguida da segunda fase de decomposição mais lenta, com a influência das atividades dos organismos do solo, que agem como fragmentadores ou decompositores do material e, por fim, na terceira fase há a perda do material mais recalcitrante, como a lignina (MELILLO et al, 1989; CHAPIN III; MATSON; MOONEY, 2002; RUBINSTEIN; VASCONCELOS 2005) (figura 1). O presente trabalho representará a decomposição apenas nas duas fases iniciais do processo, que ocorrem em menos de um ano.

Figura 1 – Modelo da decomposição da serapilheira com os principais constituintes químicos e a escala de tempo comumente encontrado em ambientes quentes (tropicais) e frios (ártico)

Fonte: Adaptado de Chapin III, Matson e Mooney (2002)

Alguns trabalhos já indicaram que a fragmentação do ambiente e a perda de biodiversidade influenciam as funções ecossistêmicas, como a decomposição (GESSNER et al, 2010; MEHTA et al, 2013; HAYNES et al, 2013), entretanto não foram encontrados trabalhos correlacionando esses experimentos com ambientes de diferentes coberturas vegetais, o que é muito importante, pois mais da metade das florestas tropicais do mundo já foram convertidas para outros usos do solo (WRIGHT, 2005), e, ainda assim, essas florestas possuem mais de 37% da reserva global de C (ALVES et al, 1997). Isso posto, é essencial entender como as ações antrópicas podem alterar a decomposição, pois, em muitos ecossistemas, ela é praticamente a única fonte de energia para manutenção de plantas e organismos do solo (ABER; MELILLO 1991), devido à baixa entrada de nutrientes no sistema (BERGLUND; ÅGREN, 2012), assim qualquer mudança no complexo processo de decomposição terá grandes consequências nos estoques e ciclos de C e nutrientes (COUTEAUX et al, 1995).

2.4 O uso dos isótopos estáveis como ferramenta nas análises de decomposição da serapilheira

Os isótopos estáveis de carbono (^{12}C e ^{13}C) podem ser utilizados como ferramenta de discriminação de materiais vegetais que possuem diferentes ciclos fotossintéticos, pois as plantas C_3 e C_4 discriminam de diferentes formas o $^{13}\text{CO}_2$. Plantas do ciclo fotossintético C_3 possuem valor de $\delta^{13}\text{C}$ de aproximadamente -32‰, enquanto plantas C_4 , como as gramíneas, tem $\delta^{13}\text{C}$ de aproximadamente -16‰ (BOUTTON, 1991; BERNOUX et al, 1998). Além disso, a composição isotópica do carbono pode variar ao longo da decomposição de diferentes maneiras, entre elas: (1) pode ocorrer o acúmulo de lignina, pobre em ^{13}C , que pode diminuir os valores de $\delta^{13}\text{C}$ (OSONO et al, 2008); (2) uso preferencial do ^{12}C pelos organismos decompositores para respiração, o que pode aumentar o $\delta^{13}\text{C}$ (NADELHOFFER; FRY, 1988; FENG, 2002); e (3) incorporação de biomassa exógena (NADELHOFFER; FRY, 1988). Como exemplo, o trabalho de Melillo et al (1989) utilizou essa ferramenta em seu estudo de decomposição, e pôde observar a alteração do $\delta^{13}\text{C}$ com o acúmulo de lignina. Essa ferramenta também foi utilizada no trabalho de Mehta et al (2013) ao estudar a decomposição em diferentes coberturas vegetais de floresta e pastagem.

Adicionalmente os isótopos de nitrogênio também são utilizados em experimentos de decomposição, pois o $\delta^{15}\text{N}$ também varia de diversas formas, podendo ocorrer: (1) absorção na raiz, lixiviação e volatilização de compostos lábeis pobres em ^{15}N ; (2) adição de biomassa exógena, como fungos; (3) possíveis trocas de nitrogênio entre a serapilheira (pobre em ^{15}N) e

o solo (rico em ^{15}N) e; (4) incorporação de nitrogênio atmosférico (MELLILO et al., 1982; HÖGBERG, 1997).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado no parque estadual da Serra do Mar (PESM) no núcleo Santa Virgínia, no Estado de São Paulo em áreas de Floresta Ombrófila Densa (figura 2).

Figura 2- Imagem de satélite indicando localização do parque estadual da Serra do Mar

Fonte: www.ubatuba.com.br

O PESH foi criado em 30 de agosto de 1977, possui aproximadamente 300.000 ha (VILLANI et al., 2009) e estende-se desde a divisa dos estados de São Paulo e Rio de Janeiro até o município de Itariri (porção sul do estado de São Paulo), representando a maior porção contínua preservada de Mata Atlântica do Brasil (JOLY; MARTINELLI, 2004). O núcleo de Santa Virgínia abrange uma área de cerca de 17.000 ha, estando inserido nos municípios de Natividade da Serra, São Luís do Paraitinga, Cunha e Ubatuba. O relevo da área tem forte declividade, (24° a 37°), com altitudes variando de 850 a 1.200 m. O clima é caracterizado como subtropical úmido (tipo Cfa na classificação de KÖPEEN (1948)), com ausência de uma estação seca definida (SETZER, 1966; SALEMI, 2009). As temperaturas médias são de 25°C nos períodos mais quentes, e 19°C nos períodos mais frios, enquanto a precipitação fica em torno de 2.200 mm ao ano.

Tabela 1 – Características físicas e estruturais referentes a vegetação e a camada superficial do solo (0-10 cm) da Floresta Ombrófila Densa Montana, situada no núcleo de Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar. Fonte: ⁽¹⁾ALVES et al. (2010), ⁽²⁾MARTINS et al (2015) e ⁽³⁾COLETTA (2015)

Parâmetros	Floresta Primária
Biomassa ⁽¹⁾	283 Mg ha ⁻¹
Queda de folhas ⁽¹⁾	5.5 Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹
Tipo de Rocha ⁽²⁾	Granito / gnaisses
Classificação do solo ⁽²⁾	Cambissolos
Areia (g kg ⁻¹) ⁽³⁾	534 ± 5.0
Argila (g kg ⁻¹) ⁽³⁾	381 ± 0.5
Silte (g kg ⁻¹) ⁽³⁾	86 ± 5.0
pH ⁽³⁾	3.6 ± 0.04
P (mg kg ⁻¹) ⁽³⁾	12.5 ± 0.8
N (g kg ⁻¹) ⁽³⁾	4.6 ± 0.6
C (g kg ⁻¹) ⁽³⁾	61.1 ± 8.2

Para a realização do presente estudo, selecionou-se uma área anteriormente utilizada como pastagem e que se encontra em processo de regeneração. Essa área está localizada na gleba denominada Puruba e foi anexada ao parque em 2006 (figura 3). A outra área selecionada para o experimento é composta por vegetação primária, bem preservada, localizada no núcleo de Santa Virgínia, na parcela N, demarcada pelo projeto temático do programa BIOTA/FAPESP: “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (FAPESP 03/12595-7).

Figura 3 – Área de pastagem, denominada Puruba do PESM, com vegetação predominante de gramíneas e arbustos

Vale ressaltar que na área de pastagem a temperatura do solo é maior que na área de floresta e também possui menor umidade do solo, como demonstrado no trabalho de do Carmo et al (2012) (figura 4).

Figura 4 - Média da variabilidade de umidade (A) e temperatura (B) no solo de uma área coberta por Floresta Ombrófila Densa Montana (●) e no solo de pastagem situada à aproximadamente 20 km da área de floresta (○)

Fonte: Adaptado do Carmo et al, 2012

3.2 Coleta das folhas e confecção dos litter bags.

Para a realização desse experimento selecionou-se folhas senescentes de três tipos vegetais com características nutricionais distintas. A gramínea da espécie *Brachiaria decumbens*, coletadas na área de pastagem; folhas de *Tibouchina sellowiana*, espécie pioneira e abundante no PESM, coletadas na área de transição da gleba Puruba e uma mistura de folhas, coletadas na área de floresta primária, em Santa Virgínia. As espécies que compõem essa mistura de folhas estão no anexo A. As folhas senescentes foram coletadas por redes alocadas sob a copa das árvores no período de janeiro a junho de 2014 (figura 5). Estas redes possuem malha com abertura de 15 mm, permitindo que o material vegetal fique retido, sem reter a água da chuva. As folhas foram coletadas mensalmente, para evitar o início do processo de decomposição, secas em estufa a 60°C, até que atingissem temperatura constante, e foram armazenadas.

Figura 5 - Coleta das folhas senescentes de *T. sellowiana* (A) e mix de folhas (B) da floresta primária na gleba Puruba, núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar

Para se atingir o objetivo do experimento, as taxas de decomposição foram avaliadas através do uso de litter bags, que por mais de meio século vêm sendo utilizados para investigar a influência de diversos fatores nas taxas de decomposição (SWIFT; ANDERSON, 1989; LAVELLE et al., 1993). A técnica dos litter bags consiste no confinamento de amostras de material vegetal em bolsas que são expostas a decomposição por determinado período de tempo, com o objetivo de se avaliar a perda de peso de uma espécie vegetal (BARLOCHER, 2005). Os litter bags utilizados no experimento foram confeccionados nas dimensões de 25 cm x 25 cm, em tela plástica de abertura de malha de 5 mm, com objetivo de permitir o acesso da mesofauna do solo (MILCU; MANNING, 2011; BOKHORST; WARDLE, 2013; HANDA et al., 2014). Foram preenchidos com 15 gramas de folhas das espécies vegetais selecionadas, costurados com linha de nylon e identificados com lacres numerados (figura 6).

Resumindo-se, o desenho experimental consistiu em:

- ✓ Espécies de plantas: 3 (gramínea, espécie da floresta primária e *T. sellowiana*)
- ✓ Replicatas: 4
- ✓ Cobertura do solo: 2 (pastagem e floresta)

- ✓ Tratamento: 2 (exclusão e controle)
- ✓ Coletas: 5 (ao longo do tempo)
- ✓ Total: 240 litter bags

Figura 6 - Litter bags preenchidos com folhas de A: gramínea, B: *T. sellowiana* e C: mix de folhas da floresta primária

3.3 Delineamento experimental.

Foram construídas, na pastagem, no começo do mês de junho, três parcelas de exclusão de vertebrados com tela de metal constituída de malha com abertura de 2 cm e dimensão de 2 m por 2 m (figura 7 - A). Essas parcelas distaram entre si aproximadamente 200 metros. No dia 26 de agosto de 2013, no interior de cada uma dessas grades de exclusão foram distribuídos ao acaso os litter bags da seguinte maneira: em duas grades foram acondicionados sete litter bags de gramínea, sete litter bags de *T. sellowiana* e sete litter bags de folhas de floresta primária e em uma grade foram acondicionados seis litter bags de cada espécie vegetal. Como controle, a mesma disposição de litter bags foi repetido do lado de fora das grades.

Na área de floresta, foram instaladas cinco grades com os mesmos formatos e no mesmo período das parcelas na pastagem, dentro delas colocaram-se quatro litter bags de cada espécie vegetal (figura 7 - B). Da mesma forma, as parcelas controle foram repetidas do lado externo das grades, entretanto algumas grades desta área ficaram alocadas em regiões íngremes e preferiu-se colocá-los ao lado das três grades que possuíam o terreno mais plano. Há menos grades na área de pastagem do que na floresta por ser uma área menor e não seria possível colocar mais grades com distâncias de 200 metros entre si. O esquema representativo da disposição de grades nas áreas encontra-se na figura 8.

Figura 7 - Parcela de exclusão de vertebrados e controle, acondicionadas sobre a pastagem abandonada da gleba Puruba (A) e parcela de exclusão na floresta primária, em Santa Virgínia (B)

Os litter bags foram instalados dois meses após a instalação das grades com o intuito de que, caso a exclusão experimental dos vertebrados causasse alguma variação na fauna do solo, essas mudanças teriam tempo suficiente para ocorrer antes da implantação dos litter bags e não afetariam gradualmente o material ao longo do experimento.

Figura 8 - Esquema representando a disposição do experimento na área de pastagem (A) e na floresta (B). Os litter bags estão representados por retângulos verdes indicados pelas letras F, P e T, de forma que a letra F representa os litter bags preenchidos com folhas de floresta primária,

a letra T representa os litter bags preenchidos com folhas de *T. sellowiana* e a letra P representa os litter bags preenchidos com folhas de gramínea. Os retângulos cinzas que contornam alguns litter bags são as grades, que indicam as parcelas de exclusão de vertebrados, e o litter bags que não estão envoltos pelos retângulos são as parcelas controle

3.4 Coleta dos litter bags, triagem e estimativa da taxa de decomposição.

As coletas dos litter bags ocorreram ao acaso, por meio de sorteio prévio das grades e dos números dos lacres, nos períodos de 16, 36, 71, 181 e 247 dias após a instalação do experimento. Os litter bags foram colocados em sacolas plásticas, com a finalidade de evitar a perda do material devido à locomoção até o laboratório de Ecologia Isotópica e suas folhas foram triadas com o auxílio de pinças e pincéis para a remoção de material indesejado como raízes e resquícios de solo.

Após a triagem, as folhas foram secas em estufa a 60°C e pesadas em balança de precisão para obtenção do peso final, após o determinado período de tempo no campo. Com o peso final foi possível obter a porcentagem de massa remanescente, que foi estimado pelo peso inicial menos o peso final e descontado o teor de cinzas, de cada litter bag. A partir destes resultados, calculou-se a taxa instantânea de decomposição (k), e o tempo necessário para a decomposição de 50% e 95% do material. Como a decomposição é normalmente uma função exponencial, onde a velocidade de perda de massa inicial é maior do que a intermediária e final, o modelo comumente mais utilizado é o da exponencial negativa simples (OLSON, 1963), segundo a equação 1:

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

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.

O cálculo do tempo necessário para a decomposição de 50 e 95% do material foi realizado através das equações 2 e 3:

$$T_{50\%} = 0,693/k \dots\dots\dots (2)$$

$$T_{95\%} = 3/k \dots\dots\dots (3)$$

3.5 Análises nutricionais e isotópicas da serapilheira

Para as análises das concentrações foliares de N, C e a razão C: N da serapilheira em decomposição, o material coletado em cada período, previamente seco em estufa a 60°C até peso constante e triturado em moinho a fino pó, foi pesado em subamostras de 2,6 até 2,8 mg,

acondicionadas em cápsulas de estanho e introduzidas em um analisador elementar (Carlo Erba modelo 1110, Milão, Itália), para a determinação da concentração de N e C total. Os gases gerados pela combustão são purificados em uma coluna de cromatografia gasosa e introduzidos diretamente num espectrômetro de massas, para a determinação das razões isotópicas (IRMS Delta Plus; Finnigan Mat, San Jose, CA, EUA).

A abundância natural de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ é expressa como desvio por mil (‰) em relação a um padrão internacionalmente reconhecido, por meio da equação 4:

$$\delta = (R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}} - 1) \dots \dots \dots (4)$$

Onde R é a razão molar $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ e $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ na amostra e no padrão. O padrão usado para o C é o Peedee Belemnite (PDB; rocha calcária da região do Grand Canyon, EUA), enquanto o padrão para o N é o ar atmosférico. O erro analítico, utilizando-se padrões de trabalho do laboratório, foi estimado em 0,3%, 0,1%, 0,3‰ e 0,5‰ para o C, N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente.

Para a determinação da concentração de P total e sua relação estequiométrica (N:P) na serapilheira foi realizada digestão com ácido nítrico e ácido perclórico (proporção 5:1) (JOHNSON; ULRICH, 1959), utilizando 0,5 g de amostra e 6 mL da mistura dos ácidos. Após a digestão, o digerido será diluído em 50 mL de água deionizada. A concentração de P foi determinada por espectrofotometria utilizando o reativo “metavanadato de amônio e molibdato de amônio” (JACKSON, 1964).

Todas as análises nutricionais e isotópicas relacionadas ao C e N foram realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica do CENA/USP, enquanto as análises para determinação do P foram analisadas no Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília.

3.6 Determinação de celulose, lignina e polifenóis na serapilheira

As amostras de serapilheira em decomposição foram moídas e peneiradas em malha de 0,5 mm para a determinação das concentrações de celulose, lignina e polifenóis. A fibra insolúvel em detergente neutro (FDN), a fibra insolúvel em detergente ácido (FDA) e o teor de lignina foram determinadas segundo método proposto por Goering e Soest (1970) no Instituto de Ciências Biológicas na Universidade de Brasília. Já os teores de polifenóis foram determinados segundo a metodologia de Folin-Denis, que inclui taninos hidrossolúveis e taninos condensados (ANDERSON; INGRAM, 1993).

4 ANÁLISES DOS DADOS

Os resultados dos teores nutricionais foram calculados de duas formas para facilitar a interpretação. Primeiro foi feita a comparação relativa com a concentração inicial de cada um dos compostos estudados, com a finalidade de demonstrar se houve o acúmulo ou perda de nutrientes ao longo da decomposição, através da seguinte equação:

$$PIC = 100 \times \left(\frac{[C]_t}{[C]_{t0}} - 1 \right) \dots \dots \dots (5)$$

Onde PIC é a porcentagem de aumento (+) ou diminuição (-) do composto em relação a concentração inicial; $[C]_t$ é a concentração do nutriente após t dias de decomposição, expresso em gramas da serapilheira e $[C]_{t0}$ é a concentração inicial em gramas de nutriente da folha senescente. O PIC foi plotado contra a perda de massa de cada uma das espécies estudadas.

Em seguida, foi realizado o cálculo da porcentagem de nutriente remanescente (PRM) em cada litter bag, que é a concentração relativa de cada nutriente variando ao longo da decomposição, expressa pela equação:

$$PRM = 100 \times \left(\frac{[C]_{bag(t)}}{[C]_{bag(t0)}} \right) \dots \dots \dots (6)$$

Onde ($[C]_{bag(t)}$) é a concentração de cada nutriente em cada *litter bag* após o decorrer de tempo t, expresso em gramas em relação ao ($[C]_{bag(t0)}$), que também é a concentração de cada nutriente na folha senescente, expresso em gramas.

As análises estatísticas foram realizadas com emprego do pacote estatístico R, versão 3.2.2 (2015-08-14) – “Fire Safety” para Windows. Inicialmente foram realizados testes para verificar a normalidade da distribuição dos dados. Para testar diferenças das variáveis entre os tratamentos e espécies estudados foi utilizado o modelo linear generalizado misto, através do uso do pacote “lme4”, para as variáveis dependentes: massa remanescente, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, nitrogênio, carbono, fósforo, celulose, polifenóis, lignina e relações C:N e N:P, comparadas com as variáveis independentes: espécies vegetais, cobertura vegetal (pastagem e floresta) e tratamentos (exclusão e controle). Adicionalmente, considerou-se as diferenças entre as parcelas como fatores randômicos. O valor de P do modelo foi encontrado utilizando-se o teste Kenward-Roger, através do pacote “pbkrtest”. O teste linear generalizado misto é muito abrangente ao avaliar resultados não-normais, comuns em análises da área de ecologia, em ambientes naturais, além de poder corrigir erros entre réplicas e variáveis indesejadas (CRAWLEY, 2012). As interações foram feitas apenas com os dados da última coleta, pois, para facilitar a compreensão dos resultados, optou-se por não avaliar as interações com a interferência do tempo. Os resultados de interação estão no anexo B.

As diferenças entre as qualidades nutricionais das plantas foram testadas ao longo de todo o experimento e também para as concentrações iniciais das folhas senescentes. Adicionalmente, análises de correlações foram feitas entre a massa final de cada um dos tratamentos com seus respectivos teores nutricionais iniciais, com a finalidade de compreender qual conteúdo nutricional está mais fortemente correlacionado com a perda de massa de cada espécie. O teste Pearson foi realizado com uso da ferramenta “pairs () ” no pacote R e os resultados obtidos variam de uma escala de -1 até 1, onde 1 indica forte correlação positiva, -1 indica forte correlação negativa e 0 indica nenhuma correlação. Diferenças a 5% de probabilidade foram consideradas significativas.

5 RESULTADOS

5.1 Taxa de decomposição

As taxas de decomposição (k) foi maior nos detritos foliares da gramínea do que nos de floresta primária e de *T. sellowiana*, consequentemente, o tempo estimado para atingir 50% ($T_{0.5}$) e 95% ($T_{0.95}$) do total do resíduo vegetal foi menor nas folhas de gramínea ($p < 0,05$) (tabela 2). A decomposição dos resíduos vegetais de floresta primária e *T. sellowiana*, foi mais rápida na área de floresta do que na pastagem ($p < 0,05$) e, além disso, os tratamentos controle e exclusão não tiveram taxas de decomposição diferentes em nenhuma das espécies estudadas ($p > 0,05$) (figura 9). Assim, as interações entre espécies em decomposição, coberturas vegetais e tratamentos não foram significativas, entretanto, a interação espécies vegetais e as áreas estudadas foram significativas.

Tabela 2 – Taxa de decomposição anual (k) e tempo de decomposição de 50% e 95% ($T_{0.5}$ e $T_{0.95}$) do material vegetal (folhas de floresta primária (F. primária), *T. sellowiana* e gramínea), segundo o modelo de Olson (1963), nos diferentes tratamentos e coberturas vegetais

Espécie	Local	Tratamento	k (anos⁻¹)	r^2	$T_{0.5}$ (dias)	$T_{0.95}$ (dias)
F. primária	Pastagem	Exclusão	0.36	0.88	693	3000
F. primária	Pastagem	Controle	0.36	0.91	693	3000
F. primária	Floresta	Exclusão	1.09	0.97	231	1000
F. primária	Floresta	Controle	1.09	0.98	231	1000
<i>T. sellowiana</i>	Pastagem	Exclusão	0.73	0.90	346.5	1500
<i>T. sellowiana</i>	Pastagem	Controle	0.73	0.93	346.5	1500
<i>T. sellowiana</i>	Floresta	Exclusão	1.09	0.97	231	1000
<i>T. sellowiana</i>	Floresta	Controle	1.09	0.96	231	1000
Gramínea	Pastagem	Exclusão	2.19	0.97	115.5	500
Gramínea	Pastagem	Controle	2.92	0.97	86.62	375
Gramínea	Floresta	Exclusão	2.92	0.97	86.62	375
Gramínea	Floresta	Controle	2.92	0.95	86.62	375

A **B**

Figura 9 - Média das massas remanescentes (%) das folhas de floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) ao longo do processo de decomposição, comparando as áreas de pastagem e floresta nos diferentes tratamentos de controle e exclusão de vertebrados

5.2 Concentração de nitrogênio, carbono e fósforo

A concentração inicial de nitrogênio foi maior nas folhas da floresta primária, seguida da gramínea (*B. decumbens*) e das folhas de *T. sellowiana*, que teve menor concentração inicial de N ($p < 0,01$) (tabela 3). Adicionalmente, a figura 10 ilustra o decaimento da concentração relativa de nitrogênio nos resíduos foliares (PRM), com queda mais acentuada na gramínea. Esses valores não diferiram entre os tratamentos controle e exclusão de vertebrados, da mesma forma que não houve diferença entre os resíduos vegetais decompondo em coberturas vegetais diferentes ($p > 0,05$), sendo a única exceção dos resíduos de floresta primária, onde a concentração de nitrogênio decresceu mais rapidamente na área de floresta do que na pastagem ($p < 0,05$) (figura 10). Assim, as interações espécies, coberturas vegetais e tratamento não foram significativos (anexo B). Além disso, o PIC do N foi positivo nos resíduos da gramínea e *T. sellowiana* ($p < 0,01$), com acúmulo de mais de 80% na concentração de N nos detritos da gramínea, em comparação as concentrações iniciais ($p > 0,05$) (figura 11).

Tabela 3 - Concentração inicial média e desvio padrão dos nutrientes e compostos orgânicos das espécies estudadas

	Floresta Primária		<i>T. sellowiana</i>		Gramínea	
	Média	Desv.Pad.	Média	Desv.Pad.	Média	Desv.Pad.
N (mg g ⁻¹)	19.84	1.23	9.06	0.17	13.38	0.25
δ ¹⁵ N (‰)	2.5	0.1	1.7	0.2	0.3	0.3
C (mg g ⁻¹)	474.64	11.41	432.83	5.56	406.02	4.09
δ ¹³ C (‰)	-29.9	0.1	-28.5	0.3	-13.6	0.2
P (mg g ⁻¹)	2.32	1.06	1.64	0.23	1.84	0.29
Lignina (mg g ⁻¹)	381.16	31.36	143.46	49.07	199.97	71.50
Celulose (mg g ⁻¹)	245.68	59.31	240.36	66.38	188.56	65.38
Polifenóis (mg g ⁻¹)	91.97	54.20	57.99	44.55	48.35	32.88
Lignina: N	19.23	1.45	15.83	5.36	14.83	16.01
C: N	23.98	1.49	47.80	0.83	30.35	0.71
N: P	9.79	3.71	5.61	0.86	7.39	1.08

Figura 10 - Variação ao longo da decomposição da massa de nitrogênio remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

Figura 11 - Variação relativa da concentração de nitrogênio comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

A concentração inicial de carbono foi maior nas folhas de floresta primária, seguida da *T. sellowiana* e gramínea ($p < 0,05$) (tabela 3) e a PRM diminuiu ao longo do tempo para todas as espécies, sendo mais acentuado nos resíduos foliares de gramínea (figura 12). A PRM não diferiu entre os tratamentos exclusão e controle ($p > 0,05$), entretanto, a PRM dos detritos vegetais de floresta primária e *T. sellowiana* tiveram queda mais acentuadas nos litter bags em decomposição na floresta do que na pastagem ($p < 0,05$) (figura 12). Contudo, ainda assim, houve interação entre as áreas e espécies vegetais, porém não foi significativa a interação entre os tratamentos (anexo B). O PIC do carbono variou aleatoriamente ao longo da perda de massa, porém, a concentração final e inicial das espécies não diferiram (figura 13).

Figura 12 - Variação ao longo da decomposição da massa de carbono remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

Figura 13 - Variação relativa da concentração de carbono comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

A concentração inicial de fósforo não diferiu entre as folhas senescentes das espécies vegetais estudadas ($p > 0,1$) (tabela 3). Ao longo da decomposição, houve queda mais acentuada da PRM nos detritos das gramíneas, em relação às outras espécies (figura 14). Não foi observada diferença significativa na PRM entre os tratamentos controle e exclusão ($p > 0,05$). Por outro lado, a PRM foi maior nos resíduos das folhas da floresta primária em decomposição na floresta, em relação aos detritos em decomposição na pastagem ($p < 0,05$) (figura 14). Contudo, mesmo não havendo diferença de decaimento entre os tratamentos, as interações entre as áreas estudadas e os tratamentos foram significativas, além disso, também houve interação entre área e espécies vegetais em decomposição (anexo B). Considerando-se os detritos vegetais da gramínea houve um acúmulo de P na fase inicial ($PIC > 0$) e em seguida uma perda até o final da decomposição ($PIC < 0$). A mesma tendência se repetiu nos detritos vegetais oriundo da floresta primária, onde houve o acúmulo de P na fase inicial da decomposição, seguido do empobrecimento de P apenas nos litter bags localizados na floresta. Os PICs nos detritos de *T. sellowiana* foram negativos, com exceção do controle localizado na floresta, que acumulou 20% de P (figura 15).

Figura 14 - Variação ao longo da decomposição da massa de fósforo remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

Figura 15 - Variação relativa da concentração de fósforo comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

5.3 Relações estequiométricas C: N: P e Lignina: N

Inicialmente, a relação C:N foi maior nas folhas de *T. sellowiana* ($p < 0,01$), seguida pelas folhas de floresta primária e gramínea, de forma que as duas últimas não diferiram ($p > 0,05$) (tabela 3), já ao longo da decomposição, ocorreu o decaimento da relação C: N, nos resíduos vegetais de *T. sellowiana* e gramínea. Adicionalmente, a relação nos resíduos de *T. sellowiana* decaiu mais rápida nos litter bags localizados na floresta, quando comparadas com os da pastagem ($p < 0,01$) (figura 16), Contudo, entre exclusão e controle, não houve diferença dentre a razão C:N das espécies ($p > 0,05$). Esses resultados nos permitem inferir nas interações dos diferentes tratamentos, que foi significativa para local e espécie, mas não para tratamento (controle e exclusão).

Figura 16 - Dinâmica da relação C: N durante decomposição dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

A relação N:P inicial foi menor nas folhas de *T. sellowiana* ($p < 0,05$) em relação as folhas de floresta primária e gramínea, que não tiveram diferença significativa entre si ($p > 0,05$) (tabela 3). Ao longo da decomposição houve aumento de N:P nos resíduos de *T. sellowiana* e gramínea ($p < 0,05$), já para os resíduos das folhas de floresta primária a relação se manteve estável. Além disso, para todas as espécies estudadas, a razão N:P não foi diferente entre tratamento e controle e também não diferiu entre as áreas ($p > 0,05$) (figura 17); assim, também não foi observada interação entre nenhum dos tratamentos.

Figura 17 - Dinâmica da relação N: P durante a decomposição dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

A relação lignina:N inicial não foi diferente entre as espécies (tabela 3), como também não foi diferente entre os tratamentos ou entre as áreas ao longo da decomposição (figura 18), consecutivamente, nenhuma das interações foram significativas. Adicionalmente, apenas os resíduos de *T. sellowiana* tem a relação lignina: N variando ao longo do tempo, com acréscimo significativo na segunda coleta, entretanto, a relação se estabiliza novamente nas próximas amostragens. As outras espécies não têm variação da relação ao longo da decomposição.

Figura 18 - Dinâmica da relação Lignina: N durante a decomposição dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

5.4 Análise dos compostos de celulose, lignina e polifenóis.

A concentração inicial de celulose das folhas senescentes não foi diferente entre as espécies estudadas ($p > 0,05$) (tabela 3). Porém, ao longo da decomposição, houve decréscimo da concentração relativa (PRM) nos resíduos foliares de *T. sellowiana* e gramínea ($p < 0,05$), mas não variou nas folhas de floresta primária ($p > 0,05$) (figura 19). Adicionalmente, não houve diferença significativa entre os tratamentos controle e exclusão de vertebrados, porém a PRM da celulose decaiu mais acentuadamente para os resíduos de floresta primária, em decomposição na floresta ($p < 0,05$) (figura 19), desta forma, as interações espécies vegetais e cobertura vegetal foram as únicas significativas. O PIC das espécies vegetais variou aleatoriamente, mas, de forma geral, as espécies se mantiveram com a concentração final próxima da concentração inicial, com exceções dos resíduos de *T. sellowiana*, e das folhas de floresta primária em decomposição na pastagem, que tiveram um pequeno acúmulo de celulose no final do processo (figura 20).

Figura 19 - Variação ao longo da decomposição da massa de celulose remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

Figura 20 - Variação relativa da concentração de celulose comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

Inicialmente, a concentração da lignina foi maior nas folhas da floresta primária ($p < 0,01$), comparadas as folhas de *T. sellowiana* e gramínea, que não foram diferentes entre si ($p > 0,05$) (tabela 3). Ao longo da decomposição, a lignina, não diferiu para nenhum dos resíduos vegetais ($p > 0,05$), apenas sendo diferente significativo o acúmulo na segunda coleta da *T. sellowiana* ($p < 0,05$). Além disso, a concentração relativa de lignina nos resíduos vegetais não diferiu entre os tratamentos testados, indicando que não houve interação entre áreas, espécies e tratamentos ($p > 0,05$) (figura 21). Por outro lado, a lignina acumulou ao longo da decomposição dos resíduos de *T. sellowiana* e gramínea ($PIC > 0$), mas não variou nos resíduos de folhas da floresta primária (figura 22).

Figura 21 - Variação ao longo da decomposição da massa de lignina remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

Figura 22 - Variação relativa da concentração de lignina comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

Os teores iniciais de polifenóis não foram diferentes entre as espécies ($p > 0,05$) (tabela 3); porém, ao longo da decomposição, a concentração relativa diminuiu significativamente em quase todos os resíduos ($p < 0,05$), com única exceção da primeira coleta de *T. sellowiana*, que teve acúmulo no controle da pastagem (figura 23). A concentração relativa do polifenól não diferiu ao comparar os tratamentos, o que por sua vez, não teve interação entre área, espécie vegetal e tratamento ($p > 0,05$). Adicionalmente, o PIC de todos os resíduos foi negativo, indicando perda de polifenóis durante o processo de decomposição (figura 24).

Figura 23 - Variação ao longo da decomposição da massa de polifenol remanescente (PRM) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

Figura 24 - Variação relativa da concentração de polifenól comparada à concentração inicial (PIC), em relação a massa remanescente dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão

5.5 Composições isotópicas do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$)

O $\delta^{13}\text{C}$ inicial da gramínea foi de -13‰ e os valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *T. sellowiana* e das folhas da floresta (plantas C_3) foram próximos a -29‰ (figura 25) e, ao longo da decomposição, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ nas espécies vegetais de floresta primária e *T. sellowiana* permaneceram constantes, porém, para a gramínea houve pequena variação decrescente ($p < 0,05$). Adicionalmente, a gramínea foi a única espécie que variou entre as áreas estudadas, ao longo da decomposição, com decaimento mais acentuado dos resíduos alocados na área de floresta do que na pastagem ($p < 0,01$), entretanto, novamente, nenhuma das espécies variou entre os tratamentos ($p > 0,05$) (figura 25).

A composição isotópica de N ($\delta^{15}\text{N}$) inicial foi menor nas folhas senescentes de gramínea, com valores próximos de 0 ‰, seguida das folhas de *T. sellowiana*, com valores intermediários e, por fim, das folhas de floresta, com valores de $\delta^{15}\text{N}$ maiores ($p < 0,01$) (figura 26). Além disso, na área com cobertura vegetal de floresta houve decaimento maior do $\delta^{15}\text{N}$ nos resíduos da floresta primária ($p < 0,05$), entretanto não houve diferença entre as outras espécies. Da mesma forma, não houve diferença entre os tratamentos em nenhuma das espécies estudadas ($p > 0,05$).

Figura 25 - Abundância natural isotópica do Carbono ($\delta^{13}\text{C}\text{‰}$) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão, durante decomposição

Figura 26 - Abundância natural isotópica do Nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$ ‰) dos detritos foliares oriundos da floresta primária (A), *T. sellowiana* (B) e gramínea (C) no controle e no tratamento de exclusão, durante decomposição

6 DISCUSSÃO

A velocidade da decomposição de todas as espécies vegetais utilizadas neste estudo não diferiu entre o controle e o tratamento de exclusão em nenhuma das parcelas (tabela 2). Este fato contraria a hipótese inicial do projeto, onde se acreditava que a exclusão experimental dos vertebrados diminui a taxa de decomposição do material vegetal. A justificativa para essa hipótese seria que, com a exclusão de vertebrados insetívoros, haveria a redução da pressão de predação na macrofauna do solo, o que, por sua vez, causaria o aumento da sua população. Consecutivamente, desencadearia o aumento da pressão de predação e competição sobre a microfauna do solo, que são os principais responsáveis pela decomposição, e isso, diminuiria a velocidade da decomposição (HAYNES et al, 2014). Normalmente, quando uma hipótese é refutada buscam-se explicações para tal refuta. Assim, uma das explicações possíveis para a não ocorrência de diferença entre as taxas de decomposição dos tratamentos exclusão e controle seria a alta diversidade de organismos em florestas tropicais, levando a uma sobreposição de funções entre os microrganismos responsáveis pela decomposição (NAEENA et al, 2002; SOBRINHO et al, 2014). Desta forma, mesmo que houvesse alguma variação na biodiversidade da microfauna do solo, o processo de decomposição, em si, não seria afetado, uma vez que um organismo substituiria a função de outro (POLIS; HOLT, 1992).

Paralelamente aos experimentos de decomposição, a doutoranda Michelle Harrison, do Imperial College of London, contabilizou a abundância e riqueza de micro e macrofauna de insetos nas parcelas de exclusão e controle, tanto na serapilheira quanto no sub-bosque.

Harrison observou que, como esperado, a abundância de artrópodes no sub-bosque, ou seja, sobre a serapilheira, foi significativamente maior nas parcelas de exclusão do que nas parcelas controle, porém, a abundância de artrópodes, em meio à serapilheira, não variou entre os tratamentos (Harrison, informação pessoal), o que pode ter minimizado o efeito esperado na decomposição da serapilheira neste experimento. Padrão semelhante foi observado por Scherber et al (2010), em um experimento realizado ao longo de sete anos na floresta temperada, onde o efeito top-down, causado pela variação de biodiversidade na floresta, teve consequências significativas nos microrganismos de sub-bosque, porém, o efeito não foi o mesmo nos microrganismos do solo. Adicionalmente, vale também ressaltar que a malha da grade de exclusão tinha uma abertura de 2 cm e, possivelmente, essa malha não foi completamente eficiente na exclusão de vertebrados muito pequenos, como exemplo, os anuros do gênero *Brachycephalus*, endêmicos da mata Atlântica (RIBEIRO *et al.* 2005). Esses

anuros, que medem em torno de 0,8 a 1,8 mm, têm sua dieta baseada em pequenos invertebrados, tais como, ácaros, formigas, aranhas, entre outros (FONTOURA; RIBEIRO; PIE, 2011). Portanto, pequenos vertebrados, como esses anuros, poderiam também contribuir na ausência de diferença significativa na abundância de invertebrados na serapilheira, pois a pressão de predação se manteria a mesma.

Quanto à decomposição dos detritos vegetais sob distintas coberturas do solo, as folhas de *T. sellowiana* e folhas da floresta primária decompuseram mais rapidamente no interior da floresta do que na pastagem. Caso seja considerada uma probabilidade de 0.10 em vez de 0.05 como significativa, os detritos de gramíneas também tiveram maiores taxas de decomposição no interior da floresta (tabela 2). Essa tendência se assemelha aos resultados encontrados por Rubiano-Cardona et al (2013), que observaram uma decomposição mais rápida no interior da floresta do que em uma pastagem, localizadas na região tropical úmida da Colômbia. A segunda hipótese levantada no início do trabalho (a mudança da cobertura do solo afeta a taxa de decomposição) foi, assim, confirmada. No entanto, a justificativa inicial aventada para essa hipótese estava equivocada, pois, preconizava que as aves insetívoras são mais sensíveis e sofrem maior pressão de seleção em áreas abertas, decrescendo em abundância ou até desaparecendo (BANKS-LEITE et al, 2010). Desta forma, a pressão de predação sofrida pela macroinvertebrados do solo seria menor, aumentando a abundância desses organismos, que, por sua vez, aumentaria a predação na população de microinvertebrados do solo, principais responsáveis pela decomposição (SRIVASTAVA et al, 2009). Consequentemente, a taxa de decomposição dos detritos vegetais diminuiria (DUNHAM et al, 2008). Entretanto, como dito anteriormente, a decomposição não foi afetada pela exclusão de vertebrados.

Qual seria então a explicação para a tendência de maiores taxas de decomposição no interior da floresta? Carmo et al. (2012) observaram que a retirada da densa cobertura vegetal aumentou consideravelmente a temperatura do solo em áreas de pastagem próximas ao núcleo Santa Virgínia. Como o aumento da temperatura do solo causa o seu ressecamento, afetando negativamente a atividade dos microrganismos e diminuindo as taxas de decomposição dos detritos vegetais em decomposição na área de pastagem (CONANT et al, 2011; HAYNES et al, 2013, NOTTINGHAM et al, 2015).

Comparando-se as taxas de decomposição (k) das diferentes espécies vegetais, observou-se que os detritos da gramínea decompuseram mais rapidamente do que os detritos de *T. sellowiana*, e os detritos composto por folhas da floresta primária, que, por sua vez, não diferiram entre si (tabela 2). Este resultado contradiz nossa terceira hipótese do trabalho, que

previa uma decomposição mais lenta nos detritos da gramínea forrageira (C_4) em relação às folhas de floresta primária e *T. sellowiana* (C_3). Baseando-se em estudos anteriores, especula-se que a taxa de decomposição dentre as espécies foi influenciada pela qualidade nutricional dos detritos vegetais, uma vez que, a demanda nutricional dos organismos decompositores do solo depende desta propriedade (MELILLO et al, 1982; CASTANHO; OLIVEIRA, 2008; GARCÍA-PALACIOS et al, 2013). É amplamente aceito que a presença de quantidades consideráveis de materiais estruturais, ou de defesa das plantas, tais quais, lignina, celulose e compostos fenólicos, tendem a diminuir a velocidade de decomposição (MESQUITA et al., 1998, PARSON; CONGDON, 2008; MOHAMMED et al., 2013). Por outro lado, a decomposição é acelerada quando o material vegetal possui altas concentrações de nitrogênio e baixa razão C:N (SINGH; GUPTA, 1977).

As folhas da serapilheira possuem mais da metade de seu conteúdo total formado por carbono, sendo que este é o primeiro recurso energético utilizado pelos microrganismos na fase inicial da decomposição. Assim, o conteúdo de carbono tende a decrescer continuamente durante a decomposição (BERGLUND; ÅGREN, 2012), como observado neste estudo para todas as espécies vegetais. Nota-se, porém, uma queda mais acentuada do conteúdo de C nos detritos de gramínea ao longo da decomposição (figura 12). Adicionalmente, o PIC de C se manteve estável para todas as espécies vegetais, com valores muito próximos de 0 (figura 13), o que indica decaimento contínuo de C, ao mesmo tempo em que ocorre a perda de massa ao longo da decomposição.

Como dito anteriormente, altas concentrações de N na serapilheira formam um material orgânico de alta qualidade nutricional, pois esse resíduo pode prover N para os microrganismos decompositores do solo, o qual, após a decomposição, será liberado para o ambiente (PALM & SANCHEZ, 1991; BERG; MCCLAUGHERTY, 2008). Por outro lado, se as concentrações de N não forem suficientes para atender as demandas dos organismos decompositores, uma determinada quantidade de N será imobilizada, até que a demanda seja atendida, para, então, haver liberação deste elemento para o meio. Essas tendências opostas podem ser observadas pela variação do PIC do nitrogênio durante a perda de massa; visto que, durante a decomposição dos detritos vegetais da gramínea e da *T. sellowiana*, houve uma significativa imobilização de nitrogênio ($PIC > 0$), enquanto não houve uma variação significativa ao longo da decomposição de folhas da floresta primária (figura 11). Interessantemente, essa imobilização de nitrogênio foi suficiente para acelerar a decomposição dos detritos vegetais da gramínea, mas não de *T. sellowiana* (figura 9). A provável explicação para esse fato seria a alta razão C:N inicial da *T. sellowiana* (figura 16),

pois altas relações C:N sugerem baixa qualidade nutricional, resultando em baixa taxa de decomposição (PAUSTIAN et al., 1992; MOOSHAMMER et al, 2014). Tanto que, tecidos vegetais com relações C:N maiores que 30 tendem a se decompor mais lentamente, como visto nos detritos vegetais da *T.sellowiana*. Portanto, mesmo havendo imobilização de N, parece que a mesma, combinada com a maior razão C:N, não foi suficiente para acelerar a decomposição dos detritos vegetais de *T. sellowiana*. Além disso, a relação C:N decaiu ao longo da decomposição para os resíduos vegetais de gramínea e *T. sellowiana* (figura 16) e essas alterações são reflexo da imobilização de N nestas espécies (figura 11), enfatizando o importante papel deste nutriente como limitante aos organismos decompositores (VESTERDAL, 1999; HOBIE et al, 2012).

O fato do PIC do nitrogênio ter sido > 0 , significa também que alguma fonte exógena de nitrogênio foi adicionada aos detritos vegetais da gramínea e *T. sellowiana*. Autores como Mellilo et al. (1982) sugerem que a fixação biológica de N, a absorção de N atmosférico particulado e a incorporação de excrementos dos insetos nas serapilheiras são prováveis candidatos de fontes extras de nitrogênio. Thomas e Asakawa (1993) também observaram o aumento da concentração de nitrogênio em três espécies diferentes de gramínea (*Andropogon gayanus*, *Brachiaria dictyoneura* e *Brachiaria humidicola*) e atribuíram o acúmulo à imobilização de N, através da translocação de nutrientes pelas hifas dos fungos (WOOD, 1974; BERG, 1988; LUMMER et al, 2012). Outra possibilidade para o aumento de N nas gramíneas é a fixação biológica de nitrogênio (FBN). De maneira geral, quando a contribuição da FBN é significativa, valores de $\delta^{15}\text{N}$ tendem a ser próximos de zero, pois $\delta^{15}\text{N}$ das moléculas atmosférica de N_2 é igual a esse valor (SHEARER; KOHL, 1986). Nota-se que os valores de $\delta^{15}\text{N}$ dos detritos de gramíneas em decomposição na pastagem, foram próximos à zero (figura 26), sugerindo a ocorrência de FBN. É interessante observar que Silva et al (2010), que realizaram um experimento com a mesma espécie de gramínea (*B. decumbens*) utilizada nesse estudo também encontraram indícios de FBN.

Adicionalmente, nos resíduos vegetais de gramínea, houve decaimento dos valores de $\delta^{13}\text{C}$, ao longo da decomposição, sendo mais acentuada na área de floresta, nos dois tratamentos, de exclusão de vertebrados e controle (figura 25). Esse decréscimo pode variar conforme diferentes fatores, entre eles, o mais provável é que houve alguma incorporação de biomassa exógena, empobrecida em ^{13}C (MELLILO et al, 1989), possivelmente, a mesma biomassa exógena adicionada, que causou enriquecimento de nitrogênio (figura 11), explanado a pouco.

Florestas tropicais possuem, geralmente, solos intemperizados, com baixa disponibilidade de fósforo, conseqüentemente, as folhas das serapilheiras também têm baixa concentração de P (MARTINS et al, 2015), o que aumenta a importância desse nutriente como limitante na fase inicial da decomposição (VITOUSEK; PETER, 1984; ROY; SINGH, 1994; CHEVELAND et al, 2006; VITOUSEK et al, 2010). Nesse sentido, Berg et al (1996) propôs que altas concentrações iniciais de P na serapilheira indicam maior taxa de decomposição, contudo, isso não foi observado neste trabalho, pois as concentrações iniciais de fósforo não diferiram significativamente ao compararmos as diferentes espécies. Outro fator interessante foi o acúmulo de P na fase inicial da decomposição para as folhas de floresta primária e gramínea, seguida do decaimento da concentração, indicando imobilização de P no início da decomposição, seguida da mineralização do nutriente (figura 14) (LISANWORK; MICHELSEN, 1994). Contudo, é interessante notar que a relação N:P inicial das espécies estudadas foi relativamente baixa, sugerindo que o P não precisaria ser imobilizado frente a quantidade de nitrogênio disponível (tabela 3), pois segundo Vogt et al (1986), relações N:P menores ou iguais a 10 são tidas como ideais para os decompositores (TOWNSEND et al, 2007). Desta forma, especula-se que outros fatores seriam responsáveis pelo acúmulo de fósforo no início da decomposição. Dentre as prováveis fontes de P estariam excrementos de organismos do solo, ou translocação pelas hifas dos fungos (SWIFT et al., 1979).

A lignina, por sua vez, é utilizada com menos eficiência do que as moléculas de carbono menores, devido ao alto gasto de energia envolvido no processo de quebra da sua estrutura (MELILLO et al, 1989). Conseqüentemente, elevadas concentrações iniciais de lignina indicam decomposição mais lenta do material vegetal e esse tem sido o principal indicador das maiores taxas de decomposição nas espécies C₄ (GINGERICH; ANDERSON, 2011; FIGUEIREDO, 2015), como também observado neste trabalho. De tal maneira que a serapilheira da floresta primária pôde ter sua taxa de decomposição desacelerada, devido à elevada concentração inicial de lignina, comparada as gramíneas. Além disso, a degradação de lignina é muito lenta e ocorre o seu acúmulo nos resíduos vegetais, ao longo da perda de massa (TALBOT; TRESSENDER, 2012), como ocorreu neste estudo para os resíduos vegetais de *T. sellowiana* e gramínea (figura 22).

Os polifenóis, por sua vez, são um grupo de compostos secundários, normalmente utilizados como mecanismo de defesa e podem afetar a estrutura e crescimento das hifas dos fungos ou inibir diretamente o crescimento dos microrganismos na serapilheira, afetando a decomposição e limitando a disponibilidade de nutrientes no solo (SWIFT et al. 1979;

HÄTTENSCHWILER; VITOUSEK 2000; HEPP; TREVISAN, 2009). Além disso, os polifenóis podem formar estruturas complexas com os nutrientes, como o nitrogênio, tornando-o indisponível para os decompositores e reduzindo novamente a taxa de decomposição (HARRISON 1971; HÄTTENSCHWILER; VITOUSEK 2000). Porém, nesse estudo, houve perda da concentração relativa (PRM) e do PIC dos polifenóis ao longo da decomposição (figura 23 e 24), indicando que não houve inibição ao degradar os compostos fenólicos, da mesma forma que também não foi observado o efeito negativo do polifenól na decomposição no trabalho de Hoorens, Aerts & Stroetenga (2003).

A celulose é um composto muito abundante nos resíduos vegetais, podendo constituir até, aproximadamente, 30% do total das folhas (BERG; LASKOWSKI, 2006) e é um composto de degradação lenta, principalmente se houver a formação de um composto complexo de proteção com a lignina (COOKE; WHIPPS, 1993). Porém, novamente, este composto não pode indicar qual das folhas teve menor qualidade nutricional inicial, pois não diferiram entre si (tabela 3). Adicionalmente, a celulose não variou de acordo com a lignina nesse experimento, pois acumulou no PIC da celulose para *T. sellowiana* e gramínea, apenas para as espécies em decomposição na área de pastagem (Figura 19), enquanto, para o PIC da lignina, houve acúmulo para estas mesmas espécies, independente das áreas (figura 22).

Portanto, podemos inferir que a maior velocidade de decomposição na gramínea (C_4) comparada aos detritos vegetais de floresta primária e *T. sellowiana* (C_3), ocorreu devido às interações entre os nutrientes das folhas. De tal maneira que, apesar dos resíduos vegetais de *T. sellowiana* e gramínea terem acumulado nitrogênio ao longo da decomposição (figura 11), esse resultado não foi o suficiente para acelerar a decomposição de ambos, pois, ao interagir com a elevada relação C:N da *T. sellowiana* (tabela 3), houve a desaceleração da sua decomposição. Da mesma forma ocorreu com os resíduos vegetais de floresta primária, que, apesar de terem elevada concentração inicial de N, esse fator não foi suficiente para acelerar a decomposição dos dois resíduos vegetais, pois a elevada concentração inicial de lignina (tabela 3) desacelerou a decomposição nas folhas de floresta. Consequentemente, foi observado que a decomposição é um processo complexo e não é influenciado isoladamente por um, ou outro composto nutricional, mas sim pelas interações entre esses nutrientes, que contrabalanceiam a aceleração ou desaceleração da decomposição concomitantemente.

7 CONCLUSÕES

A taxa de decomposição não foi diferente entre os tratamentos exclusão e controle de vertebrados. Isso pode ter ocorrido devido à alta biodiversidade encontrada em florestas tropicais, onde, possivelmente, ocorre sobreposição das funções ecossistêmicas realizadas pelos organismos. Consequentemente, mesmo que ocorra perda de espécies ou de abundância da comunidade de microinvertebrados no solo, causado pelo efeito cascata, como visto nos organismos de sub-bosque no trabalho de Harrison (informação pessoal), isso não afetará a decomposição. Além disso, o parque estadual da Serra do Mar, onde o experimento foi conduzido, é a maior e mais bem preservada área de floresta Atlântica, o que pode ter subestimado o efeito da fragmentação e da perda de biodiversidade nas funções ecossistêmicas, como a decomposição. Desta forma, seria importante investigar como o efeito top-down ocorre em áreas menores, mais desconectadas e com menor biodiversidade, pois representaria melhor o que pode estar ocorrendo em grande parte dos fragmentos florestais da Mata Atlântica.

A taxa de decomposição foi maior na área de floresta do que na pastagem, adicionalmente a taxa de decomposição das espécies vegetais foi maior nas folhas de gramínea, seguidas das folhas de *T. sellowiana* e, por fim, as folhas de floresta primária em decomposição na pastagem. Esse resultado foi diferente do esperado e é muito importante, visto que o Brasil possui mais de 172 milhões de hectares de áreas de pastagem e grande parte dessas áreas corresponde às áreas abandonadas ou com baixo manejo (IBGE, 2008), desta forma é essencial entender melhor como ocorre a decomposição, principalmente em espécies de gramínea mais utilizadas, pois a decomposição pode ser a única fonte de retorno e fluxo dos nutrientes nesse ambiente.

REFERÊNCIAS

- AERTS, R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. **Oikos**, Berna, v.79, p.439-449. 1997.
- ALVES, D., SOARES, J. V., AMARAL, S., MELLO, E., ALMEIDA, S., DA SILVA, O. F., SILVEIRA, A. Biomass of primary and secondary vegetation in Rondônia, Western Brazilian Amazon. **Global Change Biology**, Oxford, v.3, p. 451–461. 1997.
- ABER, J. D; MELILLO, J. M. Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v.60, p.2263-2269. 1982.
- ANDERSON, J. M.; INGRAM, J. S. I. **Tropical soil biology and fertility**: a handbook of methods. 2 ed. Wallingford: CAB International, 1993. 171p.
- BANKS-LEITE, C.; EWERS, R. M.; METZGER, J. P. Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. **Oikos**, Berna, v.119, p.918-926.2010.
- BARBEHENN, R. V.; CHEN, Z.; KAROWE, D. N.; SPICKARD, A. C3 grasses have higher nutritional quality than C4 grasses under ambient and elevated atmospheric CO₂. **Global Change Biology**, Oxford, v.10, p.1565–1575. 2004.
- BARLOCHER, F. Leaf mass loss estimated by litterbag technique. In: GRAÇA, M.A.S.; BARLOCHER, F.; GESSENER, M. (Eds). **Methods to study litter decomposition**: a practical guide. Dordrecht. Berlin, Springer. Nova York. 2005. p.37-42.
- BERG, B. Dynamics of nitrogen (¹⁵N) in decomposing Scots pine (*Pinus sylvestris*) needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VI. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v.66, p.1539–1546. 1988.
- BERG, B.; EKBOHM, G.; JOHANSSON, M. B.; MCCLAUGHERTY, C.; RUTIGLIANO, F.; VIRZOD E SANTO, A. Maximum decomposition limits of forest litter types: a synthesis. - **Canadian Journal of Botany**, Ottawa.v.74 p.659-672. 1996.
- BERG, B.; LASKOWSKI, R. Litter Decomposition: A Guide to Carbon and Nutrient Turnover. **Academic Press**, Amsterdam, v. 38, p. 428. 2006.
- BERG, B.; MCCLAUGHERTY, C. **Plant litter. Decomposition. Humus formation. Carbon sequestration**. Springer, Nova York. 2008. p.338.
- BERGLUND, S. L.; ÅGREN, G. I. When will litter mixtures decompose faster or slower than individual litters? A model for two litters. **Oikos**, Berna, v.121, p.1112–1120. 2012.
- BERNOUX, M.; CERRI, C. C.; NEIL, C.; DEMORAES, F. L. The use of stable carbon isotopes for estimating soil organic matter turnover rates. **Geoderma**. Nova Zelândia, v.82, p.43–58. 1998.

- BODDEY, R. M.; VICTORIA, R. L. Estimation of biological nitrogen fixation associated with *Brachiaria* and *Paspalum* grasses using ^{15}N -labelled organic matter and fertilizer. **Plant Soil**, Dordrecht, v.90, p.265–292. 1986.
- BOKHORST, S.; WARDLE, D. A. Microclimate within litterbags of different mesh size: Implications for the ‘arthropod effect’ on litter decomposition. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.58, p.147-152. 2013.
- BOUTTON, T. W. Stable carbon isotope ratios of natural materials, I. Sample preparation and mass spectrometric analysis. In: Coleman DC, Fry B (Eds) **Carbon isotope techniques**. Academic, New York, v.14, p.155–171. 1991.
- BRESSETTE, J. W.; BECK, H.; BEAUCHAMP, V. B. Beyond the browse line: complex cascade effects mediated by white-tailed deer. **Oikos**, Berna, v.121, p.1749–1760. 2012.
- BROOK, B. W.; SODHI, N. S.; BRADSHAW, C. J. A. Synergies among extinction drivers under global change. **Trends in Ecology and Evolution**, Barking, v.23, p.453–460. 2008.
- BUTENSCHOEN, O.; SCHEU, S.; EISENHAUER, N. Interactive effects of warming, soil humidity and plant diversity on litter decomposition and microbial activity. **Soil Biology and Biochemistry**. Oxford, v.43, p.1902-1907. 2011.
- CANALE, G. R.; PERES, C. A.; GUIDORIZZI, C. E.; GATTO, C. A. F.; KIERULFF, M. C. M. Pervasive Defaunation of Forest Remnants in a Tropical Biodiversity Hotspot. **PLoS ONE**, São Francisco, v.7, n. 8, p.1-9. 2012.
- CARMO, J. B. do.; NETO, E. R. de S.; DUARTE-NETO, P. J.; OMETTO, J. P. H. B.; MARTINELLI, L. A. Conversion of the coastal Atlantic forest to pasture: Consequences for the nitrogen cycle and soil greenhouse gas emissions. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, Amsterdam, v.148, p.37– 43. 2012
- CASTANHO, C. T., OLIVEIRA, A. A. Relative effect of litter quality, forest type and their interaction on leaf decomposition in southeast Brazilian forests. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.24, p.149-156. 2008
- CASWELL, H.; REED, F.; STEPHENSON, S. N.; WERNER, P. A. Photosynthetic pathways and selective herbivory: a hypothesis. **American Naturalist**, Chicago, v.107, p.465–480. 1973.
- CHAPIN III, F. S.; MATSON, P. A.; MOONEY, H. A. Terrestrial Decomposition. In: **Principles of terrestrial ecosystem ecology**. Nova York: Springer, 2002. Capítulo 7, p. 151-175.
- CLEVELAND, C. C., REED, S. C.; TOWNSEND, A. R. Nutrient regulation of organic matter decomposition in a tropical rain forest. **Ecology**, Washington, DC, v.87, p.492–503. 2006.
- COLEY, P. D.; BARONE, J. A. **Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests**. Annual Review of Ecology and Systematics, Boston, v.27, p.305-335. 1996.

COLETTA, L. D. **Decomposição foliar na Floresta Ombrófila Densa em diferentes altitudes e condições climáticas**. 2015. Tese (Doutorado) Centro de Energia Nuclear na Agricultura. Universidade de São Paulo. Piracicaba. 2015.

CONANT, R. T.; RYAN, M.G., ÅGREN, G.I., BIRGE, H.E., DAVIDSON, E.A., ELIASSON, P.E., EVANS, S.E., FREY, S.D., GIARDINA, C.P., HOPKINS, F.M., HYVÖNEN, R., KIRSCHBAUM, M.U.F., LAVALLEE, J.M., LEIFELD, J., PARTON, W.J., STEINWEG, J.M., WALLENSTEIN, M.D., WETTERSTEDT, J.Å.M., BRADFORD, M.A. Temperature and soil organic matter decomposition rates—synthesis of current knowledge and a way forward. **Global Change Biology**, Oxford, v.17, p.3392–3404. 2011.

COOKE, R.C.; WHIPPS, J.M. Ecophysiology of Fungi. **Blackwell**, Oxford, UK, v.5, p. 116-123. 1993.

CORNWELL, W. K.; CORNELISSEN, J. H. C.; AMATANGELO, K.; DORREPAAL, E.; EVINER, V. T.; GODOY, O.; HOBBIE, S. E.; HOORENS, B.; KUROKAWA, H.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; QUESTED, H. M.; SANTIAGO, L. S.; WARDLE, D. A.; WRIGHT, I. J.; AERTS, R.; ALLISON, S. D.; VAN BODEGOM, P.; BROVKIN, V.; CHATAIN, A.; CALLAGHAN, T. V.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; GURVICH, D. E.; KAZAKOU, E.; KLEIN, J. A.; READ, J.; REICH, P. B.; SOUDZILOVSKAIA, N. A.; VAIERETTI, M. V.; WESTOBY, M. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. **Ecology Letters**, Oxford, v.11, p.1065–1071. 2008.

COUTEAUX, M. M.; BOTTNER, P.; BERG, B. Litter decomposition, climate and litter quality. **Trends in Ecology and Evolution**, Barking, v.10, p.63-66. 1995.

CORTEZ, J.; GARNIER, E.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DEBUSSCHE, M.; GILLON, D. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. **Plant and Soil**, Hague, v.296, p.19–34. 2007.

DIDHAM, R. K.; P. M. HAMMOND, J. H.; LAWTON, P.; EGGLETON, N. E. STORK. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. **Ecological Monographs**, Durham, v.68, p.295-323. 1998.

DUFFY, J. E.; CARDINALE, B. J.; FRANCE, K. E.; MCINTYRE, P. B.; THÉBAULT, E.; LOREAU, M. The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. **Ecology Letters**, Oxford, v.10, p.522-538. 2007.

DUNHAM, A. E. Above and belowground impacts of terrestrial mammals and birds in a tropical forest. **Oikos**, Berna, v.117, p.571-579. 2008.

DYER, L. A.; LETOURNEAU, D. K. Trophic cascades in a complex, terrestrial community. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Boston, v.96, p.5072–5076. 1999.

EHLERINGER, J. R.; CERLING, T. E.; DEARING, M. D. Atmospheric CO₂ as a global change driver influencing plant–animal interactions. **Integrative and Comparative Biology**, Oxford, v.42, p.424–430. 2002.

EHRlich P. R.; EHRlich A. H. Extinction: The Causes and Consequences of the Disappearance of Species. **Humboldt Journal of Social Relations**, Nova York, v. 2, p.305-308. 1981.

ESTES, J. A.; TERBORGH, J.; BRASHARES, J. S.; POWER, M. E.; BERGER, J.; BOND, W. J.; CARPENTER, S. R.; ESSINGTON, T. E.; HOLT, R. D.; JACKSON, J. B. C.; MARQUIS, R. J.; OKSANEN, L.; OKSANEN, T.; PAINE, R. T.; PIKITCH, E. K.; RIPPLE, W. J.; SANDIN, S. A.; SCHEFFER, M.; SCHOENER, T. W.; SHURIN, J. B.; SINCLAIR, A. R. E.; SOULÉ, M. E.; VIRTANEN, R.; WARDLE, D. A. Trophic Downgrading of Planet Earth. **Science**. Washington, DC, v.333, p.301–306. 2011.

FENG, X. H. A theoretical analysis of carbon isotope evolution of decomposing plant litters and soil organic matter. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, DC, v.16, n.9, p.1-11. 2002.

FIGUEIREDO, A. F. **Avaliação da decomposição de plantas C₃ e C₄ em rios sob diferentes condições ambientais**. Tese (Mestrado). Centro de Energia Nuclear na Agricultura. Universidade de São Paulo. Piracicaba.2015.

FIORETTO, A.; NARDO, C. D.; PAPA, S.; FUGGI, A. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.37, p.1083–1091. 2005.

FREY, S. D.; SIX, J.; ELLIOT, E. T. Reciprocal transfer of carbon and nitrogen by decomposer fungi at the soil–litter interface. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.35, p.1001–1004. 2003

GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I. G. **The Atlantic Forest of South America: biodiversity Status, Threats, and Outlook**. Washington: CABS and Island Press, 2003. p.31–42.

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**, Oxford, v.16, p.1045-1053. 2013.

GARDNER, T.A.; BARLOW, J.; CHAZDON, R. L.; EWERS, R. M.; HARVEY, C. A.; PERES, C. A.; SODHI, N. S. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**. Oxford, v.12, p.561–582. 2009.

GESSNER, M.O.; SWAN, C. M.; DANG, C. K.; MCKIE, B. G.; BARDGETT, R. D; WALL, D. H.; HÄTTENSCHWILER, S. Diversity meets decomposition. **Elsevier**. Amsterdam, v.25, n.6, p.372-380. 2012

GIBSON, L.; LYNAM, A. J.; BRADSHAW, C. J. A.; HE, F.; BICKFORD, D. P.; WOODRUFF, D. S.; BUMRUNGSRI, S.; LAURANCE, W. F. Near-Complete Extinction of Native Small Mammal Fauna 25 Years After Forest Fragmentation. **Science**, Washington, v.341, p.1508-1510. 2013.

- GILAVERT, S.; MONTEIRO, A. L. G.; FERNANDES, M. A. M.; HENTZ, F. SARAIVA, L. C. V. F.; ZAMONER, L. S. F. Fauna edáfica e impacto ambiental do resíduo de moxidectina presente nas fezes de ruminantes. **Revista Brasileira Agrociência**, Pelotas, v.18, n.2-4, p.233-243, 2012
- GOERING, H. K.; VAN SOEST, P. J. Forage fiber analyses: apparatus, reagent, procedures and some applications. **Agriculture Handbook**, Washington: USDA, v.3, p.20-28. 1970.
- GONZÁLEZ, G.; SEASTEDT, T. R. Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. **Ecology**, Washington, DC, v.82, p.955–964. 2001.
- GOSZ, J. R.; LIKENS, G. E.; BORMANN, F.H. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in Hubbard Brook Forest, New Hampshire. **Ecological Monographs**, Durham, v.43, p.173–191, 1973.
- GRADWOHL, J. A.; GREENBERG, R. Search Behavior of the Checker-Throated Antwren Foraging in Aerial Leaf Litter. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Berlin, v.15, p.281-285. 1984.
- GRAY, M. A.; BALDAUF, S. L.; MAYHEW, P. J.; HILL, J. K. The response of avian feeding guilds to tropical forest disturbance. **Conservation Biology**, Washington, DC, v.21, p.133-141. 2007.
- HANDA, T.; AERTS, R.; BERENDSE, F.; BERG, M. P.; BRUDER, A.; BUTENSCHOEN, O.; CHAUVET, E.; GESSNER, M. O.; JABIOL, J. MAKKONEN, M.; MCKIE, B. G.; MALMQVIST, B.; PEETERS, E. T. H. M.; SCHEU, S.; SCHMID, B.; VAN RUIJVEN, J.; VOS, V. C. A.; HÄTTENSWILER, S. Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. **Nature**. London, v.509, p.218 – 221. 2014.
- HALLEY, J. M.; IWASA, Y. Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss. **PNAS**. Boston, v.108, n.6, p.2316–2321. 2011.
- HÄTTENSWILER, S.; JØRGENSEN, H. B. Carbon quality rather than stoichiometry controls. **Journal of Ecology**, Oxford, v.98, p.754–763. 2010.
- HÄTTENSWILER, S.; TIUNOV, A. V.; SCHEU, S. Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Washington, v.36, p.191–218. 2005.
- HÄTTENSWILER, S.; VITOUSEK, P. M. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. **Elsevier**. Amsterdam, v.15, n.6, p.238-243. 2000.
- HAYNES, A. G.; SCHÜTZ, M.; BUCHMANN, N.; PAGE-DUMROESE, D. S.; BUSSE, M. D.; RISCH, A. C. Linkages between grazing history and herbivore exclusion on decomposition rates in mineral soils of subalpine grasslands. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.374, p.579-591. 2014.
- HEPP, L.U.; DELANORA, R.; TREVISAN, A. Compostos secundários durante a decomposição foliar de espécies arbóreas em um riacho do sul do Brasil. **Acta Botânica Brasil**, Belo Horizonte, v.23, p.407–413, 2009.

HÖGBERG, P. ^{15}N natural abundance in soil–plant systems. **New Phytologist**, Oxford, v.137, p.179–203. 1997.

HOBBIE, S. E.; EDDY, W. C.; BUYARSKI, C. R.; ADAIR, E. C.; OGDahl, M. L.; WEISENHORN, P. Response of decomposing litter and its microbial community to multiple forms of nitrogen enrichment. *Ecological Monographs*. **Ecological Society of America**, Washington, DC, v.82, n.3, p.389–405. 2012

HOORENS, B.; AERTS, R.; STROETENGA, M. Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? **Oecologia**, Berlin, v.137, p.578–586. 2003.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2008. Censo Agropecuário de 2008. Disponível em: www.sidra.ibge.gov.br. Acesso em: 20 abr. 2016.

INPE e SOS Mata atlântica. Disponível em < <http://www.sosma.org.br/14622/divulgados-novos-dados-sobre-a-situacao-da-mata-atlantica/>>. Acesso em: 09 ago. 2013.

IRMLER, U. Changes in the fauna and its contribution to mass loss and N release during leaf litter decomposition in two deciduous forests. **Pedobiologia**, Jena, v.44, p.105–118. 2000.

ISELL, F.; CALCAGNO, V.; HECTOR, A.; CONNOLLY, J.; HARPOLE, W. S.; REICH, P. B.; SCHERER-LORENZEN, M.; SCHIMID, B.; TILMAN, D.; VAN RUIJVEN, J.; WEIGELT, A.; WILSEY, B. J.; ZAVALA, E. S.; LOREAU, M. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. **Nature**, Londres, v.77, p.199–202. 2011.

JACKSON, M. L. **Análisis químico de suelos**. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, Nova Jersey. 1964

JOHNSON, C. M.; ULRICH, A. **Analytical methods**. Davies: University of California. (California Agricultural Experiment Station Bulletin). 1959. p.893–906.

JOLY, C. A.; MARTINELLI, L. A. **Composição florística, estrutura e funcionamento da floresta ombrófila densa dos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar**. São Paulo: FAPESP, 2004 8 p. (2º Relatório do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional).

KEYSER, P.; KIRK, T.K.; ZEIKUS, J.G. Lignolytic enzyme of *Phanaerochaete chrysosporium* synthesized in the absence of lignin in response to nitrogen starvation. **Journal of Bacteriology**, Washington, DC, v.135, p.780–797. 1978.

KLOTZBUCHER, T.; KAISER, K.; GUGGENBERGER, G.; GATZEK, C.; KALBITZ, K. A new conceptual model for the fate of lignin in decomposing plant litter. **Ecology**, Washington, DC, v.92, p.1052–1062. 2011.

LALIBERTÉ, E.; ADAIR, E. C.; HOBBIE, S. E. Estimating Litter Decomposition Rate in Single- Pool Models Using Nonlinear Beta Regression. **PLoS ONE**, São Francisco, v.7, p.1–16. 2012.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F. S.; PONS, T. L. **Mineral nutrition**. In: Plant physiological ecology, 2nd ed. Springer, Nova York, p.255–320. 2008.

LAURANCE, S. G. W. Responses of understory rain forest birds to road edges in central Amazonia. **Ecology Application**, Washington, DC, v.14, p.1344-1357. 2004.

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**, Washington, DC, v.25, p.130–150. 1993.

LEWIS, O. T. Biodiversity change and ecosystem function in tropical forests. **Elsevier - Invited views in basic and applied ecology**. Amsterdam, v.10, p.97–102. 2009.

LI, A. O. Y.; NG, L. C. Y.; DUDGEON, D. Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. **Aquatic Science - Springer**. Berlin, v.71, n.1, p.80-93. 2009.

LISANWORK, N.; MICHELSEN, A. Litterfall and nutrient release by decomposition in three plantations compared with a natural forest in the Ethiopian highland. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.65, p.149-164. 1994.

LORENZO, L.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; CASANOVES, F.; OLIVEIRA, A. A. de. Recovering from forest-to-pasture conversion: leaf decomposition in Central Amazonia, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.30, p.93-96, 2014.

LUMMER, D.; SCHEU, S.; BUTENSCHOEN, O. Connecting litter quality, microbial community and nitrogen transfer mechanisms in decomposing litter mixtures. **Oikos**, Copenhagen, v.121, p.1649–1655. 2012

MAAS, B.; KARP, D. S.; BUMRUNGSRI, S.; DARRAS, K.; GONTHIER, D.; HUANG, J. C-C.; LINDELL, C. A.; MAINE, J. J.; MESTRE, L.; MICHEL, N. L.; MORRISON, E. B.; PERFECTO, I.; PHILPOTT, S. M.; ŞEKERCIOĞLU, Ç. H.; SILVA, R. M.; TAYLOR, P. J.; TSCHARNTKE, T.; VAN BAELE, S. A.; WHELAN, C. J.; WILLIAMS-GUILLÉN, K. Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry landscapes. **Biological Reviews**. Cambridge, p. 1-21. 2015.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography** (MPB- 1). Princeton. Princeton University Press. 1967. P. 10-28.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. 2.ed. Piracicaba: Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e do Fosfato, p.319-325. 1997.

MARQUIS, R. J.; WHELAN, C. J. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf chewing insects. **Ecology**, Brooklyn, v.75, p.2007-2014. 1994.

MARTIN, G. The role of small ground-foraging mammals in topsoil health and biodiversity: implications to management and restoration. **Ecological Management Restoration**. Sidney, v.4, p.115-119. 2003.

MARTINELLI, L. A.; OMETTO, J. P. H. B.; FERRAZ, E. S.; VICTORIA, R. L.; CAMARGO, P. B.; MOREIRA, M. Z. **Desvendando Questões Ambientais com Isótopos Estáveis**. Marília: Oficina de textos, 2009, p.23-39.

MARTINS, S. C.; NETO, E. S.; PICCOLO, M de C.; ALMEIDA, D. Q. A.; CAMARGO, P, B, de.; do 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*. **Elsevier**. Amsterdam, v.5, p.106–116. 2015.

MEDEIROS, M. C. M. P. de; MATTOS, I. F. de AGUIAR; KANASHIRO. M. M.; TAMASHIRO, J. Y., AIDAR, M. P. M. Vegetation mapping in an area of Ombrophilous Dense Forest at Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo State, Brazil, and floristic composition of the tree component of some physiognomies. **Hoehnea**, São Paulo, v.39, n.2, p.219-233. 2012.

MEHTA, N.; DINAKARAN, J.; PATEL, S.; LASKAR, A. H.; YADAVA, M. G.; RAMESH, R.; KRISHNAYYA, N. S. R. Changes in litter decomposition and soil organic carbon in a reforested tropical deciduous cover (India). **Ecological Research, Springer**, Berlin, v.28, p.239–248. 2013.

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.189-198. 1989.

MELILLO, J. M.; ABER, J. D.; MURATORE, J. F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. **Ecology**, Brooklyn, v.63, n.3, p.621-626. 1982.

MESQUITA, R. C. G.; WORKMAN, S. W.; NEELY, C. L. Slow decomposition in a Cecropia-dominated secondary forest of Central Amazonia. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.30, p.167–175. 1998.

METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; DIXO, M.; BERNACCI, L. C.; RIBEIRO, M. C.; TEIXEIRA, A. M. G.; PARDINI, R. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological Conservation**, Barking, v.142, p.1166–1177. 2009.

MEYERS, P. A. Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic, and paleoclimatic processes. *Organic Geochemistry*. **Elsevier**. Amsterdam, v.27, p.213–250. 1997.

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

MITTERMEIER, R. A.; MYERS, N.; THOMSEN, J. B.; DA FONSECA, G. A.; OLIVIERI, S. Biodiversity Hotspots and Major Tropical Wilderness Areas: approaches to setting conservation priorities. **Conservation Biology**, Malden, v.12, n.3, p.516-520. 1998.

- RAHMAN, M. M.; TSUKAMOTO, J.; RAHMAN MD. M.; YONEYAMA, A.; MOSTAFA, K. M. Lignin and its effects on litter decomposition in forest ecosystems, **Chemistry and Ecology**, Londres, v.29, p.540-553, 2013.
- MOONEY, K. A.; GRUNER, D. S.; BARBER, N. A.; VAN BAELE, S. A.; PHILPOTT, S. M.; GREENBERG, R. Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, DC, v.107, p.7335-7340. 2010.
- MOOSHAMMER, M.; WANEK, W.; HÄMMERLE, I.; FUCHSLUEGER, L.; HOFHANSL, F.; KNOLTSCH, A.; SCHNECKER, J.; TAKRITI, M.; WATZKA, M.; WILD, B.; KEIBLINGER, K. M.; ZECHMEISTER-BOLTENSTERN, S.; RICHTER, A. Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon: nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling. **Nature communications**. Londres, v.5, p.1-7. 2014.
- MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, Washington, v.32, n.4, p.786-192. 2000.
- MULDER, C. P. H.; KORICHEVA, J.; HUSS-DANELL, K.; HÖGBERG, P.; JOSHI, J. Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. **Ecology Letters**, Oxford, v.2, p.237-246. 1999.
- MUSVOTO, C.; CAMPBELL, B. M.; KIRCHMANN, H. Decomposition and nutrient release from mango and miombo woodland litter in Zimbabwe. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.32, n.8/9, p.1111-1119. 2000.
- MYERS, N. Threatened biotas: 'hotspots' in tropical forests. *Environmentalist*, **Springer**, Berlin, v.8, p.187-208. 1988.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, Londres, v.403, p.853-858. 2000.
- NADELHOFFER, K. J.; FRY, B. Controls on natural nitrogen-15 and carbon-13 abundances in forest soil organic matter. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v. 52, p.1633-1640. 1988.
- NAEEM S.; LOREAU M.; INCHAUSTI P. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. in **Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspective**. Oxford: University of Oxford. 2002. Cap. 1, p.3-11.
- NAXARA, L. **Importância dos corredores ripários para a fauna - pequenos mamíferos em manchas de floresta, matriz do entorno e elementos lineares em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica**. 2008, p 67-89. Dissertação (Mestrado). Universidade de São Paulo, São Paulo. 2008.

- NEWBOLD, T.; SCHARLEMANN, J. P. W.; BUTCHART, S. H. M.; SEKERCIOGLU, C. H.; ALKEMADE, R.; BOOTH, H.; PURVES, D. W. Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, Londres, p. 1-8. Jun. 2013
- NOTTINGHAM, A. T.; WHITAKER, J.; TURNER, B. L.; SALINAS, N.; ZIMMERMANN, M.; MALHI, Y.; MEIR, P. Climate Warming and Soil Carbon in Tropical Forests: Insights from an Elevation Gradient in the Peruvian Andes. **BioScience**. Oxford, v. 65, n.9, p.907. 2015.
- OLIVEIRA FILHO, A. T.; CARVALHO, W. A. C.; MACHADO, E. L. M.; HIGUCHI, P.; APPOLINÁRIO, V.; CASTRO, G. C.; SILVA, A. C.; SANTOS, R. M.; BORGES, L. F.; CORRÊA, B. S.; ALVES, J. M. Dinâmica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1999-2004). **Revista Brasil. De Botânica**, Rio Claro, Brasil, v.30, p.149-161. 2007.
- OLSON, J. S. Energy-storage and balance of producers and decomposers in ecological systems. **Ecology**, Washington, v.44, n.2, p.322-331. 1963.
- OSONO, T.; TAKEDA, H.; AZUMA, J. Carbon isotope dynamics during leaf litter decomposition with reference to lignin fractions. **Ecological Research**, Berlin, v.23, p.51-55. 2008.
- PALM, C. A.; SANCHEZ, P. A. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. **Biotropica**, Washington, DC, v.22, p.330-338. 1990.
- PARSONS, S. A.; CONGDON, R. A. Plant litter decomposition and nutrient cycling in north Queensland tropical rain-forest communities of differing successional status. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.24, p.317-327. 2008.
- PAUSTIAN, K.; PARTON, W.J.; PERSSON, J. Modeling soil organic matter in organic-amended and N-fertilized long-term plots. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v.56, p.476-488. 1992.
- PERES, C. A. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. **Conservation Biology**, Malden, v.15, n.6, p.1490-1505. 2001.
- PEH, K. S. H.; SONKÉ, B.; TAEDOUNG, H.; SÉNÉ, O.; LLOYD, J.; LEWIS, S. L. Investigating diversity dependence of tropical forest litter decomposition: experiments and observations from Central Africa. **Journal of Vegetation Science**, Nova York, v.23, p.223-235. 2012.
- PIÑEIRO, G.; PARUELO, J. M.; OESTERHELD, M.; JOBBAGY, E. G. Pathways of grazing effects on soil organic carbon and nitrogen. *Rangel Ecology Management*, **Elsevier**. Amsterdam, v.63, p.109-119. 2010.
- POLIS, G. A.; HOLT, R. D. Intra guild predation: the dynamics of complex trophic interactions. **Trends in Ecology and Evolution**, Barking, v.3, p.151-154. 1992.

PRESTON, C. M.; TROFYMOW, J. A.; GROUP, C. I. D. E. W. Variability in litter quality and its relationship to litter decay in Canadian forests. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v.78, p.1269–1287. 2000.

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

RAICH, J. W.; AND SCHLESINGER, W. H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. Tellus Series B **Chemical and Physical Meteorology**, Suécia, v.44, p.81–99. 1992.

RIBEIRO, M. C; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, Barking, v.142, p.1141–1153. 2009.

RIES, L.; SISK, T. D. A predictive model of edge effects. **Ecology**, Washington, DC, v.85, p.2917-2926. 2004.

ROY, S.; SINGH, J. S. Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 82, n.3, p.503-509. 1994.

RUBIANO-CARDONA, K.; ARCILA-CARDONA, L. F.; JIMÉNEZ-CARMONA, E.; ARMBRECHT, I. Production, accumulation, and decomposition of leaf litter in a Colombian subandean forest and neighboring areas of restoration. **Boletín científico centro de museos-museo de historia natural**. Colômbia, v.17, n.2, p.47-59. 2013.

RUBINSTEIN, A.; VASCONCELOS, H. L. Leaf-litter decomposition in Amazonian forest fragments. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.21, p.699–702. 2005.

SÃO BERNARDO, C. S.; GALETTI, M. Densidade e tamanho populacional de primatas em um fragmento florestal no Sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Rio Claro, São Paulo, v.21, p.827-832. 2004.

SCHERBER, C.; EISENHAUER, N.; WEISSER, W. W.; SCHMID, B.; VOIGT, W.; FISCHER, M.; SCHULZE, E. D.; ROSCHER, C.; WEIGELT, A.; ALLAN, E.; BEßLER, H.; BONKOWSKI, M.; BUCHMANN, N.; BUSCOT, F.; CLEMENT, L. W.; EBELING, A.; ENGELS, C.; HALLE, S. KERTSCHER, I.; KLEIN, A. M.; KOLLER, R.; KÖNIG, S.; KOWALSKI, E.; KUMMER, V.; KUU, A.; LANGE, M.; LAUTERBACH, D.; MIDDELHOFF, C.; MIGUNOVA, V. D.; MILCU, A.; MÜLLER, R.; PARTSCH, S.; PETERMANN, J. S.; RENKER, S.; ROTTSTOCK, T.; SABAI, A.; SCHEU, S.; SCHUMACHER, J.; TEMPERTON, J. M.; TSCHARNTKE, T. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. **Nature**. Londres, v.468, p. 553-556. 2010.

SETHI, P.; HOWE, H. F. Recruitment of Hornbill-Dispersed Trees in Hunted and Logged Forests of the Indian Eastern Himalaya. **Conservation Biology**, Malden, v.23, n.3, p.710–718. 2009.

- SETZER, J. **Atlas Climático e Ecológico do Estado de São Paulo**. Comissão Interestadual da Bacia Paraná-Uruguai, p.61. 1966.
- SHARAN, G. J.; SINCLAIR, A. R. E.; TURKINGTON, R. Serengeti birds maintain forests by inhibiting seed predators. **Science**. Washington, DC, v.325, p.51. 2009.
- SHEARER, G.B.; KOHL, H. N₂-fixation in field settings: estimations based on natural ¹⁵N abundance. **Functional Plant Biology**, Australia, v.13, p.699-756. 1986.
- SHILENKOVA, O. L.; TIUNOV, A. V. Soil–litter nitrogen transfer and changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in decomposing leaf litter during laboratory incubation. *International Journal of Soil Biology*. . **Pedobiologia**, Jena, v.56, p.147–152. 2013.
- SINGH, J. S.; GUPTA, R. S. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Review*. **Springer**. Berlin, v.43, p.499–528. 1977.
- SILVA, L. L. G.; ALVES, G. C.; RIBEIRO, J. R. A.; URQUIAGA, S. SOUTO, S. M.; FIGUEIREDO, M. V. B. BURITY, H. A. Biological nitrogen fixation in grassland with different cutting intensities. **Archives of Zootechnia**, Equador, v.59, n.225. 2010.
- SOBRINHO, T. G.; PAOLUCCI, L. N.; MUSCARDI, D. C.; MARADINI, A. C.; SILVA, E. A.; SOLAR, R. R. C.; SCHOEREDER, J. H. **Biodiversity and Ecosystem Functioning in Tropical Habitats** — Case Studies and Future Perspectives in Atlantic Rainforest and Cerrado. Madison: Landscapes, 2014. Cap. 3.
- SRIVASTAVA, D. S.; CARDINALE, B. J.; DOWNING, A. L.; DUFFY, J. E.; JOUSEAU, C.; SANKARAN, M.; WRIGHT, J. P. Diversity has stronger top-down than bottom-up effects of decomposition. **Ecology**, Washington, DC, v.90, p.1073-1083. 2009.
- STOTT, D. E.; MARTIN, J. P. Synthesis and degradation of natural and synthetic humic material in soil. In: MacCarthy P, Clapp CE, Malcolm RL, Bloom PR, editors. **Humic substances in soil and crop science**. Madison (WI), v.8, p.37–63. 1990.
- SUGAI, S. F.; SCHIMEL, J. P. Decomposition and biomass incorporation of ¹⁴C-labeled glucose and phenolics in taiga forest floor: effect of substrate quality, successional state, and season. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.25, p.1379–1389. 1993.
- SWIFT, M. J.; HEAL, O. W.; ANDERSON, J. M. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. **Oxford**; Blackwell, v.10, p.372. 1979.
- TALBOT, J. M.; YELLE, D. J.; NOWICK, J.; TRESEDER, K. K. Litter decay rates are determined by lignin chemistry. **Biogeochemistry**, Nova York, v.108, n.1-3, p.279-295. 2012.
- THIBODEAU L, R. P.; CAMIRÉ, C.; MUNSON, A. D. Impact of precommercial thinning in balsam fir stands on soil nitrogen dynamics, microbial biomass, decomposition, and foliar nutrition. **Can J For Res**, Ottawa, v.30, n.2, p.229–238. 2000.
- THOMAS, R. J.; ASAKAWA, N. M. Decomposition of leaf litter from tropical forage grasses and legume. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.25, n.10, p.1351-1361. 1993.

TILMAN, D. An evolutionary approach to ecosystem functioning. **PNAS**, Boston, v.98, n.20, p.10979–10980. 2001.

TORRES, J. L. R.; PEREIRA, M. G.; ANDRIOLI, I.; POLIDORO, J. C.; FABIAN, A. J. Decomposição e liberação de nitrogênio de resíduos culturais de plantas de cobertura em um solo de Cerrado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 29, n. 3, p.609-618, 2005.

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

TROEH, F. R.; THOMPSON, L. M. **Soils and Soil Fertility** 6TH edition. Blackwell Publishing Professional. Bracknell. 2005

UBATUBA- disponível em www.ubatuba.com.br. Acesso em: 8 jun. 2013.

VAN BAEL, S. A. V.; PHILPOTT, S. M.; GREENBERG, R.; BICHER, P.; BARBER, N. A.; MOONEY, K. A.; GRUNER, D. S. Birds as predators in tropical agroforestry systems. **Ecology**, Washington, DC, v.89, p.928–934. 2008.

VAN DER HEIJDEN, M. A. G.; BARDGETT, R. D.; VAN STRAALLEN, N. M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. **Ecology Letters**, Oxford, v.11, p.296-310. 2008.

VESTERDAL, L. Influence of soil type on mass loss and nutrient release from decomposing foliage litter of beech and Norway spruce. **Canadian Journal of Forest Restoration** Ottawa, v.29, p.95–105. 1999.

VIANA, V. M. Conservação da biodiversidade de fragmentos de florestas tropicais em paisagens intensivamente cultivadas. In: VIANA, V. M. **Abordagens interdisciplinares para a conservação da biodiversidade e dinâmica do uso da terra no novo mundo**. Belo Horizonte/ Gainesville: Conservation International do Brasil/Universidade Federal de Minas Gerais/ University of Florida. 1995, p.135-154.

ANAIS II SEMINÁRIO DE RECURSOS HÍDRICOS DA BACIA HIDROGRÁFICA DO PARAÍBA DO SUL: Recuperação de Áreas Degradadas, Serviços Ambientais e Sustentabilidade, 2009. Taubaté, Brasil. **Fragmentos florestais e manejo sustentável em zona de amortecimento do Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Santa Virgínia (SP)**. IPABHi, 2009, p.73-80.

VITOUSEK, P. M.; SANFORD, R. L. Nutrient cycling in moist tropical forest. -**Annual. Ecological System**. Palo Alto, v.17, p.137-167. 1986.

VITOUSEK, P. M.; PETER M. Litterfall, Nutrient Cycling, and Nutrient Limitation in Tropical Forests. **Ecology**, Washington, DC, v.65, n.1, p.285-98. 1984.

VITOUSEK, P. M.; PORDER, S.; HOULTON, B. Z.; CHADWICK, O. A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. **Ecological Applications**, Washington, DC, v.20, p.5–15. 2010.

VOGT, K. A.; GRIER, C. C.; VOGT, D. J. Production, turnover and nutrient dynamics of above- and below ground detritus of world forests. **Advances in Ecological Research**, Amsterdam, v.15, p.303-347. 1986.

WARDLE, D. A. **Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components**. Princeton . Princeton University Press. 2002, p.400.

WILLIS, C. G.; RUHFEL, B.; PRIMACK, R. B.; MILLER-RUSHING, A. J.; DAVIS, C. C. Phylogenetic patterns of species loss in Thoreau's woods are driven by climate change. **PNAS**. Boston, v.105, p.17029–17033. 2008.

WILSON, J. R. Cell wall characteristics in relation to forage digestion by ruminants. **Journal of Agricultural Science**. Cambridge, v.122, p.173–182. 1994.

WOOD, T. G. Field investigations on decomposition of leaves of *Eucalyptus delegatensis* in relation to environmental factors. **Pedobiologia**, Jena, v.14, p.343-371. 1974.

WRIGHT, S. J. Tropical forests in a changing environment. **Trends in Ecology and Evolution**, Barking, v.20, p.553–560. 2005.

XAVIER, D. F.; LÉDO, F. J. S., PACIULLO, D. S. C.; URQUIAGA, S.; ALVES, B. J. R.; BODDEY, R. M. Nitrogen cycling in a *Brachiaria*-based silvopastoral system in the Atlantic forest region of Minas Gerais, Brazil. **Nutrient Cycling Agroecosystems Springer**. Berlin, v.99, p.45–62. 2014.

YANG, H. H.; EFFLAND, M. J.; KIRK, T. K. Factors influencing fungal degradation of lignin in a representative lignocellulosic, thermomechanical pulp. **Biotech Bioengineering**, Nova York, v.22, p.65–77. 1980.

ANEXOS

ANEXO A - Lista de espécies coletadas na floresta primária de Santa Virgínia para a composição da mistura de folhas utilizadas no experimento, de acordo com as localizações das parcelas e subparcelas indicadas pelo projeto temático do programa BIOTA/FAPESP: “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (FAPESP 03/12595-7)

Parcela	Subparcelas	indetific.	Família	Espécie
N	17	N0220	Myrtaceae	<i>Marlierea tomentosa</i>
N	17	N0221	Myrtaceae	<i>Eugenia prasina</i>
N	17	N0222	Myrtaceae	<i>Eugenia cerasiflora</i>
N	17	N0224	Monimiaceae	<i>Mollinedia argyrogyna</i>
N	17	N0225	Sapotaceae	<i>Pouteria caimito</i>
N	17	N0226	Myrtaceae	<i>Marlierea silvatica</i>
N	17	N0227	Annonaceae	<i>Rollinia dolabripetala</i>
N	17	N0228	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>
N	19	N0245	Annonaceae	<i>Guatteria australis</i>
N	19	N0246	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>
N	19	N0247	Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i>
N	19	N0248	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>
N	19	N0249	Lauraceae	<i>Licaria armeniaca</i>
N	19	N0250	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>
N	19	N0251	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum viride</i>
N	19	N0252	Nyctaginaceae	<i>Guapira nitida</i>
N	19	N0253	Lauraceae	<i>Ocotea catharinensis</i>
N	19	N0254	Myrtaceae	<i>Myrciaria floribunda</i>
N	19	N0256	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>
N	19	N0257	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>
N	19	N0258	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>
N	27	N0360	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>
N	27	N0361	Lauraceae	<i>Ocotea catharinensis</i>
N	27	N0362	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>
N	27	N0363	Myrtaceae	<i>Calyptranthes strigipes</i>
N	27	N0364	Myrtaceae	<i>Calyptranthes lucida</i>

ANEXO A - Lista de espécies coletadas na floresta primária de Santa Virgínia para a composição da mistura de folhas utilizadas no experimento, de acordo com as localizações das parcelas e subparcelas indicadas pelo projeto temático do programa BIOTA/FAPESP: “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (FAPESP 03/12595-7)

(continuação)

Parcela	Subparcelas	indetific.	Família	Espécie
N	27	N0365	Myrtaceae	<i>Eugenia batingabranca</i>
N	27	N0366	Myrtaceae	<i>Calypttranthes lucida</i>
N	27	N0367	Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i>
N	27	N0368	Primulaceae	<i>Rapanea hermogenesii</i>
N	27	N0369	Lauraceae	<i>Licaria armeniaca</i>
N	27	N0373	Myrtaceae	<i>Eugenia prasina</i>
N	27	N0374	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>
N	27	N0375	Memecylaceae	<i>Mouriri chamissoana</i>
N	27	N0376	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>
N	27	N0377	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>
N	79	N1168	Dichapetalaceae	<i>Stephanopodium estrellense</i>
N	79	N1179	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>
N	79	N1180	Myrtaceae	<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i>
N	79	N1181	Myrtaceae	<i>Marlierea tomentosa</i>
N	79	N1182	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>
N	79	N1183	Araliaceae	<i>Schefflera calva</i>
N	79	N1184	Lauraceae	<i>Licaria armeniaca</i>
N	79	N1185	Nyctaginaceae	<i>Guapira nitida</i>
N	79	N1186	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>
N	79	N1187	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>
N	79	N1188	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>
N	79	N1190	Myrtaceae	<i>Eugenia prasina</i>
N	79	N1191	Sapotaceae	<i>Pouteria caimito</i>
N	95	N1479	Melastomataceae	<i>Tibouchina pulchra</i>
N	95	N1480	Cyatheaceae	<i>Cyathea delgadii</i>

ANEXO A - Lista de espécies coletadas na floresta primária de Santa Virgínia para a composição da mistura de folhas utilizadas no experimento, de acordo com as localizações das parcelas e subparcelas indicadas pelo projeto temático do programa BIOTA/FAPESP: “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (FAPESP 03/12595-7)

(conclusão)

Parcela	Subparcelas	indetific.	Família	Espécie
N	95	N1481	Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i>
N	95	N1482	Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i>
N	95	N1483	Melastomataceae	<i>Tibouchina pulchra</i>
N	95	N1484	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>
N	95	N1485	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>
N	95	N1486	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>

ANEXO B - Tabela com os valores de F – value e P – value das interações entre espécies, coberturas vegetais (área) e tratamentos (trat.). As interações foram feitas com os resultados da última coleta, com o objetivo de facilitar a compreensão e não avaliar a interferência do tempo

Interações massa remanesc. (%)	F - value	P - value	Interações relação N:P	F - value	P - value
espécie	264.44	0.00	espécie	8.57	0.00
área	78.45	0.00	área	6.24	0.02
trat.	1.20	0.28	trat.	2.32	0.14
espécie: área	7.03	0.00	espécie: área	1.45	0.25
espécie: trat.	1.57	0.22	espécie: trat.	0.03	0.97
área: trat.	1.07	0.31	área: trat.	3.72	0.06
espécie: área: trat.	1.83	0.17	espécie: área: trat.	0.34	0.71
Interações nitrogênio (%)	F - value	P - value	Interações relação lignina:N	F - value	P - value
espécie	102.99	0.00	espécie	3.59	0.04
área	15.52	0.00	área	1.52	0.22
trat.	4.27	0.05	trat.	0.27	0.61
espécie: área	4.51	0.23	espécie: área	1.02	0.37
espécie: trat.	0.32	0.72	espécie: trat.	1.31	0.28
área: trat.	4.08	0.05	área: trat.	1.59	0.21
espécie: área: trat.	0.41	0.66	espécie: área: trat.	0.66	0.52
Interações carbono (%)	F - value	P - value	Interações celulose (%)	F - value	P - value
espécie	44.63	0.00	espécie	7.56	0.00
área	1.25	0.27	área	7.98	0.01
trat.	7.00	0.01	trat.	0.54	0.46
espécie: área	3.60	0.03	espécie: área	4.60	0.02
espécie: trat.	0.69	0.50	espécie: trat.	0.28	0.75
área: trat.	1.11	0.29	área: trat.	1.31	0.26
espécie: área: trat.	0.54	0.58	espécie: área: trat.	0.73	0.49

ANEXO B - Tabela com os valores de F – value e P – value das interações entre espécies, coberturas vegetais (área) e tratamentos (trat.). As interações foram feitas com os resultados da última coleta, com o objetivo de facilitar a compreensão e não avaliar a interferência do tempo

(conclusão)

Interações fósforo (%)			Interações lignina (%)		
	F - value	P - value		F - value	P - value
espécie	5.33	0.00	espécie	2.67	0.08
área	0.82	0.36	área	0.26	0.61
trat.	1.86	0.18	trat.	0.34	0.56
espécie: área	5.33	0.00	espécie: área	0.57	0.57
espécie: trat.	0.15	0.86	espécie: trat.	1.58	0.22
área: trat.	5.17	0.03	área: trat.	1.01	0.32
espécie: área: trat.	0.36	0.69	espécie: área: trat.	0.43	0.65
Interações relação C:N			Interações polifenól (%)		
	F - value	P - value		F - value	P - value
espécie	128.70	0.00	espécie	2.20	0.12
área	36.74	0.00	área	0.53	0.47
trat.	0.62	0.44	trat.	0.15	0.69
espécie: área	14.23	0.00	espécie: área	0.15	0.32
espécie: trat.	1.29	0.29	espécie: trat.	0.05	0.94
área: trat.	1.16	0.28	área: trat.	0.00	0.99
espécie: área: trat.	0.91	0.41	espécie: área: trat.	0.53	0.59