UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO CENTRO DE ENERGIA NUCLEAR NA AGRICULTURA

LUCIANA DELLA COLETTA

Decomposição foliar na Floresta Ombrófila Densa em diferentes altitudes e condições climáticas

Piracicaba 2015

LUCIANA DELLA COLETTA

Decomposição foliar na Floresta Ombrófila Densa em diferentes altitudes e condições climáticas

Versão revisada de acordo com a Resolução CoPGr 6018 de 2011

Tese apresentada ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências

Área de Concentração: Química na Agricultura e Meio Ambiente

Orientador: Prof. Dr. Luiz Antonio Martinelli

Piracicaba 2015 AUTORIZO A DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE

> Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) Seção Técnica de Biblioteca - CENA/USP

Della Coletta, Luciana

Decomposição foliar na Floresta Ombrófila Densa em diferentes altitudes e condições climáticas / Luciana Della Coletta; orientador Luiz Antonio Martinelli. - - versão revisada de acordo com a Resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2015. 93 p. : il.

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Ciências. Área de Concentração: Química na Agricultura e no Ambiente) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo.

1. Carbono 2. Ciclagem de nutrientes 3. Ciclos biogeoquímicos – Mata Atlântica 4. Florestas tropicais 5. Fósforo 6. Lignina 7. Nitrogênio I. Título

CDU 579.266.2:630*18

Aos meus amados avôs por deixar a vida mais doce e feliz, mesmo quando o caminho é difícil. Vô "Mingo" (in memorian) e vó Maria (in memorian) a saudades existe, mas o amor, ensinamentos e exemplos estão dentro de mim para sempre. Vó Irma e Vô Pedro amor que não se explica só se sente, a vida é realmente mais divertida com vocês ao meu lado.

Dedico

A minha família, meus pais, Marcos e Sirlei e meu irmão Rafinha, por tanto amor, carinho, união e ensinamentos. Sem vocês nada seria possível, e eu não sou nada sem vocês.

Ao meu namorado Fernando, pelo amor, companheirismo e cumplicidade em todos os momentos.

Ofereço

AGRADECIMENTOS

Expresso aqui minha gratidão a todos aqueles cuja contribuição direta ou indireta foi de fundamental importância à realização do presente trabalho e indispensável ao contínuo aprendizado e amadurecimento pessoal e profissional.

A meu orientador Luiz Antonio Martinelli (Zebu) que tanto admiro, pela oportunidade, orientação e confiança ao longo de todos esses anos. Obrigada por apostar na minha capacidade, e com isso me permitir enxergar o mundo científico de forma tão interessante.

Aos meus amados pais, por toda a dedicação, carinho e amor sem medida. Obrigada por me ensinarem, me corrigirem, me incentivarem, são meus verdadeiros exemplos.

A meu irmão Rafinha, o meu orgulho, o meu amor. Você é meu exemplo de coragem e humildade.

A toda a minha família (avôs, tios e primos) pelo grande apoio recebido, incentivando-me a estudar e a lutar pelo futuro, vocês são demais.

Ao Prof. Stephan Hättenschwiler (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive – CEFE, França), por me receber em seu departamento e por toda a atenção e ajuda na compreensão do mundo da "decomposição". Agradeço também aos seus alunos e sua equipe, principalmente ao Sylvain Coq que foram de fundamental importância na parte científica.

Ao pesquisador Dr. Jean Pierre Bouillet (ESALQ/USP) e ao Professor Renato Marques (UFPR) que sempre estiveram disponíveis em tirar todas as minhas dúvidas, principalmente na fase inicial do projeto.

Aos Professores Plínio Camargo, Marcelo Moreira e Marisa Piccolo pela convivência e ajudas necessárias no decorrer do projeto.

Ao Programa de Pós-Graduação do Centro de Energia Nuclear na Agricultura – CENA.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP, pela concessão da bolsa de doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CAPES.

Aos administradores no Núcleo Picinguaba, e ao gestor do Núcleo Santa Virgínia, João Paulo Villani por permitir que a pesquisa de campo fosse possível, e por toda a estrutura que os núcleos oferecem.

A Maria Regina Peçanha (Laboratório de Nutrição Animal) pelas análises de fibras.

A Fabiana pela constante ajuda e ensinamentos no laboratório e suas preciosas "dicas" no preparo e análise das amostras. E claro pela amizade e várias risadas durante estes anos.

Aos técnicos, Toninha, Geraldo, pelas análises isotópicas realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica. E ao Edmar pela ajuda fundamental em todos os campos realizados.

A Ju Banderas, que foi minha estagiária e hoje segue como aluna de mestrado. Sua ajuda foi extremamente importante em todas as fases do experimento, e pela sua amizade.

A todos estagiários do Laboratório de Ecologia Isotópica do CENA/USP que de alguma forma me ajudaram durante este projeto, e não foram poucos, todos se mobilizaram para limpar as folhas da serapilheira.

Ao Professor Paulo, pela imensurável ajuda com os dados estatísticos, obrigada pelos ensinamentos e paciência.

A bibliotecária Marília, pela gentil revisão deste trabalho.

As amigas: Bethe, obrigada pelo incentivo, por compartilhar momentos de alegrias e desesperos (como o final de uma tese), mas principalmente por sua amizade de tantos anos. Aline, Gabi e Fabiana pelo apoio, conselhos, por deixar o dia sempre mais leve e alegre. A Joana, Ro "Francesa" e Ro "Inglesa", que mesmo distante, continuam me apoiando, vocês foram fundamentais em seis meses de França, obrigada pela amizade.

A todos os amigos do laboratório de Ecologia Isotópica. Os que já seguiram seu caminho e aos que ainda continuam na luta, obrigada pela convivência diária.

A toda a família Leme Godoy dos Santos pelo carinho e apoio, e principalmente pelos nove sobrinhos que eu ganhei, em especial minha afilhada Bianca, sua alegria me contagia.

Um agradecimento especial ao meu namorado Fernando pelo seu amor, carinho, dedicação, compreensão e muita paciência, meu maior incentivador.

A Deus sobre todas as coisas.

O meu muito obrigada!

"Jamais considere seus estudos uma obrigação, mas uma oportunidade invejável para aprender a conhecer a influência libertadora da beleza do reino do espírito, para seu próprio prazer pessoal e para proveito da comunidade a qual seu futuro trabalho pertencer." (Albert Einstein)

RESUMO

DELLA COLETTA, L. **Decomposição foliar na Floresta Ombrófila Densa em diferentes altitudes e condições climáticas.** 2015. 93 p. Tese (Doutorado) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2015.

A decomposição da serapilheira é um processo fundamental, que influencia o armazenamento de carbono (C) no solo e a disponibilidade de nutrientes para as plantas e os microrganismos, afetando assim a distribuição de espécies em um ecossistema. A Floresta Ombrófila Densa, conhecida popularmente como Mata Atlântica localiza-se ao longo da costa brasileira e é caracterizada pela elevada diversidade e endemismo. Dentre as diversas famílias botânicas presentes neste ecossistema, a família Fabaceae apresenta grande importância, tanto pela sua abundância e ampla distribuição, como por desempenhar um papel importante no ciclo do nitrogênio (N) terrestre. O objetivo deste estudo foi investigar as taxas de decomposição e mudanças na composição inorgânica e orgânica da serapilheira ao longo desse processo em duas fisionomias de florestas (Terras Baixas vs. Montana) localizadas em diferentes altitudes (100 m vs. 1000 m). Levantamentos realizados em diferentes formações vegetais da Floresta Ombrófila Densa ao longo de um gradiente altitudinal indicam diferenças significativas na disponibilidade de N nos solos em diferentes altitudes, além de diferenças contrastantes na temperatura do ar. Essas diferenças podem influenciar na composição das folhas, que por sua vez interfere no processo de decomposição. Os experimentos com litter bags foram instalados no início do período seco e outro no início do período chuvoso, com duração de um ano cada um. As espécies selecionadas para esse estudo pertencem a família Fabaceae (Inga lanceifolia e Swartzia simplex var. grandiflora), e foram comparadas a uma espécie pertencente a família Monimiaceae (Molinedia schottiana). A taxa de decomposição e a degradação da lignina, celulose, hemicelulose e do nitrogênio foram mais rápidos na leguminosa da floresta de Terras Baixas em comparação a não-leguminosa. Por outro lado, não houve diferença nas taxas de decomposição entre I. lanceifolia e M. schottiana da floresta Montana. Mas, comparando a espécie M. schottiana, a não-leguminosa comum nas duas altitudes, esta espécie se decompôs mais rapidamente na floresta de Terras Baixas em relação a Montana. Na floresta de Terras Baixas, não só as temperaturas mais elevadas, mas também as diferentes característica químicas, como o elevado teor de N e a baixa razão C:N na serapilheira da leguminosa podem acelerar os processos de decomposição nesta floresta, além disso, a menor concentração de polifenóis na *M. schottiana* a 100 m comparada a 1000 m de altitude também pode ter favorecido as elevadas taxas de decomposição na floresta de Terras Baixas. Portanto, as características químicas da serapilheira também parecem regular as taxas de decomposição.

Palavras-chave: Mata Atlântica. Decomposição foliar. Leguminosa. Nitrogênio. Lignina. Polifenóis.

ABSTRACT

DELLA COLETTA, L. Leaf Decomposition in Dense Ombrophilous Forest in Different Altitudes and Climate Conditions. 2015. 93 p. Tese (Doutorado) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2015.

Litter decomposition is a fundamental process that affects carbon (C) storage in the soil and nutrients availability for plants and microorganisms, impacting the distribution of species in a given ecosystem. The Dense Ombrophilous Forest, commonly known as Atlantic Forest, is located along the Brazilian coast and characterized by its high diversity and endemism. Among many botanic families existing in this ecosystem, the Fabaceae family has great importance because it is very abundant and well distributed and also plays an important role in the terrestrial nitrogen (N) cycle. The objective of this study was to investigate decomposition rates and changes in inorganic and organic litter composition throughout this process in two forest physiognomies (Lowland vs. Montane) located in different altitudes (100 m vs. 1000 m). Studies realized along an altitudinal gradient in different vegetation formations of Dense Ombrophilous Forest indicate significant differences in N availability in the soil of different altitudes, and contrasting differences in air temperature. These differences can influence leaf decomposition, which interferes in the decomposition process. One of the experiments with litter bags were set at the beginning of the dry season and another at the beginning of the wet season, each one with duration of one year. The species selected for this study belong to the Fabaceae family (Inga lanceifolia and Swartzia simplex var. grandiflora) and were compared to another species of the Monimiaceae family (Molinedia schottiana). The decomposition rates, lignin, cellulose, hemicellulose and nitrogen degradation were faster in legume than non-legume in Lowland forest. On the other hand, there was no difference in decomposition rates between M. schottiana and I. lanceifolia in Montane forest. But, comparing M. schottiana specie, a common non-legume in the two altitudes, this specie decomposed faster in Lowland than Montane forest. In Lowland forest, not only higher temperatures, but also the different chemical characteristics, such as high nitrogen content and low C:N ratio in the legume litter could accelerate the decomposition processes in this forest, in addition, lower polyphenols concentration in M. schottiana in Lowland compared to Montane forest can also favored the high decay rates in Lowland forest. Therefore, the litter chemical characteristics also appear to regulate the decomposition rates.

Keywords: Atlantic forest. Leaf decomposition. Leguminous plant. Nitrogen. Lignin. Polyphenols.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	15
1.1 Objetivos	17
1.2 Hipóteses	17
2 REVISÃO DE LITERATURA	19
2.1 Mata Atlântica	19
2.2 Importância dos estudos sobre decomposição	20
2.3 Fatores que controlam a decomposição	22
3 MATERIAL E MÉTODOS	26
3.1 Descrição das áreas de estudo	26
3.1.1 Núcleo Picinguaba	27
3.1.2 Núcleo Santa Virgínia	28
3.2 Delineamento Amostral	29
3.3 Estimativas das taxas de decomposição	32
3.4 Procedimento para análises químicas e isotópicas	33
3.5 Análises químicas e isotópicas	34
3.6 Modelo de decomposição	35
3.7 Análises Estatísticas	36
4 RESULTADOS	38
4.1 Perda de massa foliar durante a decomposição	38
4.2 Variações de parâmetros ao longo da decomposição	46
4.2.1 Variações nas concentrações de carbono, nitrogênio e fósforo	46
4.2.2 Relações estequiométricas entre C, N e P	51
4.2.3 Variações nas composições isotópicas do carbono (δ^{13} C) e do nitrogênio (δ^{15} N)	55
4.2.4 Variações nas concentrações de compostos orgânicos	58

5 DISCUSSÃO	72
5.1 Perda de massa e os fatores contribuintes	72
5.2 Variações estequiométricas do C, N e P durante a decomposição	76
5.3 Variações na composição isotópica do carbono (δ^{13} C) e do nitrogênio (δ^{15} N)	ao longo da
decomposição	77
6 CONCLUSÕES	80

REFERÊNCIAS

1 INTRODUÇÃO

A decomposição da serapilheira é um processo fundamental, o qual influencia o armazenamento de carbono (C) no solo e a disponibilidade de nutrientes para as plantas e os microrganismos (WARING, 2012), afetando assim a distribuição de espécies em um ecossistema (HOORENS et al., 2003; SWIFT et al., 1979). Esse processo é especialmente relevante em florestas tropicais que são, geralmente, caracterizadas por solos de baixa fertilidade (CUSACK et al., 2009; LAVELLE et al., 1993), garantindo um rápido retorno dos nutrientes da serapilheira ao solo (MONTAGNINI; JORDAN, 2002).

Em vários tipos de ecossistemas, por mais de meio século, os experimentos com *litter bags* vem sendo utilizados para investigar a influência de diversos fatores na velocidade de decomposição e na liberação dos nutrientes (HÄTTENSCHWILER; VITOUSEK, 2000; RIMMERA, 2006). Dentre estes fatores destacam-se, as condições ambientais, a qualidade da serapilheira e a comunidade decompositora (LAVELLE et al., 1993; PARSONS et al., 2014; SWIFT; ANDERSON, 1989; WARING, 2012). E dentre as condições ambientais, destacam-se a temperatura e a pluviosidade, ambas sujeitas a alterações futuras devido ao aumento na atmosfera de gases causadores do efeito estufa (SUPPIAH et al., 2007).

As florestas tropicais são caracterizadas não somente pelo alto número de espécies vegetais, mas também por uma alta heterogeneidade biogeoquímica, com variações acentuadas nas concentrações de nutrientes limitantes como o P e N e também na razão desses nutrientes entre si e em relação ao C (TOWSEND al., 2007).

As leguminosas teriam um papel de destaque neste intricado ciclo do N em florestas tropicais, algumas espécies de leguminosas, através de sua simbiose com bactérias do tipo rizóbia, seriam capazes de adicionar N fixado da atmosfera ao sistema (CLEVELAND et al., 1999; CREWS, 1999; GALLOWAY et al., 2004). Contudo, independente da ocorrência ou não de fixação, estas espécies possuem um papel chave na dinâmica de nutrientes pelo fato de terem concentrações elevadas de N em seus tecidos e baixa razão C:N estimulando o processo de decomposição (CREWS; PEOPLES, 2005; NARDOTO et al., 2008; SIDDIQUE et al., 2008; VITOUSEK et al., 2002). Durante a decomposição dos resíduos vegetais, parte do N liberado é rapidamente assimilado (imobilizado) pela biota do solo. O acúmulo de N inorgânico no solo só vai ocorrer se a quantidade de N liberada pelos resíduos vegetais exceder a quantidade requerida pelos microrganismos (SILVA et al., 2007). Assim, infere-se que as leguminosas, presumivelmente, tenham um papel importante na regulação deste ciclo,

mas devido à escassez de estudos em nível de indivíduos (HEDIN et al., 2009) torna-se difícil propor generalizações sobre seu papel em condições de riqueza ou de escassez de N. Para se entender o complexo ciclo do N em florestas tropicais é fundamental que se aprofunde o conhecimento sobre a fisiologia dessas espécies, e também sobre a decomposição do material vegetal produzido por estes indivíduos.

A Mata Atlântica representa a segunda maior floresta tropical da América do Sul, depois do vasto domínio da Amazônia (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000), e é um dos hotspots de biodiversidade do mundo (MYERS et al., 2000). O domínio da Mata Atlântica abrangia inicialmente uma área de aproximadamente 150 milhões de hectares, dos quais, hoje restam apenas entre 15% (SOS MATA ATLÂNTICA e INPE, 2015). A Mata Atlântica stricto sensu localiza-se ao longo da costa brasileira e é caracterizada pela elevada diversidade e endemismo (MORELATTO; HADDAD, 2000). Algumas evidências preliminares demonstram que a Floresta Ombrófila Densa Montana, situada a 1000 metros de altitude no Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), núcleo Santa Virgínia, é uma floresta que, apesar de estoques de N relativamente elevados em seus solos (MARTINS et al., 2015), os fluxos de transferência de N entre os reservatórios são relativamente baixos e limitados pelas baixas temperaturas (SOUSA NETO et al., 2011). Por outro lado, na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, situadas a 100 metros de altitude no Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Picinguaba, os estoques de N no solo são relativamente mais baixos que no núcleo Santa Virgínia (SOUSA NETO et al., 2011), mas os fluxos de transferência de N entre reservatórios são mais elevados, provavelmente devido às maiores temperaturas (ANDRADE et al., 2010; GROPPO et al., 2010; SOUSA NETO et al., 2011).

Assim, a situação contrastante quanto à dinâmica de N e condições climáticas entre a Floresta Ombrófila Densa Montana e a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas influencia na composição das folhas, que por sua vez interfere no processo de decomposição.

1.1 Objetivos

O objetivo deste estudo foi investigar as taxas de decomposição e mudanças na composição inorgânica e orgânica da serapilheira ao longo desse processo em duas fisionomias de florestas (Terras Baixas *vs.* Montana) localizadas em diferentes altitudes (100 m *vs.* 1000 m), que como descrito anteriormente têm características distintas quando a dinâmica do N, além de diferenças contrastantes na temperatura do ar. As espécies selecionadas para esse estudo pertencem a família Fabaceae (*Inga lanceifolia* e *Swartzia simplex var. grandiflora*), potencialmente fixadoras de nitrogênio e uma espécie não-fixadora pertencente a família Monimiaceae (*Molinedia schottiana*).

1.2 Hipóteses

Mediante o exposto acima, foram formuladas as seguintes hipóteses:

 A decomposição das espécies pertencentes à família Fabaceae é mais rápida pelo fato de possuírem uma baixa razão C:N em suas folhas.

Todas as espécies que possuem concentrações de N maiores que 17,4 mg g⁻¹ e razão C:N menores que 28,7, podem resultar em altas taxas de decomposição, de acordo com Palm (1995). Os padrões de decomposição e liberação de N seriam distintos entre as espécies de leguminosas e não-leguminosas, devido as diferenças na composição foliar quanto as concentrações de N em suas folhas.

 As maiores precipitações e temperatura média do ar acelera o processo de decomposição da serapilheira nas florestas de Terras Baixas em relação à floresta Montana.

Em uma escala global, a temperatura e a precipitação controlaram as taxas de decomposição (AERTS, 1997; MEENTEMEYER, 1978). Powers et al. (2009), observaram um importante efeito da precipitação média anual correlacionado diretamente com a taxa de decomposição. É certo que a decomposição sofre forte influência da temperatura e precipitação em florestas tropicais (PARTON et al., 2007), mas Powers et al. (2009) sugerem que detalhes específicos da região também podem ser necessários para compreender como

esses fatores afetam a decomposição em escalas locais, como é o caso da floresta Ombrófila Densa estudada, caracterizada previamente com o mesmo tipo de solo e por diferenças climáticas distintas entre as Terras Baixas e Montana. Por exemplo, devido as temperaturas mais elevadas, as taxas de decomposição na floresta de Terras Baixas tendem a ser maiores, mas segundo Aerts (1997), a composição química das espécies desta floresta também pode ser determinantes nas taxas de decomposição.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Mata Atlântica

A Mata Atlântica lato sensu (JOLY et al., 1999) ocorre paralelamente ao litoral brasileiro de norte a sul, com algumas incursões no interior, principalmente na região Sul-Sudeste do país, cuja distribuição original abrangia uma área de aproximadamente 1,5 milhões de km², em condições ambientais extremamente heterogêneos (RIBEIRO et al., 2009). Em termos de topografia abrange uma vegetação de planície ao nível do mar, até a vegetação de montanha com mais de 1.500 metros de altitude. Seu alcance é cerca de 30° latitudinal, estendendo em regiões tropicais e subtropicais o que dá a este bioma uma alta variabilidade climática, e o que a torna importante na produção de diferentes composições florestais, dividindo-se em dois grandes grupos: a Floresta Ombrófila Densa, típica da região costeira e das escarpas serranas com alta pluviosidade, chegando a mais de 4000 mm/ano, e a Floresta Estacional Semidecidual, que ocorre no interior, onde a pluviosidade, além de menor, é sazonal, cerca de 1000 mm/ano (CÂMARA, 2003; MORELLATO; HADDAD, 2000). Estas características climáticas combinadas com a grande variedade de altitude favorecem a elevada diversidade e endemismo desta região, incluindo mais de 20.000 espécies de plantas, e mais de 1.500 espécies de vertebrados até agora identificadas (GOERCK, 1997; MITTERMEIER et al., 1999).

A Floresta Ombrófila Densa, na área de domínio da Mata Atlântica, pode ser dividida em quatro faciações ordenadas segundo a hierarquia topográfica, que refletem fisionomias de acordo com as variações das faixas altimétricas e latitudinais (VELOSO; RANGEL FILHO e LIMA, 1991). No estado de São Paulo, na latitude entre 16 e 24 °S temos: 1) Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas - 5 a 50 m de altitude; 2) Floresta Ombrófila Densa Submontana – no sopé da Serra do Mar, com cotas de altitude variando entre 50 e 500 m; 3) Floresta Ombrófila Densa Montana recobrindo a encosta da Serra do Mar propriamente dita, em altitudes que variam de 500 a 1.200 m; 4) Floresta Ombrófila Densa Altimontana – ocorrendo no topo da Serra do Mar, acima dos limites estabelecidos para a formação montana, onde a vegetação praticamente deixa de ser arbórea, pois predominam os campos de altitude.

O bioma de Mata Atlântica, apesar de ser considerado um *hotspot* por ser uma das áreas mais ricas em biodiversidade global (MYERS et al., 2000) encontra-se altamente

degradado por estar inserido em uma região com aproximadamente 125 milhões de pessoas, incluindo grandes áreas metropolitanas como São Paulo e Rio de Janeiro (LAPOLA et al., 2014). Desde a chegada dos navegadores portugueses em 1500, a Mata Atlântica passou por uma série de ciclos, como a extração do pau-brasil e de commodities agrícolas, começando com usinas de açúcar da região Nordeste do país, seguido pelo ciclo do café que se expandiu para a região Sudeste do Brasil até a crise econômica de 1929, como consequência da expansão urbana e da agricultura, que começou há mais de 500 anos atrás.

Segundo a SOS Mata Atlântica e INPE (2015) há 15% de vegetação remanescente da Mata Atlântica, sendo que a maior parte dessa cobertura restante encontra-se altamente fragmentado em toda a paisagem, o que chega a ser um padrão usualmente encontrado na maioria das regiões tropicais, onde mais de 50% das florestas são secundárias ou perturbadas (WRIGHT, 2005). Segundo Ribeiro et al. (2009), a grande maioria dos fragmentos (> 80%) têm menos de 50 ha, e a distância média entre os fragmentos é quase 1,5 km. Apesar das florestas secundárias sustentar uma grande biodiversidade (DEVELEY; MARTENSEN, 2006), esta fragmentação da paisagem que ocorre na Mata Atlântica teve um sério efeito sobre a fauna e flora desse bioma, pois muitas destas espécies necessitam de fragmentos maiores para sobreviver (GARDNER et al., 2007; LAURANCE, 2007).

Nos 500 anos de fragmentação e degradação das formações naturais, as maiores áreas preservadas de Mata Atlântica estão em escarpas da Serra do Mar, que detém 36,5% da vegetação original (RIBEIRO et al., 2009), por não favorecerem os assentamentos humanos e serem impróprias para as práticas agrícolas (JOLY et al., 2012; LAPOLA et al., 2014). A maior porção contínua preservada de Mata Atlântica do Brasil está na região sudeste, sendo que a criação do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), no Estado de São Paulo, através do Decreto Estadual nº 10.251, de 30/08/77 (posteriormente modificado pelos decretos nº 13.313, de 06/03/79 e nº 19.448, de 30/08/82), possibilitou a preservação de grandes áreas de Mata Atlântica do Estado.

2.2 Importância dos estudos sobre decomposição

As florestas tropicais se destacam devido ao seu grande reservatório mundial da biodiversidade (DIRZO; RAVEN, 2003), e estão passando por uma rápida mudança através de um extenso desmatamento (MAYAUX et al., 2005), chamando cada dia mais a atenção da comunidade científica devido ao papel fundamental que estas florestas exercem no ciclo biogeoquímico global (MALHI; WRIGHT, 2004), nas mudanças climáticas

(ou seja, temperaturas mais quentes com umidade mais sazonal) nos próximos anos (SUPPIAH et al., 2007), e na sua relação com as estratégias e mitigações para os modelos de mudanças climáticas (CANADELL; RAUPACH, 2008; GULLISON et al., 2007; MALHI et al., 2008). Portanto, é de extrema importância compreender a influência do ambiente (clima, solo) e sua biologia (composição das espécies de plantas, qualidade química da serapilheira, atividade microbiana do solo) nos padrões de decomposição das florestas tropicais (PARSONS et al., 2014).

Os modelos biogeoquímicos globais, são baseados nas variedades climáticas que regem a fotossíntese e a decomposição (HATTENSCHWILER et al., 2010), por exemplo, a temperatura e a umidade bem como a qualidade da serapilheira são utilizadas como variáveis de entrada para fornecer informações sobre as taxas de decomposição globais (DEL GROSSO et al., 2005; MOORHEAD et al., 1999), e muitos destes estudos se concentram em florestas tropicais (POWERS et al., 2009).

Sabe-se que grande parte destas florestas desenvolvem-se sobre solos altamente intemperizados (SANCHEZ, 1976), pobres em nutrientes que são limitantes para o seu próprio crescimento e produtividade, tais como fósforo (P) (ROY; SINGH, 1994), mas mesmo assim apresentam taxas elevadas de produtividade primária, ciclagem e troca de nutrientes quando comparadas às demais formações florestais (MARTINELLI et al., 1999; VITOUSEK; SANFORD, 1986). Esses padrões indicam que sua sustentabilidade baseia-se na capacidade de reaproveitamento dos nutrientes desses ambientes sendo a decomposição um dos fatores-chave desse sistema (CUSACK, et al., 2009).

A decomposição da serapilheira converte os produtos da fotossíntese em componentes inorgânicos, sendo a primeira fonte de nutrientes e energia para as plantas e microrganismos (PARTON et al., 2007). Nos trópicos, as elevadas temperaturas e precipitações, conduz a uma das mais altas taxas de decomposição na terra dadas as condições abióticas próximas do ideal na maior parte do tempo (ADAIR et al., 2008; PARTON et al., 2007; WIEDER et al., 2009). Este bioma possui uma extraordinária diversidade de espécies, levando a significativas variações das características químicas das folhas em escalas locais e regionais, sendo que tais variações podem influenciar nas taxas de decomposição de cada espécie (CORNWELL et al. 2008, TOWNSEND et al. 2008, WIEDER et al. 2008). Wieder et al. (2009) observaram grandes variações nas taxas de decomposição entre as espécies em todas as zonas climáticas do Ártico aos Trópicos, sendo esta variação uma característica comum dos ecossistemas naturais em todo o mundo.

2.3 Fatores que controlam a decomposição

A decomposição é uma consequência da interação de processos físicos e químicos que ocorrem dentro e fora dos organismos vivos. É um processo complexo, resultante principalmente de três mecanismos: (i) *solubilização* de compostos como os açúcares, aminoácidos e outros compostos lábeis ou que são absorvidos intactos pelos microrganismos do solo; (ii) *fragmentação* por animais do solo, ocorrendo a quebra do material em pedaços menores, o qual aumenta a proporção de massa da serapilheira que seja acessível ao ataque microbiano, e (iii) *alteração química* da matéria orgânica morta como consequência da atividade de bactérias e fungos, embora algumas reações químicas também ocorram espontaneamente no solo sem mediação microbiana. Todos estes processos resultam na produção de CO_2 e nutrientes minerais e um remanescente de compostos orgânicos complexos resistentes à atividade microbiana (CHAPIN III; MATSON e MOONEY, 2002).

Durante a decomposição, a massa da serapilheira diminui exponencialmente (WIDER; LANG, 1982), e pode ser dividida em três fases (Figura 1). Durante a primeira fase, há uma forte degradação dos elementos solúveis e a massa da serapilheira diminui rapidamente dentro de um curto período. A segunda fase ocorre mais lentamente, sob a influência da atividade biológica dos microrganismos, modulada por muitas interações com a fauna do solo, como a fragmentação e alteração química da serapilheira. Finalmente, durante a última fase, a decomposição é muito lenta, e envolve a alteração química da matéria orgânica que é misturado com o solo mineral e a solubilização dos produtos de degradação para as outras camadas do solo (CHAPIN III; MATSON, MOONEY, 2002; BERG; MCCLAUGHERTY, 2008). Este estudo foi concentrado nas fases iniciais do processo (Fase 1 e 2, Figura 1) durante o qual a decomposição pode ser fortemente influenciada por (1) fatores abióticos, como o clima e o solo e (2) a qualidade da matéria orgânica.



Figura 1 – Representação da decomposição foliar ao longo do tempo com os principais constituintes químicos as três principais fases da decomposição e a escala de tempo comumente encontrado em ambientes quentes (tropicais) e frios (ártico). Adaptado de Chapin III, Matson e Mooney (2002).

Em uma escala global, a temperatura e a precipitação controlaram as taxas de decomposição (MEENTEMEYER, 1978; AERTS, 1997), porque a taxa metabólica dos decompositores está diretamente relacionada com a temperatura e a precipitação que influenciam a disponibilidade de água. Portanto, da mesma maneira que a produtividade primária, a decomposição tende a aumentar dos pólos para o equador.

As propriedades do solo também influenciam a decomposição, por exemplo, modulando a disponibilidade de água pelos decompositores. Finalmente, o solo e os fatores climáticos têm um impacto indireto através da sua influência sobre a composição das comunidades vegetais que determinam a qualidade da matéria orgânica (ZHANG et al., 2008).

Lavelle et al. (1993) propuseram um modelo hierárquico, onde em grandes escalas geográficas, o clima influencia a decomposição, de modo que dentro da mesma zona climática, a qualidade da serapilheira tem uma grande influência. A qualidade refere-se diretamente às características físicas ou químicas da serapilheira que melhor se correlacionam com a taxa de decomposição. A serapilheira de boa qualidade geralmente possui um teor elevado de nutrientes, e a sua relação com o carbono (C:N, C:P) é menor comparado a serapilheira de má qualidade. A natureza dos compostos de C pode influenciar a qualidade da serapilheira, por exemplo, uma elevada proporção de compostos estáveis e de difíceis degradação como a lignina geralmente estará associada a uma decomposição mais lenta e, portanto, a uma má qualidade do material (COULIS, 2013).

Os taninos e outros compostos secundários produzidos por plantas também podem retardar a decomposição por ter um efeito inibidor ou tóxico sobre os decompositores (COQ et al., 2010). Finalmente as características físicas, tais como a capacidade de retenção de água ou a dureza, são propriedades da serapilheira que podem afetar significativamente a decomposição (MAKKONEN et al., 2012).

A maioria dos estudos envolvendo experimentos sobre a qualidade da serapilheira são definidos por índices químicos qualitativos, como as razões entre as concentrações de C, N, P, lignina e polifenóis (MELILLO et al., 1982, VANLAUWE et al., 1997), em uma tentativa de prever a decomposição da serapilheira e a liberação dos nutrientes (HÄTTENSCHWILER; VITOUSEK, 2000; RIMMERA, 2006). Os polifenóis são conhecidos por afetar a qualidade da serapilheira, e podem ter um maior efeito sobre as taxas de decomposição que os parâmetros mais frequentemente medidos, como o N ou a lignina (PALM; SANCHEZ, 1991). No entanto, os polifenóis podem interagir com a ciclagem de nutrientes de várias maneiras, além de uma simples correlação negativa entre o teor de polifenóis e a taxa de decomposição. Estas interações podem ser consideradas em dois grupos de mecanismos - os efeitos sobre a atividade dos organismos no solo, e os efeitos físico-químicos sobre os reservatórios e as formas de nutrientes (HÄTTENSCHWILER;VITOUSEK, 2000).

Em nível de ecossistemas, a decomposição é importante por diferentes aspectos, exercem uma influência significativa na dinâmica da matéria orgânica do solo e na ciclagem de nutrientes (BERG; MCCLAUGHERTY, 2008), em um processo complexo mediado por diversos tipos de organismos e dependente de uma série de fatores ambientais e nutricionais, devido à elevada diversidade biológica encontrada nestes ambientes (HOOPER et al., 2005; POWERS et al., 2009; TOWNSEND et al., 2008).

A maioria das pesquisas atribuem ao clima (temperatura, precipitação, evapotranspiração) e a química da serapilheira (química do C e os teores de nutrientes) forte controle nas taxas de decomposição (ADAIR et al., 2008, HOBBIE, 2005; MEENTEMEYER, 1978; MELILLO et al., 1982; SWIFT et al., 1979; ZHANG et al., 2008),

sendo assim em vários ecossistemas, a temperatura, o índice de disponibilidade de água e os índices que representam a qualidade da serapilheira, como a disponibilidade de N, teores de lignina, possuem efeitos nas perdas de massa (AERTS, 1997; GHOLZ et al., 2000; VITOUSEK et al., 1994).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Descrição das áreas de estudo

O Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), com quase 322.000 ha, estende-se da divisa de São Paulo com o Rio de Janeiro, até Itariri no sul do Estado, sendo que grande parte de sua extensão encontram-se em áreas com alta declividade. No seu limite norte, o PESM apresenta uma pequena sobreposição com o Parque Nacional da Serra da Bocaina (JOLY; MARTINELLI, 2004). Devido a sua grande extensão, o PESM é administrado a partir de vários núcleos instalados em áreas de domínio estadual.

Neste estudo, o projeto foi conduzido nos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia (Figura 2), em áreas de Floresta Ombrófila Densa localizados na região do litoral norte do estado de São Paulo.



Figura 2 - Localização dos núcleos Picinguaba (A) e Santa Virgínia (B) do Parque Estadual da Serra do Mar. Escala: 1:6347590

Esta região apresenta diferentes fitofisionomias de acordo com a altitude devido a sua formação montanhosa. A equipe de pesquisa do projeto Biota Gradiente Funcional¹, adotou uma alteração no Sistema de Classificação proposto por Veloso, Rangel Filho e Lima (1991),

¹ O projeto temático BIOTA/FAPESP: "Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar" instalou quatorze parcelas de 1 hectare em diferentes altitudes onde foram feitos estudos fitosociológicos e biogeoquímicos sob a coordenação dos Profs. Drs. Carlos Alfredo Joly e Luiz Antonio Martinelli.

pois no litoral norte do Estado de São Paulo, a floresta que ocorre sobre os solos arenosos da restinga é muito distinta da floresta que ocorre no sopé da serra e encosta (JOLY et al., 2012), ficando assim estabelecido:

Mata de Restinga: uma variação da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, proposto por Veloso, Rangel Filho e Lima (1991), é a formação florestal que ocorre sobre os cordões arenosos do litoral. Altitude: 0 a 50 metros;

Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (FODTB): formação florestal que recobre o sopé da Serra do Mar e ocorre sobre solos originários da sedimentação do material oriundo da erosão de áreas mais elevadas da Serra do Mar. Altitude: 50 a 100 metros;

Floresta Ombrófila Densa Submontana (FODS): formação florestal que recobre as áreas entre 100 e 500 metros de altitude;

Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM): segue a classificação de Veloso, Rangel Filho e Lima (1991), com formações florestais entre 500 e 1.200 metros de altitude.

Neste trabalho, por facilidade, consideramos a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas a 100 m de altitude e a Floresta Ombrófila Densa Montana a 1000 m de altitude, inseridos do Núcleo Picinguaba e Santa Virgínia, respectivamente.

3.1.1 Núcleo Picinguaba

O PESM - Núcleo Picinguaba abrange uma área de cerca de 47.500 ha e está inserido no município de Ubatuba. Este núcleo caracteriza-se por ser a única porção do Parque Estadual da Serra do Mar que atinge a orla marinha (NÚCLEO PICINGUABA, 2010). Consequentemente, o Núcleo apresenta um mosaico vegetacional que inclui formações Pioneiras com Influência Marinha (Dunas); Formações Pioneiras com Influência Fluvial (Caxetal); Formações Pioneiras com Influência Flúvio-Marinha (Mangue), Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Floresta Ombrófila Densa Submontana e Floresta Ombrófila Densa Montana (ASSIS, 1999). Embora se trate de um núcleo administrativo de uma unidade de conservação, vivem no parque comunidades de pescadores e moradores anteriores à sua formação, além da presença de turistas ocasionais serem constante (LADEIRA et al., 2005).

O relevo da região é dominado pela Planície Costeira, passa pelos morros isolados e serras alongadas da Morraria Costeira, atingindo no seu limite interior as escarpas, festonadas ou com espigões digitados, da Serrania Costeira (PONÇANO et al., 1981). As altitudes

variam do nível do mar a 1.340 m. O clima regional é Tropical Úmido (segundo a classificação de Köppen - 1948 - Af ou Cfa, dependendo da intensidade do verão), com uma temperatura média anual de 22°C (EMBRAPA, 2009; SETZER, 1966) elevados índices de umidade relativa do ar (superiores a 85%) e de acordo com as estações meteorológicas do Departamento de Água e Energia do Estado de São Paulo (DAEE-SP), a precipitação média anual histórica (1973-2004), no município de Ubatuba localizado a 220 m de altitude é 3.050 mm. Mesmo nos meses mais secos, junho a agosto, a precipitação média mensal nunca é inferior a 80 mm (TALORA; MORELLATO, 2000).

3.1.2 Núcleo Santa Virgínia

O PESM - Núcleo de Santa Virgínia abrange uma área de cerca de 17.500 ha, onde predomina a Floresta Ombrófila Densa Montana em altitudes que variam de 800 a 1.700 m, (VELOSO; RANGEL FILHO e LIMA, 1991). Nesta região de escarpas e reversos da Serra do Mar, no Planalto de Paraitinga-Paraibuna, o relevo apresenta fortes declividades (24° a 37°). O clima é considerado Subtropical Úmido [Cfa de acordo com a classificação de Köppen (1948)], com temperatura média anual de 17°C (SALEMI, 2009; SETZER, 1966) e a precipitação média anual histórica (1973-2004) no município de Natividade da Serra, próximo ao núcleo, é de aproximadamente 2.300 mm (DAEE – SP). Nos meses mais secos, junho e agosto, a precipitação média mensal nunca é inferior a 60 mm. As temperaturas do ar e do solo são menores, decorrente da altitude mais elevada, e essa região é quase diariamente coberta por uma densa neblina que diminui a irradiação anual, especialmente no inverno (JOLY et al., 2012; SOUSA NETO et al., 2011).

A variação mensal da precipitação e temperaturas médias do ar durante o período do experimento (2012 e 2013) na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Montana encontram-se na Figura 3.



Figura 3 - Precipitação mensal (mm) e temperatura média do ar (°C) na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Montana. Fonte: Dados climáticos de Picinguaba: INPE/CRN/SINDA, e de Santa Virgínia: Instituto Astronômico e Geofísico da Universidade de São Paulo, Professor Humberto Rocha.

3.2 Delineamento amostral

As amostragens foram realizadas em parcelas permanentes de 1 ha estabelecidas pelo projeto temático do programa BIOTA/FAPESP. Neste projeto foram estabelecidos 14 parcelas de 1 ha, onde todas as árvores com diâmetro a altura do peito maior que 5 cm receberam uma placa numerada e foram também identificadas botanicamente.

Neste projeto, as folhas para a composição do experimento de decomposição foram coletadas em uma parcela localizada a 100 m (parcela C do projeto temático) e uma parcela localizada a 1.000 m (parcela N do projeto temático). A formação vegetal das duas fisionomias estudadas é a característica que recobre a Serra do Mar, predominando a presença de Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae e Lauracea (JOLY et al., 2012). As lianas são abundantes nas florestas de Terras Baixas (ALVES et al., 2010), e a Floresta Montana é caracterizada

pela raridade de trepadeiras lenhosas e abundância de epífitas, samambaias e taquaras (bambus), componentes típicos de florestas montanas tropicais (GHAZOUL; SHEIL, 2010).

O local de implantação da parcela N sofreu corte seletivo de madeira e retirada de taquaras por pelo menos 15 anos até meados da década de 70 do século passado, mas cessou quando a área foi anexada ao Parque Estadual da Serra do Mar. Portanto, trata-se de uma floresta secundária que está em processo de regeneração natural por, pelo menos, 30 anos (PADGURSCHI et al., 2011).

Informações sobre a estrutura da vegetação, tipos de rocha e características físicoquímicas do solo na camada superficial das duas áreas encontram-se na Tabela 1.

Tabela 1 – Características referentes aos locais de amostragem na Floresta Ombrófila Densa do Parque Estadual Serra do Mar. Composição do solo a 10 cm de profundidade, no local do experimento. CTC – capacidade de troca catiônica; SB – soma de bases; V – proporção relativa entre soma de bases e capacidade de troca catiônica.

Parâmetros	Floresta de Terras Baixas	Floresta Montana
Biomassa ⁽¹⁾	209 Mg ha ⁻¹	283 Mg ha ⁻¹
Queda de folhas ⁽¹⁾	8,4 Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹	5,5 Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹
Tipo de rochas ⁽²⁾	Granito / gnaisses	Granito / gnaisses
Classificação do solo ⁽²⁾	Cambissolos	Cambissolos
Areia (g kg ⁻¹)	518 ± 13	534 ± 5
Silte (g kg ⁻¹)	86 ± 13	86 ± 5
Argila (g kg ⁻¹)	396 ± 11	$381 \pm 0,5$
pH ⁽³⁾	$3,2 \pm 0,1$	$3,6 \pm 0,04$
$P (mg kg^{-1})$	$16,0 \pm 3,5$	$12,5 \pm 0,8$
N (g kg ⁻¹)	$3,8 \pm 0,8$	$4,6 \pm 0,6$
$C (g kg^{-1})$	$48,0 \pm 13,6$	$61,1 \pm 8,2$
$K (mmol_c.dm^{-3})$	$1,34 \pm 0,3$	$1,44 \pm 0,2$
Ca (mmol _c .dm ⁻³)	< 3	< 3
$Mg (mmol_c.dm^{-3})$	$2,6 \pm 0,6$	$4,0 \pm 1,0$
H+Al (mmol _c .dm ⁻³)	$207,4 \pm 34,4$	$144,0 \pm 13,7$
$CTC (mmol_c kg^{-1})$	$212,9 \pm 35,7$	$151,4 \pm 14,3$
V (%)	$2,6 \pm 0,55$	$5,0 \pm 0,7$
SB (mmol _c kg ⁻¹)	$5,6 \pm 1,7$	$7,6 \pm 0,7$
N-N ₂ O (ng cm ⁻² h ⁻¹) (4)	$3,9 \pm 0,4$	$0,9 \pm 0,2$

Biomassa viva acima do solo - Alves et al. (2010), ⁽²⁾ Martins et al. (2015), ⁽³⁾ pH expresso em CaCl₂; ⁽⁴⁾ Fluxo de Óxido Nitroso (SOUZA-NETO et al., 2011).

Foram realizados dois experimentos de decomposição foliar, o primeiro iniciou-se no período mais seco do ano, em Junho de 2012 e foi encerrado em junho de 2013. O segundo experimento iniciou-se no início do período mais chuvoso do ano, em Novembro de 2012 e foi concluído em Outubro de 2013, com o intuito de investigar o efeito da precipitação e temperatura nas taxas de decomposição.

(1)

Para o confinamento em *litter bags* (bolsas de decomposição), foram escolhidas as espécies mais abundantes em cada parcela nas diferentes altitudes, as espécies de leguminosas: *Inga lanceifolia* (Fabaceae), dominante a 1000 m e *Swartzia simplex var. grandiflora* (Fabaceae), dominante a 100 m, e como espécie arbórea não-leguminosa: *Mollinedia schottiana* (Monimiaceae), dominante a 100 e a 1000 m, e no experimento do período chuvoso foi acrescentado na floresta Montana uma espécie de bambu (*Merostachys neesii*, Poaceae), endêmica da Mata Atlântica (FILGUEIRA et al., 2009). Para a composição dos experimentos iniciado nos períodos secos e chuvosos foram coletadas em Abril e Outubro de 2012, respectivamente, folhas maduras diretamente das árvores (GIESSELMANN et al., 2010), devido a dificuldade de coletar folhas após a sua abscisão na Floresta Ombrófila Densa e da grande quantidade de material foliar exigido nos experimentos de decomposição. Estas folhas foram secas em temperatura ambiente durante quatro semanas. Assim que os *litter bags* foram preenchidos, foi estimada a umidade das folhas utilizando-se a massa fresca de 10 sub-amostras, as quais foram secas em estufa a 60°C até peso constante, desta maneira foi obtida a massa seca inicial de cada *litter bag*.

A perda de massa em cada coleta foi determinada a partir da massa seca inicial menos a massa seca remanescente dentro de cada *litter bag*. No experimento iniciado no período seco, foram estimados para todas as espécies a perda de massa, determinados os conteúdos de C e N, suas respectivas composições isotópicas (δ^{15} N e δ^{13} C), P, os teores de cinzas, polifenóis, celulose, hemicelulose e lignina nas folhas maduras coletadas diretamente das árvores, ou seja, o início do experimento e após 7, 14, 30, 60, 120, 180, 240, 300 e 360 dias de decomposição. Os teores de carboidratos solúveis, e taninos condensados, foram analisados no início do experimento, e aos 30, 120, 240 e 360 dias de decomposição. No segundo experimento (período chuvoso), foram estimadas a perda de massa em todas as espécies, e foram analisados no bambu os conteúdos de C e N, suas respectivas composições isotópicas (δ^{15} N e δ^{13} C), P, os teores de cinzas, polifenóis, celulose, hemicelulose e lignina nas folhas coletadas diretamente das árvores, ou seja, o início do experimento e após 7, 14, 30, 90, 150, 210, 270 e 330 dias de decomposição. Os teores de carboidratos solúveis, e taninos condensados, foram analisados no início do experimento, e aos 30, 90, 210 e 330 dias de decomposição, somente no bambu.

Em relação ao solo, no mês de Abril de 2012, foram coletadas aleatoriamente com trado amostras superficiais de solo (0 a 10 cm) dentro de cada parcela de estudo tanto na floresta de Terras Baixas como na Montana, totalizando dez amostras por altitude. Nestas amostras foram determinados os teores de C, N, P e as características físico-químicas do solo.

3.3 Estimativa das taxas de decomposição

A técnica dos *litter bags* consiste no confinamento de amostras de serapilheira em bolsas. Trata-se de um método de avaliação direto de perda de massa, no qual uma quantidade conhecida de material vegetal é confinada no interior de bolsas, e dispostas na superfície do solo por determinado período de tempo (BÄRLOCHER; GRAÇA, 2005). Segundo Swift (1979), este método pode subestimar a taxa de decomposição por impedir o acesso de macroinvertebrados, alterar o microclima dentro da bolsa (WITKAMP; OLSON, 1963) e reduzir as taxas de colonização e crescimento de fungos (ST. JOHN, 1980), mas apesar das limitações envolvidas, este método é amplamente utilizado, por ser facilmente replicável e relativamente barato (HARMON et al., 1999).

Neste estudo, foram confeccionadas sacolas de tela de náilon (40 x 40 cm), com malha de 2 mm, permitindo o acesso da microfauna (< 0,1 mm) e mesofauna (0,1 – 2,0 mm), segundo a classificação de Swift et al. (1979). Cada *litter bag* foi preenchido com aproximadamente 20 g de material foliar (Figura 4).



Figura 4 - Folhas verdes coletadas e secas em temperatura ambiente; pesadas e *litter bags* preenchidos com o material foliar.

Os *litter bags* foram presos a nove correntes e dispostos sobre o solo, preservando a serapilheira já existente. Cada corrente correspondeu a uma coleta que foi realizada no período seco após 7, 14, 30, 60, 120, 180, 240, 300 e 360 dias (Figura 5) e após 7, 14, 30, 90, 150, 210, 270 e 330 dias de decomposição no período chuvoso. Este segundo experimento não seguiu até os 360 dias de decomposição devido ao adiantado estágio de decomposição do material inserido nos *litter bags*. No experimento iniciado no período mais seco do ano, em cada corrente foram presos 18 *litter bags*, sendo seis *litter bags* preenchidos com a espécie de leguminosa, seis com espécie de não-leguminosa e seis com a mistura das espécies

(leguminosa e não-leguminosa), o qual foi denominado "mix", em proporções iguais, 10g de folhas de leguminosa e 10g de folhas de não-leguminosa. No período chuvoso, o experimento foi instalado da mesma maneira na floresta de Terras Baixas. No experimento da floresta Montana acrescentou-se uma espécie de bambu, *Merostachys neesii*, devido há grande quantidade nesta região (PADGURSCHI et al., 2011). Dessa maneira, cada corrente passou a ter um total de 24 *litter bags*; seis *litter bags* preenchidos com folhas de bambu, seis com leguminosa, seis com não-leguminosa e seis com a mistura das espécies (leguminosa e não-leguminosa).



Figura 5 - Instalação dos *litter bags* na Floresta de Terras Baixas (100 m) (A, B) e na Floresta Montana (1000 m) (C, D).

3.4 Procedimentos para análises químicas e isotópicas

Após as coletas do material foliar em decomposição, os mesmos foram levados ao laboratório, onde foram cuidadosamente limpos com um pincel para a remoção de pequenos detritos. Posteriormente foram secos em estufa a 60°C até atingir peso constante, sendo

depois determinada a massa seca do remanescente dentro de cada *litter bag*. A correção da contaminação mineral do solo no material das bolsas foi realizada através da determinação do teor de cinzas, o qual é considerada a quantidade de material restante nas amostras após 4h em mufla a 450°C, até que toda a matéria orgânica seja queimada. Esta determinação foi feita no Departamento de Ciências Florestais, Laboratório de Ecologia Aplicada (ESALQ/USP).

Todas as amostras vegetais após serem secas foram trituradas em moinho tipo Willye (TE – 648) com malha 32 *mesh* (0,5 mm), a fino pó para a determinação da composição isotópica do N e C (δ^{13} C e δ^{15} N) e as concentrações foliares de N, C, P, razão C:N, N:P e C:P, lignina, celulose, hemicelulose, polifenóis, taninos condensados e carboidratos solúveis.

As amostras de solo foram secas a temperatura ambiente, destorroadas em peneira com malha de 2 mm e passadas pelo quarteador de Jones, para a obtenção de sub-amostras homogeneizadas e pesadas para análise.

3.5 Análises químicas e isotópicas

Para determinação da abundância natural de ¹⁵N (δ^{15} N) e ¹³C (δ^{13} C) e das concentrações de N e C, sub-amostras de 2 a 3 mg do material foliar foram acondicionadas em cápsulas de estanho e introduzidas em um analisador elementar (Carlo Erba modelo 1110, Milão, Itália). Os gases gerados pela combustão foram purificados em uma coluna de cromatografia gasosa e introduzidos diretamente em um espectrômetro de massa, para a determinação das razões isotópicas (IRMS Delta Plus; Finnigan Mat, San Jose, CA, EUA). O padrão "folhas de cana-de-açúcar" foi utilizado como referência para o material foliar.

A abundância natural de δ^{13} C e δ^{15} N é expressa como desvio por mil (‰) em relação a um padrão internacionalmente reconhecido, por meio da equação 1:

$$\delta = (\mathbf{R}_{\text{amostra}} / \mathbf{R}_{\text{padrão}} - 1) \times 1000 \tag{1}$$

onde R é a razão molar ¹⁵N/¹⁴N e ¹³C/¹²C 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 aceitável foi de \pm 0,3%, 0,1%, 0,3‰ e 0,5‰ para o C, N, δ^{13} C e δ^{15} N, respectivamente. Estas análises foram realizadas no Laboratório de Ecologia isotópica (CENA/USP).
A determinação da concentração de P total nas folhas em decomposição seguiu a metodologia proposta por Johnson e Ulrich (1959), onde a concentração de P foi determinada por espectrofotometria utilizando o reativo "metavanadato de amônio + molibdato de amônio" (JACKSON, 1964). Para o P, o erro analítico do equipamento fica em torno de 1%. Estas análises foram realizadas no Laboratório de Fertilidade do Solo (CENA/USP).

Os teores de celulose e hemicelulose foram quantificados pelo método de fibras em detergente neutro (FDN) e em detergente ácido (FDA), e lignina em detergente ácido (LDA) (VAN SOEST, 1964). Os carboidratos solúveis foram extraídos do material com água fervente, mantidos em banho-maria por 30min à 80°C e determinados em fotocolorímetro a 510 nm, usando solução de fenol a 5% e H₂SO₄ concentrado. O padrão utilizado foi glicose 1% (DUBOIS et al., 1956). Para os taninos condensados usou-se reagente butanol-HCl, reagente férrico e leitura da amostra (absorbância 550 nm) em espectrofotômetro (PORTER et al., 1986). Estas análises foram feitas no Laboratório de Nutrição Animal (CENA/USP). Já os teores de polifenóis foram determinados segundo a metodologia de Bärlocher e Graça (2005), e realizadas no Laboratório de Limnologia (Universidade de Brasília - UnB).

O conteúdo absoluto dos nutrientes remanescentes nos *litter bags* foram quantificados como mg de nutriente por g de massa inicial. Esta foi calculada a partir da concentração analítica (mg g^{-1} da massa remanescente) e a % de massa remanescente, como segue a equação 2:

$$mg. g^{-1}MI = mg. g^{-1} MR \times \frac{MR (\% \text{ do inicial})}{100\%}$$
 (2)

onde, MI = Massa Inicial e MR = Massa Remanescente.

3.6 Modelo de decomposição

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 ajustado é o da exponencial negativa simples (OLSON, 1963), segundo a equação 3:

$$X_t = X_0 e^{-kt} \tag{3}$$

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. Mas, uma atenção maior deve ser dada quanto a escolha do modelo matemático que será utilizado na interpretação durante o ciclo da decomposição (HARMON et al., 2009). Mesmo sendo a exponencial negativa simples o modelo mais usado, este não consegue retratar a fase inicial da decomposição onde ocorre uma perda rápida de material (BLAIR et al., 1990; CHEN et al., 2002), por outro lado, ele oferece um bom ajuste de curva para a maioria dos dados em experimentos a curto prazo (HARMON et al., 2009). Se a decomposição segue este modelo exponencial simples, é possível prever padrões temporais em estágios mais avançados da decomposição por extrapolação (HARMON et al., 2009).

O cálculo do tempo necessário para a decomposição de 50% $(T_{0,5})$ e 95% $(T_{0,95})$ foram obtidos através da equações 4 e 5:

$$T_{0.5} = 0.693/k \tag{4}$$

$$T_{0,95} = 3/k$$
 (5)

e a taxa de decomposição anual (k) foi obtida multiplicando o valor de k por 365 dias, correspondente a um ano.

3.7 Análises estatísticas

Diferenças foram testadas através do modelo linear generalizado (general linear models) seguido pelo teste de Tukey HSD, e aplicado para as variáveis dependentes: δ^{15} N, δ^{13} C, C, N, P, C:N, C:P, N:P, lignina, celulose, hemicelulose, polifenóis, carboidratos solúveis e taninos condensados, estes parâmetros foram comparados entre as variáveis independentes: altitude, espécies e tempo de coleta. A interpretação dos resultados deu-se através da comparação entre as espécies *M. schottiana* vs. *S. simplex* a 100 m de altitude, *M. schottiana* vs. *I. lanceifolia* a 1000 m de altitude e entre a *M. schottiana* da floresta de Terras Baixas e *M. schottiana* da floresta Montana. O bambu foi comparado somente entre os tempos de coleta. Os parâmetros, δ^{15} N, C, C:N, N:P, C:P e polifenóis nas espécies *M. schottiana*, *I.*

lanceifolia e *S. simplex* foram transformados (Box-Cox) para evitar possíveis tendências de distribuição, no bambu somente as concentrações de polifenóis seguiram uma distribuição não-normal e foram transformados.

Todas as diferenças a 5% de probabilidade foram tidas como significantes. As análises foram realizadas usando o pacote estatístico STATISTICA versão 12 para Windows (STATSOFT, Inc. 2014).

4 **RESULTADOS**

4.1 Perda de massa foliar durante a decomposição

A taxa decomposição de *S. simplex* no experimento iniciado na chuva foi mais rápida que a taxa de decomposição da mesma espécie do experimento iniciado na seca (Figuras 6 A, 7 A; Tabela 2). Por outro lado, para a espécie *M. schottiana* da floresta de Terras Baixas, a taxa de decomposição no experimento iniciado na chuva foi mais lenta ou igual a taxa de decomposição da *M. schottiana* do experimento iniciado na seca (Figuras 6 A, 7 A; Tabela 2).

Na floresta Montana, a taxa de decomposição em ambas as espécies do experimento iniciado no período chuvoso foi maior em comparação ao período seco, porém não houve diferença nas taxas de decomposição entre *I. lanceifolia* e *M. schottiana* em cada período de estudo (Figuras 6 B, 7 B;Tabela 2).

As taxas de decomposição de *M. schottiana* (comum nas duas altitudes) em ambos os experimentos (chuvoso e seco) foram maiores na floresta de Terras Baixas comparado a Montana (Tabela 2).

Na Floresta Montana, a taxa de decomposição do bambu (*M. neesii*) foi maior em relação a *M. schottiana* e a *I. lanceifolia* (k = 1,82) (Figura 7 A; Tabela 2).

		_	Seca			Chuva		
Lagal	Espécie	k	T _{0,5}	T _{0,95}	k	T _{0,5}	T _{0,95}	
Local		(anos)	(dias)		(anos)	(dias)		
Terras Baixas	S. simplex	2,55	99	429	2,92	87	375	
Terras Baixas	S. simplex (mix)	2,19	115	500	2,55	99	429	
Terras Baixas	M. schottiana	2,19	115	500	1,82	139	600	
Terras Baixas	M. schottiana (mix)	2,19	115	500	2,19	115	600	
Montana	I. lanceifolia	1,1	231	1000	1,46	173	750	
Montana	I.lanceifolia (mix)	1,1	231	1000	1,46	173	750	
Montana	M. schottiana	1,1	231	1000	1,46	173	750	
Montana	M. schottiana (mix)	1,1	231	1000	1,46	173	750	
Montana	M. neesii (bambu)	-	-	-	1,82	139	600	

Tabela 2 – Taxa de decomposição anual (k) e o tempo para decompor 50 e 95% ($T_{0,5}$ e $T_{0,95}$) do material segundo o modelo de Olson (1963) para o período seco e chuvoso na floresta de Terras Baixas (100 m) e Montana (1000 m).



Figura 6 – Massa remanescente foliar nos 360 dias do experimento de decomposição, com início no período seco na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: *Inga lanceifolia* (1000 m) e *Swartzia simplex var. grandiflora* (100 m). Não-leguminosa: *Mollinedia schottian*a (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão; curva exponencial e k = decaimento diário calculado pelo modelo.



Figura 7 - Massa remanescente foliar nos 330 dias do experimento de decomposição, com início no período chuvoso na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: *Inga lanceifolia* (1000 m) e *Swartzia simplex var. grandiflora* (100 m). Não-leguminosa: *Mollinedia schottian*a (100 m e 1000 m). Bambu: *Merostachys neesii* (1000 m). Os valores representam a média ± desviopadrão; curva exponencial e k = decaimento diário calculado pelo modelo.

Como as espécies não decompõem isoladamente em seu ambiente foi testado a influência de uma espécie sobre a outra em *litter bags* com a mistura de leguminosa e não-leguminosa (*S. simplex* vs. *M. schottiana* e *I. lanceifolia* vs. *M. schottiana*), o qual foi denominado "mix". Na Floresta de Terras Baixas a velocidade de decomposição foi maior na leguminosa *S. simplex* (mix) em relação a mesma espécie isolada no *litter bag* (Figura 8 A; Tabela 2). No período chuvoso, para *M. schottiana* o inverso ocorreu e esta espécie se decompôs mais rápido na presença da leguminosa (Figura 9 B; Tabela 2) e não houve diferença nas taxas de decomposição na Floresta Montana entre mix e isoladas (Figuras 10, 11; Tabela 2).



Figura 8 - Massa remanescente foliar nos 360 dias do experimento de decomposição, com início no período seco na floresta de Terras Baixas (100 m). Comparação dos *litter bags* decompostos no "mix" (leguminosa e não-leguminosa) e isoladas. Leguminosa: *Swartzia simplex var. grandiflora* (A) e não-leguminosa: *Mollinedia schottiana* (B). Os valores representam a média ± desvio-padrão; curva exponencial e k = decaimento diário calculado pelo modelo.



Figura 9 - Massa remanescente foliar nos 330 dias do experimento de decomposição, com início no período chuvoso na floresta de Terras Baixas (100 m). Comparação dos *litter bags* decompostos no "mix" (leguminosa e não-leguminosa) e isoladas. Leguminosa: *Swartzia simplex var. grandiflora* (A) e não-leguminosa: *Mollinedia schottiana* (B). Os valores representam a média ± desvio-padrão; curva exponencial e k = decaimento diário calculado pelo modelo.



Figura 10 - Massa remanescente foliar nos 360 dias do experimento de decomposição, com início no período seco na floresta Montana (1000 m). Comparação dos *litter bags* decompostos no "mix" (leguminosa e não-leguminosa) e isoladas. Leguminosa: *Inga lanceifolia* (A) e não-leguminosa: *Mollinedia schottian*a (B). Os valores representam a média \pm desvio-padrão; curva exponencial e k = decaimento diário calculado pelo modelo.



Figura 11 - Massa remanescente foliar nos 330 dias do experimento de decomposição, com início no período chuvoso na floresta de Montana (1000 m). Comparação dos *litter bags* decompostos no "mix" (leguminosa e não-leguminosa) e isoladas. Leguminosa: *Inga lanceifolia* (A) e não-leguminosa: *Mollinedia schottian*a (B). Os valores representam a média \pm desvio-padrão; curva exponencial e k =decaimento diário calculado pelo modelo.

4.2 Variações de parâmetros ao longo da decomposição

4.2.1 Variações nas concentrações de carbono, nitrogênio e fósforo

As variações nas concentrações de C seguiram o mesmo padrão em ambas as espécies da floresta Montana, com um enriquecimento gradativo da concentração ao longo da decomposição (Figura 12 B). Porém, na floresta de Terras Baixas, as variações de C foram irregulares entre as espécies, mas seguiram o mesmo padrão durante todo o experimento, havendo um enriquecimento até os 120 dias de decomposição e após este período houve um empobrecimento até o fim do experimento, com concentrações finais de C menores que as concentrações iniciais (p > 0.05) (Figura 12 A). Apesar da variação irregular nas concentrações de C do bambu ao longo do experimento, a concentração final de C foi menor que a concentração inicial (Figura 13).



Figura 12 - Concentração de carbono (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 360 dias de decomposição na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: *Swartzia simplex var. grandiflora* (100 m) e *Inga lanceifolia* (1000 m) e não-leguminosa: *Mollinedia schottiana* (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.



Figura 13 - Concentração de carbono (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 330 dias de decomposição iniciado no período chuvoso, na floresta Montana (1000m) do bambu (*Merostachys neesii*). Os valores representam a média ± desvio-padrão.

A concentração inicial de N foi maior nas leguminosas (*I. lanceifolia* e *S. simplex*) comparada a não-leguminosa (*M. schottiana*) (p < 0,05). Na floresta de Terras Baixas, houve pouca variação na concentração de N na espécie *S. simplex* durante o período de decomposição, enquanto houve um enriquecimento de N na *M. schottiana*, passando de 28 para aproximadamente 32 mg g⁻¹ (Figura 14 A).

A dinâmica do N foi irregular na floresta Montana, no primeiro mês houve um enriquecimento nos teores de N, e após este período a concentração de N empobreceu de maneira irregular ao longo do tempo, sendo a concentração final comparável a concentração inicial de N para ambas as espécies (Figura 14 B).

Comparando a não-leguminosa *M. schottiana* nas duas altitudes, não houve diferença na concentração inicial de N, mas em média, durante a decomposição, o teor de N foi maior na *M. schottiana* que se decompôs na maior altitude (p < 0.05), principalmente no período entre 30 e 240 dias de decomposição (p < 0.05) (Figura 14 A B).



Figura 14 - Concentração de nitrogênio (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 360 dias de decomposição na floresta de Terras Baixas (100m) (A) e Montana (1000m) (B). Leguminosas: *Swartzia simplex var. grandiflora* (100 m) e *Inga lanceifolia* (1000 m) e não-leguminosa - *Mollinedia schottiana* (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.

Por outro lado, a concentração de N no bambu enriqueceu de forma continua, passando de 26 a aproximadamente 30 mg g⁻¹ no final do experimento (p < 0.05) (Figura 15).



Figura 15 – Concentração de nitrogênio (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 330 dias de decomposição iniciado no período chuvoso, na floresta Montana (1000 m) do bambu (*Merostachys neesii*). Os valores representam a média ± desviopadrão.

Inicialmente, a concentração de P foi maior na não-leguminosa comparado as espécies de leguminosas em ambas as fisionomias florestais (p < 0,05) (Figura 16 A B).

Na floresta de Terras Baixas, enquanto a concentração de P na espécie *M. schottiana* empobreceu ao longo da decomposição, a concentração de P na espécie *S. simplex*, variou de forma distinta ao longo do experimento. Inicialmente houve um enriquecimento de P nos primeiros dois meses, e após este período a concentração de P decaiu até o final, sendo a concentração final de P comparável a inicial (Figura 16 A).

Durante a decomposição, ambas as espécies na floresta Montana empobrecerem em concentração de P até o final do experimento, e a espécie *M. schottiana* se manteve com maiores concentrações em relação a *I. lanceifolia* (p < 0,05) (Figura 16 B).



Figura 16 - Concentração de fósforo (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 360 dias de decomposição na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: *Swartzia simplex var. grandiflora* (100 m) e *Inga lanceifolia* (1000 m) e não-leguminosa - *Mollinedia schottiana* (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.

4.2.2 Relações estequiométricas entre C, N e P

A razão C:N diminuiu ao longo da decomposição, seguindo um padrão similar entre as espécies da floresta de Terras Baixas (Figura 17 A). Por outro lado, a variação na razão C:N foi mais irregular no experimento da floresta Montana. Foi observado primeiramente um decréscimo nos valores de C:N com o decorrer da decomposição, seguido de um aumento na razão C:N até o fim do experimento (Figura 17 B). Na decomposição do bambu, a razão C:N diminuiu ao longo do experimento (Figura 18).



Figura 17 – Razão C:N nas folhas em decomposição, durante 360 dias de decomposição na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: Swartzia simplex var. grandiflora (100 m) e Inga lanceifolia (1000 m) e não-leguminosa - Mollinedia schottiana (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.



Figura 18 – Razão C:N nas folhas em decomposição, durante 330 dias de decomposição iniciado no período chuvoso, na floresta Montana (1000 m) do bambu (*Merostachys neesii*). Os valores representam a média ± desvio-padrão

Claramente, a razão C:P e N:P aumentaram durante a decomposição nas duas espécies na floresta Montana (Figura 19 B). Na floresta de Terras Baixa, além da variação ter sido mais irregular ao longo do experimento, as razões C:P e N:P foram ligeiramente superiores no final do experimento em comparação ao início (Figura19 A). Em média, a razão C:P e N:P nas espécies de leguminosas (*S. simplex* e *I. lanceifolia*) foram maiores no decorrer da decomposição comparadas a não-leguminosa *M. schottiana* nas duas altitudes (p < 0,05) (Figura 19 A B)



Figura 19 - Razão C:P e N:P nas folhas em decomposição, após 360 dias de decomposição na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: Swartzia simplex var. grandiflora (100 m) e Inga lanceifolia (1000 m) e não-leguminosa: Mollinedia schottiana (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.

4.2.3 Variações nas composições isotópicas do carbono (δ^{13} C) e do nitrogênio (δ^{15} N)

As leguminosas *I. lanceifolia* e *S. simplex* tiveram valores mais elevados de δ^{13} C durante a decomposição se comparados a não-leguminosa *M. schottiana* tanto na floresta Montana como de Terras Baixas (p < 0,05) (Figura 20 A B). De uma maneira geral, foi observado um decréscimo nos valores de δ^{13} C com o decorrer da decomposição, seguido de um aumento nos valores de δ^{13} C no final do experimento (Figura 20 A B). Este padrão de variação foi menos acentuado em *I. lanceifolia* (Figura 20 B). Por outro lado, os valores de δ^{13} C das folhas de bambu aumentou durante todo o experimento, atingindo um valor de δ^{13} C cerca de 1‰ maior ao final do experimento (Figura 21).



Figura 20 – Dinâmica temporal da abundância natural do carbono (δ¹³C) durante 360 dias do experimento de decomposição, na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: *Swartzia simplex var. grandiflora* (100 m) e *Inga lanceifolia* (1000 m) e não-leguminosa: *Mollinedia schottiana* (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.



Figura 21 – Dinâmica temporal da abundância natural do carbono (δ^{13} C) durante 330 dias do experimento de decomposição, com início do período chuvoso na floresta Montana (1000 m). Bambu: *Merostachys neesii*. Os valores representam a média \pm desvio-padrão.

Os valores iniciais de δ^{15} N variaram de 1,9‰ (*M. schottiana* e *S. simplex*) a 5,2‰ (*I. lanceifolia*), e foram diferentes entre a leguminosa e não-leguminosa na maior altitude (1000 m) (p < 0,05), sendo a leguminosa mais enriquecida em ¹⁵N (Figura 22 B). Comparando a *M. schottiana* das duas florestas, a que se decompôs na maior altitude apresentou valores médios de δ^{15} N ligeiramente mais elevados em relação a mesma espécie da floresta de Terras Baixas (p < 0,05). Por outro lado, o padrão de decomposição para esta espécie foi semelhante entre as duas altitudes, com valores finais de δ^{15} N semelhantes aos valores iniciais (Figura 22 A B). Na floresta de Terras Baixas, os valores de δ^{15} N de *S. simplex* aumentaram ao longo do processo de decomposição, no final do experimento houve um aumento de aproximadamente 2‰ (Figura 22 A). As variações dos valores de δ^{15} N durante o período de decomposição foram mais complexas na espécie *I. lanceifolia* (Figura 22 B). Houve um aumento de 5‰ nas primeiras duas semanas e um decréscimo irregular a partir de então, com um valor final de δ^{15} N cerca de 1‰ menor que o valor inicial (Figura 22 B).



Tempo (dias)



Figura 22 - Dinâmica temporal da abundância natural do nitrogênio (δ¹⁵N) durante 360 dias do experimento de decomposição, na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: *Swartzia simplex var. grandiflora* (100 m) e *Inga lanceifolia* (1000 m) e não-leguminosa: *Mollinedia schottiana* (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.

O δ^{15} N das folhas de bambu teve um acréscimo no primeiro mês do experimento e após este período decresceram de maneira irregular, porém os valores se mantiveram próximos a 0‰ durante todo o experimento (Figura 23).



Figura 23 – Dinâmica temporal da abundância natural do nitrogênio (δ^{15} N) durante 330 dias do experimento de decomposição, com início do período chuvoso na floresta Montana (1000 m). Bambu: *Merostachys neesii*. Os valores representam a média \pm desvio-padrão.

4.2.4 Variações nas concentrações de compostos orgânicos

Em ambas as altitudes, a concentração inicial de carboidratos solúveis foi maior nas leguminosas (*S. simplex* e *I. lanceifolia*) comparada aos indivíduos de *M. schottiana* (p > 0,05) (Figura 24). Na floresta de Terras Baixas, logo no primeiro mês de decomposição, 98 mg g⁻¹ de carboidratos solúveis foram solubilizados da *S. simplex* e 30 mg g⁻¹ da *M. schottiana* (Figura 24 A). Na floresta Montana, a concentração de carboidratos solúveis foi menor e as espécies *M. schottiana* e *I. lanceifolia* perderam cerca de 20 mg g⁻¹ de carboidratos no primeiro mês de decomposição (Figura 24 B), enquanto no bambu, no início do período chuvoso, foi solubilizado da serapilheira aproximadamente 48 mg g⁻¹ no primeiro mês de decomposição (Figura 25).



Figura 24 – Concentração de carboidratos solúveis nas folhas em decomposição, durante 360 dias do experimento de decomposição na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: *Swartzia simplex var. grandiflora* (100m) e *Inga lanceifolia* (1000m) e não-leguminosa: *Mollinedia schottiana* (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.



Figura 25 – Concentração de carboidratos solúveis nas folhas em decomposição, durante 330 dias do experimento de decomposição, iniciado no período chuvoso na floresta Montana (1000 m). Bambu: *Merostachys neesii*. Os valores representam a média ± desvio-padrão.

Conforme a decomposição avançou, a concentração de lignina enriqueceu nas espécies de não-leguminosa (*M. schottiana*), leguminosas (*I. lanceifolia* e *S. simplex*) (Figura 26) e no bambu (*M. neesii*) (Figura 29). De uma maneira geral, as concentrações de hemicelulose empobreceram nas espécies estudadas, mas houve uma pequena variação na *S. simplex* (Figura 28 A) e no bambu (Figura 31), o mesmo padrão foi seguido pela celulose com exceção da *I. lanceifolia* que enriqueceu ao longo da decomposição (Figura 27 B). Não houve diferença entre a *M. schottiana* da floresta de Terras baixas e Montana para os três parâmetros analisados inicialmente (Figuras 26, 27 e 28).



Figura 26 - Concentração de lignina (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 360 dias de decomposição na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: *Swartzia simplex var. grandiflora* (100 m) e *Inga lanceifolia* (1000 m) e não-leguminosa: *Mollinedia schottiana* (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.





Tempo (dias)

Figura 27 - Concentração de celulose (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 360 dias de decomposição na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: *Swartzia simplex var. grandiflora* (100 m) e *Inga lanceifolia* (1000 m) e não-leguminosa: *Mollinedia schottiana* (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.



Figura 28 - Concentração de hemicelulose (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição durante 360 dias de decomposição na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: Swartzia simplex var. grandiflora (100 m) e Inga lanceifolia (1000 m) e não-leguminosa: Mollinedia schottiana (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.



Figura 29 – Concentração de lignina (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 330 dias de decomposição iniciado no período chuvoso, na floresta Montana (1000 m) do bambu (*Merostachys neesii*). Os valores representam a média ± desvio-padrão.



Figura 30 – Concentração de celulose (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 330 dias de decomposição iniciado no período chuvoso, na floresta Montana (1000 m) do bambu (*Merostachys neesii*). Os valores representam a média ± desvio-padrão.



Figura 31 – Concentração de hemicelulose (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 330 dias de decomposição iniciado no período chuvoso, na floresta Montana (1000 m) do bambu (*Merostachys neesii*). Os valores representam a média ± desvio-padrão.

A lignina, celulose e hemicelulose se degradaram mais rápido na *M. schottiana* que se decompôs a 100 m de altitude comparado a *M. schottiana* a 1000 m. Entre as espécies de uma mesma altitude, estes compostos secundários foram perdidos mais rapidamente na não-leguminosa comparado a leguminosa, com exceção na floresta de Terras Baixas que a celulose seguiu o mesmo tempo de velocidade de degradação nas duas espécies (Tabela 3).

A liberação de N retido na biomassa seguiu o mesmo padrão nas duas espécies da floresta Montana, ao contrário na floresta de Terras Baixas, a degradação do N foi mais rápida na leguminosa (*S. simplex*) comparado a não-leguminosa (*M. schottiana*) (Tabela 3).

Devido aos baixos valores de coeficientes de correlação ($r^2 < 0,5$), não foi possível ajustar a curva de decaimento, segundo o modelo proposto por Olson (1963) para alguns parâmetros e espécies. Por exemplo, não foi possível estimar a taxa de decaimento dos polifenóis nas espécies da floresta Montana e na *S. simplex* da floresta de Terras Baixas e na degradação da lignina e do N para *I. lanceifolia* e *M. neesii* respectivamente. Este fato pode ser explicado devido à rápida solubilização destes componentes no primeiro mês de decomposição, seguido por uma constante perda destes compostos até o fim do experimento (Figura 32).



Figura 32 – Conteúdo absoluto de polifenóis (mg) (A), lignina (B) e nitrogênio (C) durante os 360 dias de decomposição na floresta de Terras Baixas (100 m) e Montana (1000 m), nas espécies: Swartzia simplex var. grandiflora (100 m), Inga lanceifolia (1000 m) e Mollinedia schottiana (100 m e 1000 m). No bambu (Merostachys neesii) o tempo de decomposição foi de 330 dias com início no período chuvoso na floresta Montana (C). Os valores representam a média.

Local	Espécies	\boldsymbol{k} (ano ⁻¹)	T _{0,5} (dias)	r ²
Terras Baixas	Lignina			
	S. simplex	1,5	173	0,96
	M. schottiana	1,8	139	0,9
	Celulose			
	S. simplex	2,6	99	0,94
	M. schottiana	2,6	99	0,92
	Hemicelulose			
	S. simplex	2,9	87	0,89
	M. schottiana	3,65	69	0,83
	Nitrogênio			
	S. simplex	2,55	99	0,89
	M. schottiana	1,82	139	0,83
	Polifenóis			
	S. simplex	-	-	0,13
	M. schottiana	2,19	115	0,71
Montana	Lignina			
	I. lanceifolia	-	-	0,38
	M. schottiana	1,1	231	0,89
	M. neesii	0,7	347	0,83
	Celulose			
	I. lanceifolia	1,1	231	0,89
	M. schottiana	1,5	173	0,9
	M. neesii	2,2	115	0,69
	Hemicelulose			
	I. lanceifolia	1,5	173	0,88
	M. schottiana	2,5	99	0,79
	M. neesii	1,8	139	0,68
	Nitrogênio			
	I. lanceifolia	1,1	231	0,76
	M. schottiana	1,1	231	0,93
	M. neesii	-	-	0,46
	Polifenóis			
	I. lanceifolia	-	-	-0,10
	M. schottiana	-	-	-0,18
	M. neesii	-	-	0,39

Tabela 3 - Tempo de degradação em anos (k), e para decompor 50% ($T_{0,5}$) da lignina, celulose, hemicelulose, nitrogênio e polifenóis nas espécies da floresta de Terras Baixas (100m) e Montana (1000m). r²: ajuste da curva exponencial.

As maiores concentrações iniciais de polifenóis e taninos condensados foram observadas na *I. lanceifolia* e *M. schottiana* da floresta Montana (Figura 33 e 35). As concentrações iniciais de polifenóis também foram maiores nas espécies de leguminosas (*S. simplex* e *I. lanceifolia*) em comparação com a *M. schottiana* de suas respectivas altitudes (p > 0,05) (Figuras 33).

Comparando a *M. schottiana* entre as florestas de Terras Baixas e Montana, a concentração inicial de polifenóis foi maior a 1000 m (p < 0.05) (Figura 33 B), esta diferença também foi observada nas concentrações iniciais de taninos condensados, porém não diferiram entre si (Figura 35).

Durante a decomposição, a dinâmica dos polifenóis foi similar entre as espécies em suas respectivas altitudes. Na floresta Montana, estas concentrações empobreceram com o passar do tempo, porém foram mais inconstantes no final do experimento (Figura 33 B). Diferentemente na floresta de Terras Baixas, estas concentrações empobreceram nos primeiros seis meses de decomposição e após este período enriqueceram chegando a concentrações similares as do início do experimento (Figura 33 A). No bambu houve um empobrecimento ao longo do tempo e foi observada maior concentração inicial comparada as espécies da floresta Montana (Figura 34).

As concentrações de taninos condensados da *S. simplex* e *M. schottiana* seguiram constantes na floresta de Terras Baixas durante todo o experimento de decomposição (Figura 35 A). Na floresta Montana depois de um acentuado empobrecimento no início do experimento, sua dinâmica seguiu constante e com o mesmo padrão entre *I. lanceifolia* e *M. schottiana* (Figura 35 B). No bambu, as concentrações de taninos condensados empobreceram ao longo dos 330 dias de decomposição (Figura 36).





Tempo (dias)

Figura 33 - Concentração de polifenóis (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 360 dias de decomposição na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: Swartzia simplex var. grandiflora (100 m) e Inga lanceifolia (1000 m) e não-leguminosa: Mollinedia schottiana (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.



Figura 34 – Concentração de polifenóis (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 330 dias de decomposição iniciado no período chuvoso, na floresta Montana (1000 m) do bambu (*Merostachys neesii*). Os valores representam a média ± desviopadrão.


Figura 35 - Concentração de taninos condensados (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 360 dias de decomposição na floresta de Terras Baixas (100 m) (A) e Montana (1000 m) (B). Leguminosas: *Swartzia simplex var. grandiflora* (100 m) e *Inga lanceifolia* (1000 m) e não-leguminosa: *Mollinedia schottiana* (100 m e 1000 m). Os valores representam a média ± desvio-padrão.



Figura 36 - Concentração de taninos condensados (mg g⁻¹) nas folhas em decomposição, durante 330 dias de decomposição iniciado no período chuvoso, na floresta Montana (1000 m) do bambu (*Merostachys neesii*). Os valores representam a média ± desvio-padrão.

5 DISCUSSÃO

5.1 Perda de massa e os fatores contribuintes

A perda de massa durante os estágios iniciais da decomposição pode ser influenciada por uma alta taxa de degradação do material solúvel (MCCLAUGHERTY, 1983). Neste estágio inicial a serapilheira fresca pode perder até 5% da sua massa em 24 horas (BERG; MCCLAUGHERTY, 2008). Estes materiais dissolvidos podem ser perdidos da serapilheira, e, posteriormente, sequestrado por húmus ou partículas de argila (BERG; MCCLAUGHERTY, 2008).

Nos primeiros sete dias de decomposição, as espécies da floresta Montana e Terras Baixas nos dois experimentos perderam cerca de 20% da sua massa (Figuras 6, 7, 8, 9, 10 e 11), o que pode ser explicado devido ao uso de folhas verdes ao invés de folhas senescentes. As folhas coletadas antes de sua abscisão foram caracterizadas por alta concentração de carboidratos solúveis (Figuras 24, 25) o qual é facilmente degradado pelos microrganismos do solo (BAUMANN et al., 2011), e baixa relação C:N (Figura 17), diferentemente nas folhas senescentes, onde o teor de N diminui devido a reabsorção dos nutrientes pela planta (AERTS, 1996).

As variações nas taxas de decomposição da serapilheira são causadas por uma série de fatores, mas geralmente envolvem as diferenças entre a qualidade do material foliar, o microclima, as propriedades do solo e composição da comunidade microbiana (GHOLZ et al., 2000; ZHANG et al., 2000). As florestas tropicais são distribuídas em baixa latitude onde a média da precipitação e temperatura anual é elevada, como resultado, a serapilheira é decomposta mais facilmente nessas regiões do que em outras. Por exemplo, Zhang et al. (2008) encontraram valores de *k* em torno de 1,3 ano⁻¹ em regiões tropicais e 0,18 ano⁻¹ em regiões temperadas. Correia e Andrade (1999) calcularam uma variação de 1,1 a 3,3 em regiões tropicais, enquanto na floresta temperada decídua, esse índice variou de 0,4 a 1,3. Os valores encontrados por estes autores em áreas tropicais foi similar aos valores de *k* encontrado neste estudo. Nas espécies da floresta de Terras Baixas, este índice foi maior, enquanto na floresta Montana, os valores de *k* das espécies *I. lanceifolia e M. schottiana* foram menores (Tabela 2) e também próximos aos encontrados por Correia e Andrade (1999) em florestas temperadas. A taxa de decomposição anual do bambu da Floresta Montana (*k* =

1,82) foi maior em relação às outras espécies estudadas na mesma fisionomia (Figura 7; Tabela 2), e superiores aos valores calculados por Tu et al. (2014) em duas áreas de plantações de bambu em região subtropical da China (k = 1,0 ano⁻¹), mas vale ressaltar que neste estudo foram utilizados folhas verdes para todas espécies, diferentemente dos autores acima que utilizaram folhas senescentes.

Quando o foco do estudo sobre decomposição são as florestas tropicais, Powers et al. (2009), observaram um importante efeito da precipitação média anual que foi significantemente correlacionado com a taxa de decomposição. Da mesma forma, Cusack et al. (2009), demonstraram que a decomposição pode ser afetada pelas características climáticas, como a temperatura e a precipitação, em um estudo neotropical. É certo que a decomposição sofre forte influência do clima em florestas tropicais, mas Powers et al. (2009) sugerem que detalhes específicos da região também podem ser necessários para compreender como esses fatores afetam a decomposição em escalas locais, como é o caso da floresta Ombrófila Densa estudada, caracterizada previamente por diferenças climáticas distintas entre as Terras Baixas e a Montana (Figura 3). Por exemplo, as folhas de M. schottiana foram decomposta cada uma em sua floresta de origem, e a M. schottiana se decompôs mais rápido na floresta de Terras Baixas em comparação a Montana (Figura 6 e 7; Tabela 2), esta tendência de certa forma era esperada devido a forte diferença climática nesta região, e as maiores temperaturas na floresta de Terras Baixas pode ter sido um fator importante na determinação das taxas de decomposição desta espécie neste local (MEENTEMEYER, 1978; CORNWELL et al., 2008).

O material vegetal com alto teor de N como nas leguminosas é considerado de alta qualidade e oferecem uma fonte prontamente disponível de N para os microrganismos que decompõem este material e liberam o N rapidamente ao sistema (PALM; SANCHEZ, 1990).

Porém, conforme a serapilheira se decompõe, os níveis de N e lignina enriquecem (Figuras 14 e 29), e este é um fenômeno bem conhecido e estabelecido em estudos de decomposição (BERG; MCCLAUGHERTY, 2008). Houve um enriquecimento de N principalmente na *M. schottiana* da floresta de Terras Baixas durante a decomposição (Figuras 14 A). Tal tendência é fruto da imobilização de N por organismos decompositores (GOSZ et al., 1973), pelo transporte de N do solo para a serapilheira através das hifas de fungos decompositores, o qual é uma fonte disponível de N a partir do exterior do substrato em decomposição (WOOD, 1974; BERG, 1988).

Comparando a leguminosa com a não-leguminosa na floresta Montana, não houve diferença nas taxas de decomposição entre as espécies *I. lanceifolia* e *M. schottiana* $(k = 1,1 \text{ ano}^{-1}, \text{ período seco e } k = 1,46 \text{ ano}^{-1}$ no período chuvoso) (Tabela 2), apesar da concentração de N ser maior na *I. lanceifolia* (Figura 14 B) a degradação deste nutriente seguiu o mesmo padrão nas duas espécies, levando 231 dias para decompor 50% do N da serapilheira (Tabela 3).

As taxas de decomposição diminuem ao longo do tempo se a concentração de lignina for superior a 150 mg g⁻¹ e o conteúdo de polifenóis superiores a 30 mg g⁻¹, associados a teores de N menores que 25 mg g⁻¹ (PALM et al., 2001), indicando imobilização do N pela biomassa microbiana do solo (LEBLANC et al., 2006) durante a decomposição, consequentemente a liberação de nutrientes, como o N, é mais lenta. De acordo com os valores encontrados por Palm et al. (2001), com exceção do N, pode-se aferir, que nas espécies estudadas na floresta Montana tenha ocorrido a imobilização do N e uma liberação mais lenta do N dos resíduos das espécies.

Alguns estudos observaram baixas taxas de decomposição no gênero Inga. Em leguminosas utilizadas em sistemas agroflorestais na região de Mata Atlântica, Duarte et al. (2013) observaram baixa taxa de decomposição para a *Inga subnuda* (k = 1,1 ano⁻¹), e Silva et al. (2008) calcularam o mesmo valor para a Inga semialata em um sistema agropastoril no Rio de Janeiro, o mesmo valor foi calculado para I. lanceifolia no período seco (Figura 6 B; Tabela 2). Resultados similares foram encontrados para *Inga edulis* (k = 0.91 ano⁻¹) no Peru (PALM; SANCHEZ, 1990), e em Porto Rico, La Caro e Rudd (1985) observaram uma decomposição mais rápida na *Inga vera* (k = 1,65 ano⁻¹). Outros autores caracterizaram que o gênero Inga possui baixas taxas de decomposição e, consequentemente, a liberação de nutrientes é inferior ao de outras leguminosas usadas principalmente em sistemas agroflorestais tropicais (LEBLANC et al., 2006; SCHWENDENER et al., 2007). Aparentemente nem todas as espécies de leguminosas decompõe e liberam N rapidamente apesar das altas concentrações de N em suas folhas, comparadas às outras espécies (DUARTE et al., 2013). Portanto, pode ser uma característica do gênero Inga, as menores taxas de decomposição calculadas para a I. lanceifolia, apesar das temperaturas mais baixas na floresta Montana e as elevadas concentrações de lignina e polifenóis serem uma condição importante no controle da decomposição.

Por outro lado, se a comparação for feita entre a *S. simplex* e *M. schottiana* na floresta de Terras Baixas, as taxas de decomposição foram maiores na leguminosa nos dois experimentos realizados em comparação a *M. schottiana* (Tabela 2). Enquanto a perda do

N no decorrer da decomposição também foi mais rápido na *S. simplex*, levando apenas 99 dias para perder 50% do nutriente retido na biomassa, enquanto a *M. schottiana* levou 139 dias (Tabela 3). Porém, apesar das concentrações dos compostos secundários serem menores na *S. simplex*, a degradação da lignina e hemicelulose presente na serapilheira foi mais lento em relação a *M. schottiana* (Tabela 3).

Os únicos compostos que se mostraram diferentes comparando a M. schottiana nas duas altitudes, foram os compostos de defesa. As concentrações iniciais de polifenóis foram elevadas a 1000 m (p < 0,05) (Figura 33 B), e também de taninos condensados (p = 0,07) (Figura 35 B), além de menor perda de N ao longo da decomposição (231 dias para decompor 50% do N), enquanto a M. schottiana decompondo na floresta de Terras Baixas levou 139 dias para perder 50% do N (Tabela 3). A lignina, celulose e hemicelulose seguiram a mesma tendência, sendo mais rápido a degradação destes compostos a 100 m de altitude (Tabela 3). De certa forma, os taninos condensados podem interferir negativamente na decomposição devido à facilidade de formarem complexos com proteínas, o que torna o N indisponível aos microrganismos. Os complexos protegem outros compostos, como a celulose, da decomposição e são resistentes a ação de quase todos os decompositores (BARANTAL et al., 2011; COQ et al., 2010; HÄTTENSCHWILER; VITOUSEK, 2000). A presença de compostos de defesa como os polifenóis e os taninos condensados, conferem resistência ao material vegetal (BARRETOS et al., 2008) e são características das espécies tropicais apresentarem maior abundância e diversidade destes compostos, em comparação as espécies de clima temperado (HALLAM; READ 2006), provavelmente devido a maior vida útil das folhas e das altas taxas de herbivoria (COLEY; BARONE, 1996, HAMILTON et al. 2001).

No bambu, a concentração de polifenóis foi mais elevada inicialmente, enquanto as concentrações de lignina e taninos condensados são menores comparados às outras espécies do experimento, o que pode contribuir para uma rápida decomposição, perdendo 70% de sua massa após 330 dias de decomposição em comparação com a *I. lanceifoli*a e *M. schottiana* (55 e 60%) no experimento do período chuvoso.

Diante disso, pode-se confirmar somente parcialmente a primeira hipótese na qual as leguminosas decompõe mais rapidamente devido a alta qualidade nutricional de suas folhas, pois *S. simplex* se decompôs mais rapidamente que *M. schottiana* na floresta de Terras Baixas. Por outro lado não houve diferença na taxa de decomposição da *I. lanceifolia* e *M. schottiana* na floresta Montana (Tabela 2).

Na floresta de Terras Baixas, não só as temperaturas mais elevadas, mas também as diferentes características químicas, como o elevado teor de N e a baixa razão C:N na serapilheira da leguminosa podem acelerar os processos de decomposição nesta floresta. A menor concentração de polifenóis na *M. schottiana* a 100 m comparada a 1000 m de altitude também pode ter favorecido as elevadas taxas de decomposição na floresta de Terras Baixas. Portanto, a segunda hipótese pode ser confirmada parcialmente, pois as características químicas da serapilheira também parecem regular as taxas de decomposição.

5.2 Variações estequiométricas do C, N e P durante a decomposição

As florestas tropicais normalmente suportam grande diversidade de espécies vegetais, e isto é refletido na alta variedade química encontrada na serapilheira destas florestas (HATTENSCHWILER et al., 2008).

As relações estequiométricas entre C:N:P da serapilheira podem ter um efeito significativo sobre a abundância e a atividade de decompositores que levam a diferentes taxas de decomposição (MELILLO et al., 1982; TAYLOR et al., 1989), por exemplo, a utilização de plantas por herbívoros e decompositores está relacionada com os teores de N e P do material vegetal (CEBRIÁN et al., 1998).

Após uma breve fase de solubilização, durante os estágios iniciais da decomposição geralmente o N é retido em relação à perda de C, e em alguns ecossistemas, isto leva a um aumento da concentração de N, indicativo de importação líquida de N para a serapilheira (STAAF, 1980 a, b), como foi observado principalmente na floresta de Terras Baixas deste experimento (Figura 14 A). A tendência geralmente (TRIPATHI; SINGH, 1992) encontrada é um aumento gradual da concentração de N e concomitante diminuição na relação C:N ao longo do tempo (STAAF, 1980 a, b; VESTERDAL, 1999), como observado na floresta de Terras Baixas (Figuras 14 A e 17 A) e na degradação do bambu (Figuras 15 e 18), mas ao contrário, na floresta Montana, houve um aumento da relação C:N mais próximo ao fim do experimento de decomposição (Figura 17 B). Embora a retenção inicial de N na serapilheira possa ser uma função dos requisitos de um aumento da biomassa dos organismos decomposição pode também ser uma função da imobilização química (MOORE et al., 2006). Por exemplo, o N-amônia pode ser quimicamente fixado na serapilheira e no húmus, que tem

uma afinidade particular com a serapilheira fresca e a serapilheira com baixa concentração de N (AXELSSON; BERG, 1988).

A relação N:P da serapilheira sugere que a dinâmica do N pode influenciar as concentrações de P nas fases iniciais da decomposição (PALM; SANCHEZ, 1990), mas os padrões de liberação de P são mais variáveis, podendo haver perda inicial (MONLEON; CROMACK, 1996; TITUS; MALCOLM, 1999), como ocorreu com as espécies *M. schottiana* (100 m e a 1000 m) e a *I. lanceifolia* (Figura 16) ou retenção (STAAF; BERG, 1982; BERG; LASKOWSKI, 1997), como observado na espécie *S. simplex* da floresta de Terras Baixas, onde a concentração de P aumentou nos primeiros dois meses de decomposição (Figura 16 A) (por exemplo, BARTOS; DEBYLE, 1981; KELLY; BEAUCHAMP, 1987).

Güsewell e Gessner (2009) sugeriram que a razão N:P da serapilheira contribui para determinar a importância relativa dos diferentes microrganismos decompositores. Bactérias necessitam de razões N:P mais estreitas, enquanto os fungos predominam em substratos com alta razão N:P. Essas mudanças na composição da comunidade microbiana provavelmente influenciam a eficiência de retenção do N e do P durante a decomposição. Os mesmos autores verificaram em um experimento com microcosmos, que o número de bactérias foi maior em uma relação N:P de 5, enquanto que o conteúdo de ergosterol dos fungos foi maior em N:P de 15 a 45. As razões N:P do material em decomposição em ambas as florestas foi sempre maior que 15, sugerindo que fungos seriam os principais responsáveis pela degradação da serapilheira (Figura 19).

5.3 Variações na composição isotópica do carbono (δ^{13} C) e do nitrogênio (δ^{15} N) ao longo da decomposição

Houve um aumento no δ^{15} N do material em decomposição na espécie *S. simplex* na floresta de Terras Baixas (Figura 22 A), provavelmente porque os fungos decompositores costumam apresentar valores de δ^{15} N maiores que o substrato que eles estão decompondo (HÖGBERG, 1997), portanto, a colonização massiva por esses fungos, provavelmente, leva à um aumento dos valores de δ^{15} N da massa em decomposição. De qualquer forma, esses altos valores de δ^{15} N excluem qualquer possibilidade de ocorrência de fixação biológica de nitrogênio (FBN) nas espécies de leguminosas e não-leguminosas estudadas nos dois

experimentos realizados (Figura 22), porém os valores de δ^{15} N para a *M. neesii* (bambu) foram mais baixos, próximos a 0‰ (Figura 23), indicativo de FBN (HÖGBERG, 1997; SHEARER et al., 1983). Valores similares de δ^{15} N foram relatados por Gomez (2012) para *M. neesii* nesta mesma região. A FBN no bambu pode ocorrer por meio de bactérias diazotróficas que colonizam as folhas desta espécie, e uma grande diversidade de potenciais bactérias diazotróficas foram detectadas na filosfera da serapilheira de *M. neesii* por Cassetari (2015) e Gomez (2012) na mesma região deste estudo. Nas espécies com capacidade de fixar N atmosférico, a serapilheira é decomposta um pouco (e não significativamente) mais rápido do que as espécies não fixadoras de N (CORNWELL et al., 2008). É provável que o fornecimento de nutrientes do solo venha em maior parte da vegetação via serapilheira do que pelo material de origem (HERRERA, 1985), e possivelmente as folhas de bambu, que são abundantes na floresta Montana, contribuem para o aporte de nutrientes no solo.

Os fatores que afetam a discriminação isotópica do C durante a degradação da serapilheira podem incluir: (1) a retenção preferencial de compostos recalcitrantes empobrecido em ¹³C, como a lignina, diminuindo os valores de δ^{13} C; (2) o uso preferencial do ¹²C na respiração por decompositores, aumentando os valores de δ^{13} C (3) a incorporação de biomassa exógena (4) e a qualidade da serapilheira e os organismos decompositores (AGREN et al., 1996; BALESDENT et al., 1993; NADELHOFFER; FRY, 1988). Isoladamente, os fatores (1) e (2) produzem uma redução ou aumento dos valores de δ^{13} C na serapilheira, respectivamente, já os fatores (3) e (4) podem ter efeitos variáveis dependendo da diferença do conteúdo entre o ¹³C da serapilheira e do solo ao redor (fator 3) ou entre a qualidade da serapilheira e a dinâmica microbiana (fator 4) (CONNIN; FENG; VIRGINIA, 2001).

Com o avanço da degradação da serapilheira, a proporção de lignina nos resíduos geralmente aumenta como foi o caso desse estudo (Figura 26). Consequentemente, o valor de δ^{13} C da serapilheira em decomposição tenderia a decrescer (MELILLO et al., 1982, 1989). Neste estudo, os valores de δ^{13} C apesar de variáveis, foram mais negativos na *M. schottiana* das duas altitudes (Figuras 20). A concentração inicial de lignina na *S. simplex* foi menor em relação a *M. schottiana* a 100 m de altitude, deixando o substrato da leguminosa mais enriquecido em ¹³C ao longo da degradação da serapilheira (Figura 20 A), assim como ocorreu com o bambu no período chuvoso, com concentrações menores de lignina, e o substrato mais enriquecido em ¹³C ao longo do tempo (Figura 21). Agren et al. (1996) propuseram que os valores de δ^{13} C ao longo do tempo, enquanto aqueles devido aos

decompositores levariam a um aumento nestes valores. A combinação destes efeitos podem produzir padrões variáveis de discriminação do ¹³C como uma função do grau de decomposição, e a qualidade inicial da serapilheira é o determinante mais forte de discriminação do ¹³C (AGREN et al., 1996).

6 CONCLUSÕES

A taxa de decomposição e a degradação da lignina, celulose, hemicelulose e do nitrogênio foram mais rápidos na leguminosa em comparação a não-leguminosa da floresta de Terras Baixas. Por outro lado, não houve diferença nas taxas de decomposição entre *I. lanceifolia* e *M. schottiana* da floresta Montana. Mas, comparando a espécie *M. schottiana*, a não-leguminosa comum nas duas altitudes, esta espécie se decompôs mais rapidamente na floresta de Terras Baixas em relação a Montana.

Na floresta de Terras Baixas, não só as temperaturas mais elevadas, mas também as diferentes características químicas, como o elevado teor de N e a baixa razão C:N na serapilheira da leguminosa podem acelerar os processos de decomposição nesta floresta, além disso, a menor concentração de polifenóis na *M. schottiana* a 100 m comparada a 1000 m de altitude também pode ter favorecido as elevadas taxas de decomposição na floresta de Terras Baixas. Portanto, as características químicas da serapilheira também parecem regular as taxas de decomposição nestas duas fisionomias florestais.

A decomposição em florestas tropicais é regulada pelas características climáticas, principalmente temperatura e precipitação, portanto qualquer mudança nas condições climáticas nestas regiões pode resultar em mudanças significativas nas taxas de decomposição deste bioma. Por isso, estudos que definem os padrões e o comportamento da decomposição em regiões prioritárias de conservação, como a Mata Atlântica são de fundamental importância.

REFERÊNCIAS

ADAIR, E. C.; PARTON, W. J.; DEL GROSSO, S. J.; SILVER, W. L.; HARMON, M. E.; HALL, S. A.; BURKE, I. C.; HART, S. C. Simple three-pool model accurately describes patterns of long-term litter decomposition in diverse climates. **Global Change Biology**, Oxford, v. 14, p. 2636-2660, 2008.

AERTS, R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? **Journal of Ecology**, Oxford, v. 84, p. 597-608, 1996.

AERTS, R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. **Oikos**, Copenhagen, v. 79, p. 439-449, 1997.

AGREN, G. I.; BOSSATTA, E.; BALESDENT, J. Isotope discrimination during decomposition of organic matter: a theoretical analysis. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v. 60, p. 1121-1126, 1996.

ALVES, L. F.; VIEIRA, S. A.; SCARANELLO, M. A.; CAMARGO, P. B.; SANTOS, F. A. M.; JOLY, C. A.; MARTINELLI, L. A. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical moist forest (Brazil). Forest Ecology and Management, Amsterdam, v. 260, p. 679–691, 2010.

ANDRADE, T. N. B.; CAMARGO, P. B.; SILVA, D. M. L.; PICCOLO, M. C.; VIEIRA, S. A.; ALVES, L. F.; JOLY, C. A.; MARTINELLI, L. A. Dynamics of dissolved forms of carbon and inorganic nitrogen in small watersheds of the coastal Atlantic Forest in southeast Brazil. **Water, Air and Soil Pollution**, Dordrecht, v. 214, p. 393-408, 2010. Doi: 10.1007/s11270-010-0431-z. 2010.

ASSIS, M. A. Florística e caracterização das comunidades vegetais da Planície Costeira de Picinguaba, Ubatuba/SP. 1999. 248 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1999.

AXELSSON, G.; BER, G. B. Fixation of ammonia (¹⁵N) to *Pinus sylvestris* needle litter in different stages of decomposition. **Scandinavian Journal of Forest Research**, Stockholm, v. 3, p. 273–279, 1988.

BALESDENT, J.; GIRARDIN, C.; MARIOTTI, A. Site-related ¹³C of tree leaves and soil organic matter in a temperate forest. **Ecology**, Washington, DC, v. 74, p. 1713-1721, 1993.

BARANTAL, S.; ROY, J.; FROMIN, N.; SCHIMANN, H.; HÄTTENSCHWILER, S. Longterm presence of tree species but not chemical diversity affect litter mixture effects on decomposition in a Neotropical rainforest. **Oecologia**, Berlin, v. 167, n. 1, p. 241-251, 2011.

BÄRLOCHER, F.; GRAÇA, M. A. S. Total phenolics. In: GRAÇA, M. A. S.; BÄRLOCHER, F. E.; GESSNER, M. O. **Methods to study litter decomposition**: a practical guide. Berlin: Springer, 2005. p. 97-100.

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

BARTOS, D. L.; DEBYLE, N. V. Quantity, decomposition, and nutrient dynamics of aspen litter fall in Utah. Forest Science, Bethesda, v. 27, p. 381–390, 1981.

BAUMANN, K.; MARSCHNER, P.; SNERNIK, R. J.; BALDOCK, J. A. Microbial community structure and residue chemistry during decomposition of shoots and roots of young and mature wheat (*Triticum aestivum* L.) in sand. **European Journal of Soil Science**, Oxford, v. 62, n. 5, p. 666-675, 2011.

BERG, B.; SODERSTROM, B. Fungal biomass and nitrogen in decomposing Scots pine needle litter. Soil Biology & Biochemistry, Oxford, v. 11, p. 339–341, 1979.

BERG, B. Dynamics of nitrogen (¹⁵N) in decomposing Scots pine (*Pinus silvestris L.*) needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest VI. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 66, p. 1539-1546, 1988.

BERG, B.; LASKOWSKI, R. Changes in nutrient concentrations and nutrient release in decomposing needle litter in monocultural systems of *Pinus contorta* and *Pinus sylvestris* – a comparison and synthesis. **Scandinavian Journal of Forest Research**, Stockholm, v. 12, p. 113–21, 1997.

BERG, B.; MCCLAUGHERTY, C. **Plant litter**: decomposition, humus formation, carbon sequestration. Berlin: Springer, 2008. 336 p.

BLAIR, J. M.; PARMELEE, R. W.; BEARE, M. H. Decay rates, nitrogen fluxes, and decomposer communities of single- and mixed species foliar litter. **Ecology**, Washington, DC, v. 71, p. 1976–1985, 1990.

CÂMARA, I. G. Brief history of conservation in the Atlantic Forest. In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I. G. (Ed.). **The Atlantic Forest of South America**: biodiversity status, threats, and outlook. Washington, dc: Island Press, 2003. p. 31-42.

CANADELL, J. G.; RAUPACH, M. R. Managing forests for climate change mitigation. **Science**, Washington, DC, v. 320, p. 1456–1457, 2008.

CASSETARI, A. S. **Fixação biológica de nitrogênio em cana-de-açúcar inoculado com bactérias diazotróficas**. 2015. 161 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2015.

CEBRIÁN, J.; WILLIAMS, M.; MCCLELLAND, J.; VALIELA, I. The dependence of heterotrophic consumption and C accumulation on autotrophic nutrient content in ecosystems. **Ecology Letters**, Oxford, v. 1, p. 165-170, 1998.

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

CHEN, H.; HARMON, M. E.; SEXTON, J.; FASTH, B. Fine root decomposition and N dynamics in coniferous forests of the Pacific Northwest of USA. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 32, p. 320-331, 2002.

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

COLEY, P.; BARONE, J. Herbivory and plant defenses in tropical forests. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, Palo Alto, v. 27, p. 305–335, 1996.

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

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

CORREIA, M. E. F.; ANDRADE, A. G. Formação de serapilheira e ciclagem de nutrientes. In: SANTOS, G. A.; CAMARGO, F. A. O. (Ed). **Fundamentos da matéria orgânica do solo: ecossistemas tropicais e subtropicais.** Porto Alegre, Gênesis, 1999. p. 197-225.

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.

COULIS, M. Impacts des changements climatiques sur les organismes du sol (macrofaune, microorganismes) et la décomposition des litières en région méditerranéenne. 2013. 186 f. Thèse. Montpellier: Université de Montpellier, 2013.

CREWS, T. E. The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: Evolutionary vs ecological considerations. **Biogeochemistry**, The Hague, v. 46, p. 233-246, 1999.

CREWS, T. E.; PEOPLES, M. B. Can the synchrony of nitrogen supply and crop demand be improved in legume and fertilizer-based agroecosystems? **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, Berlin, v. 72, p. 101-120, 2005.

CUSACK, D. F.; CHOU, W. W.; YANG, W. H.; HARMON, M. E.; SILVER, W. L.; THE LIDET TEAM. Controls on long-term root and leaf litter decomposition in Neotropical forests. **Global Change Biology**, Oxford, v. 15, p. 1339–1355, 2009.

DEL GROSSO, S. J.; PARTON, W. J.; MOSIER, A. R.; HOLLAND, E. A.; PENDALL, E.; SCHIMEL, D. S.; OJIMA, D. S. Modeling soil CO_2 emissions from ecosystems. **Biogeochemistry**, The Hague, v. 73, p. 71–91, 2005.

DEVELEY, P. F.; MARTENSEN, A. C. As aves da Reserva Florestal do Morro Grande (Cotia, SP). **Biota Neotropica**, Campinas, v. 6, n. 2, 2006. Disponível em: http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00706022006>

DIRZO, R.; RAVEN, P. H. Global state of biodiversity and loss. Annual Review of Environment and Resources, Palo Alto, v. 28, p. 137–167, 2003.

DUARTE, E. M. G.; CARDOSO, I. M.; STIJNEN, T.; MENDONÇA, M. A. F. C.; COELHO, M. S.; CANTARUTTI, R. B.; KUYPER, T. W.; VILLANI, E. M. A.; MENDONÇA, E. S. Decomposition and nutrient release in leaves of Atlantic Rainforest tree species used in agroforestry systems. **Agroforestry Systems**, Berlin, v. 87, p. 835–847, 2013.

DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. A.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, Washington, DC, v. 28, p. 350-356, 1956.

EMBRAPA. **Banco de dados climáticos do Brasil**. Campinas: Embrapa Monitoramento por Satélite, 2009. http://www.bdclima.cnpm.embrapa.br/. Acesso em: 31 jan. 2012.

FILGUEIRAS, T. S.; SHIRASUNA, R.T. Redescoberta de espécies presumivelmente extintas de Poaceae da Flora de São Paulo, Brasil. **Hoehnea**, vol. 36, n. 3, p. 507-509, 2009.

GALLOWAY, J. N.; DENTENER, F. J.; CAPONE, D. G.; BOYER, E. W.; HOWARTH, R. W.; SEITZINGER, S. P.; ASNER, G. P.; CLEVELAND, C. C.; GREEN, P. A.; HOLLAND, E. A.; KARL, D. M.; MICHAELS, A. F.; PORTER, J. H.; TOWNSEND, A. R.; VOROSMARTY, C. J. Nitrogen cycles: past, present, and future. **Biogeochemistry**, The Hague, v. 70, p. 153–226, 2004.

GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; PARRY, L. W.; PERES, C. A. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. **Biotropica**, Washington, DC, v. 39, p. 25–30, 2007.

GHAZOUL, J.; SHEIL, D. **Tropical rain forest**: ecology, diversity, and conservation. Oxford: Oxford University Press, 2010.

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

GIESSELMANN, U. C.; MARTINSB, K. G.; BRÄNDLE, M.; SCHÄDLER, M.; MARQUES, R.; BRÄNDLE, R. Diversity and ecosystem functioning: Litter decomposition dynamics in the Atlantic Rainforest. **Applied Soil Ecology**, Washington, DC, v. 46, p. 283–290, 2010.

GOERCK, J. M. Patterns of rarity in the birds of the Atlantic forest of Brazil. **Conservation Biology**, Malden, v. 11, p. 112–118, 1997.

GOMEZ, S. P. M. **Diversidade de bactérias diazotróficas e fixação biológica de nitrogênio na Mata Atlântica**. 2012. 127 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2012.

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.

GROPPO, J. D. Caracterização hidrológica e dinâmica do nitrogênio em uma microbacia com cobertura florestal (Mata Atlântica), no Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Santa Virgínia. 2010. 80 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2010.

GULLISON, R. E.; FRUMHOFF, P. C.; CANADELL, J. G.; FIELD, C. B.; NEPSTAD, D. C.; HAYHOE, K.; AVISSAR, R.; CURRAN, L. M.; FRIEDLINGSTEIN, P.; JONES, C. D. et al. Tropical forests and climate policy. **Science**, Washington, DC, v. 316, p. 985–986, 2007.

GÜSEWELL, S.; GESSNER, M. O. N:P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. **Functional Ecology**, Oxford, v. 23, p. 211–219, 2009.

HALLAM, A.; READ, J. Do tropical species invest more in anti-herbivore defence than temperate species? A test in Eucryphia (Cunoniaceae) in eastern Australia. Journal of **Tropical Ecology**, Cambridge, v. 22, p. 41–51, 2006.

HAMILTON, J. G.; ZANGERL, A. R.; DELUCIA, E. H.; BERENBAUM, M. R. The carbonnutrient balance hypothesis: its rise and fall. **Ecology Letters**, Oxford, v. 4, p. 86–95, 2001.

HARMON, M.; NADELHOFFER, K.; BLAIR, J. Measuring decomposition, nutrient turnover, and stores in plant litter. In: ROBERTSON, G.; BLEDSOE, C.; COLEMAN, D.; SOLLINS, P. (Ed.). **Standard methods for long-term ecological research**. New York: Oxford University Press, 1999. p. 202-240.

HARMON, M. E.; SILVER, W. L.; FASTH, B.; CHEN, H.; BURKE, I. C.; PARTON, WJ.; HART, S. C.; CURRIE, W. S. Long-term patterns of mass loss during the decomposition of leaf and fine root litter: an intersite comparison. **Global Change Biology**, Oxford, v. 15, p. 1320-1338, 2009.

HATTENSCHWILER, S.; VITOUSEK, P. M. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. **Trends in Ecology and Evolution**, Barking, v. 15, p. 238-243, 2000.

HÄTTENSCHWILER, S.; AESCHLIMANN, B., COUTEAUX, M., ROY, J.; BONAL D. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a Neotropical rainforest community. **New Phytologist**, Oxford, v. 179, p. 165–175, 2008.

HÄTTENSCHWILER, S.; JORGENSENT, H. B. Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 98, n. 4, p. 754-763, 2010.

HEDIN, L. O.; BROOKSHIRE, E. N. J.; MENGE, D. N. L.; BARRON, A. R. The Nitrogen Paradox in Tropical Forest Ecosystems. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 40, p. 613–635, 2009.

HERRERA, R. Nutrient cycling in Amazonian Forest. In: PRANCE, G. T.; LOVEJOY, T. T. (Ed.). Amazonia: key environments. Oxford: Pergamon Press, 1985. p. 95-105.

HOBBIE, S. E. Contrasting effects of substrate and fertilizer nitrogen on the early stages of decomposition. **Ecosystems**, New York, v. 8, p. 644–656, 2005.

HÖGBERG, P. Tansley Review No 95 - N-15 natural abundance in soil-plant systems. New **Phytologist**, Oxford, v. 137, p. 179-203, 1997.

HOOPER, D. U.; CHAPIN III, F. S.; EWEL, J.J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J. H.; LODGE, D. M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETÄLÄ, H.; SYMSTAD, A. J.; VANDERMEER, J.; WARDLE, D. A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, Durham, v. 75, p. 3–35, 2005.

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

JACKSON, M. L. Analisis quimico de suelos. Englewood Cliffs: Prentice Hall, 1964.

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

JOLY, C. A.; AIDAR, M. P. M.; KLINK, C. A.; MCGRAPH, D. G.; MOREIRA, A. G.; MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D. C.; OLIVEIRA, A. A.; POTT, A.; SAMPAIO, E. V. S. B. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. **Ciência e Cultura**, Campinas, v. 51, p. 331–348, 1999.

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).

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

KELLY, J. M.; BEAUCHAMP, J. J. Mass loss and nutrient changes in decomposing upland oak and mesic mixed-hardwood leaf litter. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v. 51, p. 1616–1622, 1987.

LA CARO, F.; RUDD, R. L. Leaf litter disappearance rates in Puerto Rican montane rain forests. **Biotropica**, Washington, DC, v. 17, p. 269-276, 1985.

LADEIRA, F. S. B.; DAGNINO, R. S.; FREITAS, M. W. D.; VALERIANO, M. M.; CARPI JÚNIOR, S. Análise paisagística integrada do Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA FÍSICA APLICADA. 9., 2005, Ubatuba.

LAPOLA, D. M.; MARTINELLI, L. A.; PERES, C. A.; OMETTO, J. P. H. B.; FERREIRA, M. E.; NOBRE, C. A.; AGUIAR, A. P. D.; BUSTAMANTE, M. M. C.; CARDOSO, M. F.; COSTA, M. H.; JOLY, C. A.; LEITE, C. C.; MOUTINHO, P.; SAMPAIO, G.; STRASSBURG, B. B. N.; VIEIRA, I. C. G. Pervasive transition of the Brazilian land-use system. **Nature Climate Change**, London, v. 4, n. 1, p. 27–35, 2014.

LAURANCE, W. F. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? **Trends in Ecology** and Evolution, Barking, v. 22, p. 65–70, 2007.

LAVELLE, P.; BLACHART, E.; MARTIN, A.; MARTIN, S.; SPAIN, A.; TOUTAIN, F.; BAROIS, I.; SCHAFER, R. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. **Biotropica**, Washington, DC, v. 25, n. 2, p. 130-150, 1993.

LEBLANC, H. A.; NYGREN, P.; MCGRAW, R. L. Green mulch decomposition and nitrogen release from leaves of two Inga spp. in an organic alley-cropping practice in the humid tropics. **Soil Biology & Biochemistry**, Oxford, v. 38, p. 349–358, 2006.

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

MALHI, Y.; ROBERTS, J. T.; BETTS, R. A.; KILLEEN, T. J.; LI, W.; NOBRE, C. A. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. **Science**, Washington, DC, v. 319, p. 169–172, 2008.

MALHI, Y.; WRIGHT, J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. Serie B, London, v. 359, p. 311–329, 2004.

MARTINELLI, L. A.; PICCOLO, M.; TOWNSEND, A.; VITOUSEK, P.; CUEVAS, E.; MCDOWELL, W.; ROBERTSON, G.; SANTOS, O.; TRESEDER, K. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. **Biogeochemistry**, The Hague, v. 46, p. 45–65, 1999.

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

MAYAUX, P.; HOLMGREN, P.; ACHARD, F.; EVA, H.; STIBIG, H. J.; BRANTHOMME, A. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. **Philosophical Transactions of the Royal Society. Serie B**, London, v. 360, p. 385–395, 2005.

MCCLAUGHERTY, C. A. Soluble polyphenols and carbohydrates in throughfall and leaf litter decomposition. Acta Oecologica, Montrouge, v. 4, p. 375–385, 1983.

MEENTENMEYER, V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. **Ecology**, Washington, DC, v. 59, p. 465-472, 1978.

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

MELILLO, J. M.; ABER, J. D.; LINKINS, A. E.; RICCA, A.; FRY, B.; NADELHOFFER, K. J. Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: plant litter to soil organic matter. **Plant and Soil**, The Hague, v. 115, p. 189-198, 1989.

MITTERMEIER, R. A.; MYERS, N.; ROBLES GIL, P.; MITTERMEIER, C. C. Hotspots. Agrupación. Sierra Madre: CEMEX, 1999.

MONLEON, V. J.; CROMACK, K. Long-term effects of prescribed under burning on litter decomposition and nutrient release in ponderosa pine stands in central Oregon. Forest Ecology and Management, Amsterdam, v. 81, p. 143–152, 1996.

MONTAGNINI, F.; JORDAN, C. F. Reciclagem de nutrientes. In: GUARIGUATA, M. R.; KATTÁN, G. Ecología y conservación de bosques Neotropicales. Cartago: Libro Universitario Regional, 2002. p. 167-191.

MOORE, T. R.; TROFYMOW, J. A.; PRESCOTT, C. E.; FYLES, J.; TITUS, B. D.; CIDET Working Group. Patterns of Carbon, Nitrogen and Phosphorus Dynamics in Decomposing Foliar Litter in Canadian Forests. **Ecosystems**, New York, v. 9, p. 46–62, 2006.

MOORHEAD, D. L.; CURRIE, W. S.; RASTETTER, E. B.; PARTON, W. J.; HARMON, M. E. Climate and litter quality controls on decomposition: an analysis of modeling approaches. **Global Biogeochemical Cycling**, Hoboken, v. 13, p. 575-589, 1999.

MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. Special Issue: The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, Washington, DC, v. 32, p. 786-792, 2000.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G., DA FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities, **Nature**, London, 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.

NARDOTO, G. B.; OMETTO, J. P. H. B.; EHLERINGER, J. R.; HIGUCHI, N.; BUSTAMANTE, M. M. C.; MARTINELLI, L. A. Understanding the influences of spatial patterns on the N availability within the Brazilian Amazon forest. **Ecosystems**, New York, v. 11, p. 1234–1246, 2008.

NÚCLEO PICINGUABA. **Parque Estadual da Serra do Mar**. Disponível em: http://www.ubatuba.com.br/pesm/index.htm>.

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

OLSON, J. S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. **Ecology**, Washington, DC, v. 44, p. 322–331, 1963.

PADGURSCHI, M. C. G.; PEREIRA, L. S.; TAMASHIRO, J. Y.; JOLY, C. A. Composição e similaridade florística entre duas áreas de Floresta Atlântica Montana, São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 11, n. 2, 2011. Disponível em: http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/pt/abstract?article+bn02811022011>.

PALM, C. A.; SANCHES, P. A. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of tree tropical legumes. **Biotropica**, Washington, Dc, v. 22, p. 330–332, 1990.

PALM, C. A.; SANCHEZ, P. A. Nitrogen release from the leaves of some tropical legumes as affected by their lignin and polyphenolic contents. **Soil Biology & Biochemistry**, Oxford, v. 23, p. 83-88, 1991.

PALM, C. A.; GACHENGO, C. N.; DELVE, R. J.; CADISCH, G.; GILLER, K. E. Organic inputs for soil fertility management in tropical agroecosystems: application of an organic resource database. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, Amsterdam, vol. 83, n. 1-2, p. 27–42, 2001.

PARSONS, S. A.; CONGDON, R. A.; LAWLER, I. R. Determinants of the pathways of litter chemical decomposition in a tropical region. **New Phytologist**, Oxford, v. 203, p. 873–882, 2014.

PARTON, W.; SILVER, W. L.; BURKE, I. C.; GRASSENS, L.; HARMON, M. E.; CURRIE, W. S.; KING, J. Y.; ADAIR, E. C.; BRANDT, L. A.; HART, S. C. et al. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. **Science**, Washington, DC, v. 315, p. 361–364, 2007.

PONÇANO, W. L.; CARNEIRO, C. D. R.; BISTRICHI, C. A.; ALMEIDA, F. F. M.; PRADINI, F. L. **Mapa geomorfológico do Estado de São Paulo**. São Paulo: IPT, 1981.

PORTER, L. J.; HRSTICH, L. N.; CHAN, B. G. The conversion of procyanidins and prodelphinidins to cyanidin and delphinidin. **Phytochemistry**, New York, v. 25, n. 1, p. 223-230, 1986.

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

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.

RIMMERA, D. L. Free radicals, antioxidants, and soil organic matter recalcitrance. **European Journal of Soil Science**, Oxford, v. 57, p. 91-94, 2006.

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

SALEMI, L. F. Balanço de água e de nitrogênio em uma microbacia coberta por pastagem no litoral norte do Estado de São Paulo. 2009. 86 f. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.

SANCHEZ, P. A. **Properties and management of soils in the tropics**. New York: John Wiley, 1976.

SCHWENDENER, C. M.; LEHMANN, J.; RONDON, M.; WANDELLI, E.; FERNANDES, E. Soil mineral N dynamics beneath mixtures of leaves from legume and fruit trees in Central Amazonian multi-strata agroforests. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 37, p. 313–320, 2007.

SETZER, J. Atlas climático e ecológico do Estado de São Paulo. São Paulo: Comissão Interestadual da Bacia Paraná-Uruguai, 1966. 61 p.

SHEARER, G. B.; KOHL, D. H.; VIRGINIA, R. A.; BRYAN, B. A.; SKEETERS, J. L.; NILSEN, E. T.; SHARIFI, M. R.; RUNDEL, P. W. Estimates of N_2 fixation from variation in the natural abundance of 15N in Sonoran desert ecosystems. **Oecologia**, Berlin, v. 56, p. 365-373, 1983.

SIDDIQUE, I.; ENGEL, V. L.; PARROTTA, J. A.; LAMB, D.; NARDOTO, G.B.; OMETTO, J. P. H. B.; MARTINELLI, L. A.; SCHMIDT, S. Dominance of legume trees alters nutrient relations in mixed species forest restoration plantings within seven years. **Biogeochemistry**, The Hague, v. 88, p. 89-101, 2008.

SILVA, G. T. A.; MATOS, L. V.; NÓBREGA, P. O.; CAMPELLO, E. F. C.; RESENDE, A. S. R. Chemical composition and decomposition rate of plants used as green manure. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 65, p. 298-305, 2008.

SILVA, G. T. A.; OLIVEIRA, W. R. D.; MATOS, L. V.; NÓBREGA, P. O.; KRAINOVIC, P. M.; CAMPELLO, E. F. C.; FRANCO, A. A.; RESENDE, A. S. Correlação entre a composição química e a velocidade de decomposição de plantas para adubação verde visando a elaboração de uma base de dados. Seropédica: Embrapa Agrobiologia, 2007. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 21).

SOS MATA ATLANTICA e INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS - INPE. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período 2014-2015. São Paulo: SOS Mata Atlântica, 2015.

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

ST. JOHN, T. V. Influence of litterbags on growth of fungal vegetative structures. **Oecologia**, Berlin, v. 46, p. 130-132, 1980.

STAAF, H. Influence of chemical composition, addition of raspberry leaves, and nitrogen supply on decomposition rate and dynamics of nitrogen and phosphorus in beech leaf litter. **Oikos**, Copenhagen, v. 35, p. 55-62, 1980a.

STAAF, H. Release of plant nutrients from decomposing leaf litter in a South Swedish beech forest. **Holarctic Ecology**, Copenhagen, v. 3, p. 129-36, 1980b.

STAAF, H.; BERG, B. Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. II. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 60, p. 1561–1568, 1982.

STATSOFT. Statistica. Tulsa: StatSoft, 2014. Disponível em: http://www.statsoft.com>.

SUPPIAH, R.; MACADAM, I.; WHETTON, P. H. Climate change projections for the tropical rainforest region of north Queensland. Cairns: CSIRO, 2007.

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

SWIFT, M. J.; HEAL, O. W.; ANDERSON, J. M. **Decomposition in terrestrial ecosystems**. Berkeley: University of California Press, 1979. 372 p.

TALORA, D. C.; MORELLATO, P. C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 23, p. 13-26, 2000.

TAYLOR, B. R.; PARKINSON, D.; PARSONS, W. F. J. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay-rates: a microcosm test. **Ecology**, Washington, DC, v. 70, p. 97-104, 1989.

TITUS, B. D.; MALCOLM, D. C. The long-term decomposition of Sitka spruce needles in brash. **Forestry**, London, v. 72, p. 207-21, 1999.

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

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

TRIPATHI, S. K.; SINGH, K. P. Nutrient immobilization and release patterns during plant decomposition in a dry tropical bamboo Savanna, India. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 14, p. 1-9, 1992.

TU, L. H.; HU, H. L.; HU, T. X.; ZHANG, J.; LI, X. W.; LIU, L.; XIAO, Y. L.; CHEN, G.; LI, R. H. Litterfall, litter decomposition, and nutrient dynamics in two subtropical bamboo plantations of China. **Pedosphere**, Beijing, v. 24, p. 84-97, 2014.

VAN SOEST, P. J. Symposium on nutrition and forage and pastures new chemical procedures for evaluating forages. Journal of Animal Science, Champaign, v. 23, n. 3, p. 838-845, 1964.

VANLAUWE, B.; DIELS, J.; SANGINGA, N.; MERCKX, R. Residue quality and decomposition: an unsteady relationship? In: CADISCH, G.; GILLER, K. E. **Driven by nature: plant litter quality and decomposition**. Wallingford: CABI, 1997. p. 157-166.

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

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 Research**, Ottawa, v. 29, p. 95-105, 1999.

VITOUSEK, P. M.; TURNER, D. R.; PARTON, W. J.; SANFORD, R. L. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: patterns, mechanisms, and models. **Ecology**, Washington, DC, v. 75, p. 418-429, 1994.

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

VITOUSEK, P. M.; CASSMAN, K.; CLEVELAND, C.; CREWS, T.; FIELD, C. B.; GRIMM, N. B.; HOWARTH, R. W.; MARINHO, R.; MARTINELLI, L. A.; RASTETTER, E. B.; SPRENT, J. I. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. **Biogeochemistry**, The Hague, v. 57, p. 1-45 2002.

WARING, A. Meta-analysis of climatic and chemical controls on leaf litter decay rates in tropical forests. **Ecosystems**, New York, v. 15, p. 999-1009, 2012.

WIDER, R. K.; LANG, G. E. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. **Ecology**, Washington, DC, v. 63, p. 1636–1642, 1982.

WIEDER, W. R.; CLEVELAND, C. C.; TOWNSEND, A. R. Tropical tree species composition affects the oxidation of dissolved organic matter from litter. **Biogeochemistry**, The Hague, v. 88, p. 127-138, 2008.

WIEDER, W. R.; CLEVELAND. C. C.; TOWNSEND A. R. Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forests. **Ecology**, Washington, Dc, v. 90, p. 3333–3341, 2009.

WITKAMP, M.; OLSON, J. S. Breakdown of confined and non confined oak litter. **Oikos**, Copenhagen, v. 14, p. 138-149, 1963.

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.

ZHANG, D. Q.; YE, W. H.; YU, Q. F. et al. The litter-fall of representative forest of successional series in Dinghu mountain. Acta Ecologica Sinica, Beijing, v. 20, p. 938–944, 2000.

ZHANG, D.; HUI, D.; LUO, Y.; ZHOU, G. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 1, p. 85–93, 2008.