

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

# **Fatores determinantes no processo de decomposição em florestas do Estado de São Paulo**

Camila de Toledo Castanho

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO -SP

2005

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

# **Fatores determinantes no processo de decomposição em florestas do Estado de São Paulo**

Camila de Toledo Castanho

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO -SP

2005

*Dedico este trabalho à minha querida  
família: Silvia, Nena e Silvio.*

[...] Não temerei dizer que penso ter tido muita felicidade de me haver encontrado, desde a juventude, em certos caminhos que me conduziram a considerações e máximas, de que formei um método, pelo qual me parece que eu tenha meio de aumentar gradualmente meu conhecimento, e de alçá-lo, pouco a pouco, ao mais alto ponto, a que a mediocridade de meu espírito e a curta duração de minha vida lhe permitam atingir.

*René Descartes, 1637*

*“Discurso do método”*

# SUMÁRIO

	Página
<b>RESUMO</b> .....	vi
<b>ABSTRACT</b> .....	ix
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	1
1.1 Ciclagem de nutrientes e decomposição.....	1
1.2 Fatores determinantes.....	2
1.3 Estudos de decomposição no Brasil.....	6
1.4 Objetivos gerais.....	8
<b>2. ÁREAS DE ESTUDO</b> .....	9
2.1 Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	10
2.2 Parque Estadual de Carlos Botelho.....	14
2.3 Estação Ecológica de Caetetus.....	18
2.4 Estação Ecológica de Assis.....	21
<b>3. EXPERIMENTO EXÓTICAS</b> .....	24
3.1 Objetivos e predições.....	24
3.2 Material e método.....	26
3.2.1 Áreas de estudo.....	26
3.2.2 Metodologia.....	26
3.2.3 Tratamentos.....	27
3.2.4 Confeção das bolsas de serapilheira.....	28
3.2.5 Desenho experimental.....	29
3.2.6 Análise estatística.....	32
3.3 Resultados.....	32
3.4 Discussão.....	39
3.5 Conclusões.....	45

<b>4. EXPERIMENTO NATIVAS</b> .....	47
4.1 Objetivos e prediçõs.....	47
4.2 Material e método.....	47
4.2.1 Áreas de estudo.....	47
4.2.2 Metodologia.....	48
4.2.3 Tratamentos.....	48
4.2.4 Confeccão das bolsas de serapilheira.....	50
4.2.5 Desenho experimental.....	51
4.2.6 Análise estatística.....	53
4.3 Resultados.....	54
4.4 Discussão.....	75
4.5 Conclusões.....	85
<b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	86
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	87
<b>7. AGRADECIMENTOS</b> .....	100

## RESUMO

A atividade de decomposição constitui-se em importante indicador do padrão funcional dos ecossistemas, pois controla processos básicos relacionados à disponibilidade de nutrientes e produtividade. Salienta-se a importância das características climáticas, edáficas, da qualidade da serapilheira e da fauna do solo como determinantes no processo de decomposição. No entanto, a importância de cada um destes fatores varia em escalas de tempo e espaço. O objetivo deste trabalho foi avaliar a importância de alguns fatores determinantes na decomposição em trechos representativos dos principais ecossistemas florestais do Estado de São Paulo. Para tanto foram conduzidos dois experimentos independentes.

O primeiro, aqui denominado Experimento Exóticas, examinou os efeitos do tipo florestal e da fauna do solo sobre a decomposição de folhas de uma espécie exótica (*Laurus nobilis* L.) em duas florestas úmidas (Floresta de Restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso e Floresta Atlântica de Encosta do Parque Estadual Carlos Botelho) e uma floresta estacional (Floresta Estacional Semidecidual da Estação Ecológica de Caetetus). Os efeitos destes fatores foram testados em duas situações: acima e abaixo da superfície simulando então o ambiente de decomposição de folhas e raízes respectivamente. O tipo florestal apresenta efeito superior à fauna acima da superfície, enquanto abaixo apenas o efeito da fauna é significativo. Esses resultados indicam que a hierarquia dos fatores determinantes na decomposição difere para folhas e raízes. Se por um lado a decomposição de folhas é muito mais susceptível às mudanças climáticas do que a de raízes, por outro, alterações na

comunidade afetam a decomposição em ambas as condições. Acima da superfície, a fauna apresentou efeito significativo apenas na Floresta Atlântica de Encosta, sendo essencial na diferenciação das duas florestas úmidas. Abaixo da superfície e na ausência da fauna, a porcentagem de massa remanescente foi muito similar nas três florestas. No entanto, diferenças entre as florestas, na presença da fauna, tornam-se aparentes sugerindo que há contribuição específica da fauna na decomposição de raízes destas florestas. A Floresta de Restinga apresentou o efeito mais pronunciado da fauna abaixo do solo. Esses resultados indicam que a fauna é um fator de notável importância na determinação da decomposição de raízes, particularmente em florestas tropicais úmidas arenosas.

Outro experimento, aqui denominado Experimento Nativas, foi desenvolvido para avaliar o efeito do substrato e da formação florestal na decomposição de folhas de quatro espécies nativas em trechos das quatro principais formações florestais do Estado de São Paulo. Para tanto, o experimento foi desenvolvido nos três trechos florestais do experimento Exóticas incluindo ainda o Cerradão da Estação Ecológica de Assis. Foi escolhida uma espécie de árvore, em cada um dos tipos florestais, para que suas folhas fossem usadas como substrato nas bolsas de serapilheira. Tipo florestal e substrato demonstraram efeito significativo sobre a quantidade de massa remanescente ao longo do experimento. A maior parte das espécies sofreu maiores perdas na Floresta Atlântica, seguida da Floresta de Restinga, Floresta Estacional e Cerradão. Esses resultados sugerem que o total de precipitação associado a sua distribuição são importantes determinantes no processo de decomposição, de forma que as duas florestas mais úmidas apresentam, em média, taxas de decomposição duas vezes maiores do que as duas florestas estacionais. As demais diferenças encontradas entre as formações florestais devem ser explicadas por características edáficas e bióticas. Em relação ao efeito das espécies, observaram-se as maiores perda de massa em *Esenbeckia leiocarpa* Engl., seguida de *Copaifera langsdorfii* Desf., *Guapira opposita* Vell. e

*Calophyllum brasiliensis* Camb.. Os parâmetros químicos só mostram correlação negativa significativa com as taxas de decomposição quando *G. opposita* é excluída da análise. Neste caso a porcentagem de lignina foi o parâmetro que apresentou melhor correlação ( $r^2= 0,59$ ). Apesar dos padrões gerais apresentados acima, a interação entre tipo florestal e substrato evidencia algumas variações, que se relacionam principalmente ao aumento relativo na perda de massa de *C. langsdorfii* em sua área de origem, o Cerradão. Quando comparadas as taxas de decomposição (k) encontradas na Floresta Estacional e no Cerradão, *C. langsdorfii* apresenta decaimento 40% maior no Cerradão, enquanto as demais espécies apresentam, em média, taxas 28% menores no Cerradão do que na Estacional. Esses resultados sugerem estreita correlação entre a comunidade decompositora e a serapilheira local.

O estudo do processo de decomposição, reconhecendo seus fatores determinantes e a variação na hierarquia desses fatores em diferentes condições ambientais, como apresentado nesse trabalho, é de fundamental importância, não só para o entendimento dos ecossistemas florestais de São Paulo, mas para o planejamento de atividades de manejo, restauração e conservação.

## ABSTRACT

Composition is an important indicator of functional patterns of ecosystems, as it controls basic processes related to the availability of nutrients and to ecosystem productivity. Climatic and edaphic conditions and the quality of the litter and soil fauna as determining factors are of particular importance in the process of decomposition. The significance of each one of these varies with spatial and temporal scale. The objective of this work was to evaluate the importance of certain determining factors of decomposition in sites representing the main forest ecosystems of the state of São Paulo, Brazil. To accomplish this, two independent experiments were conducted.

The first, denoted here as the “Exotics” experiment, was to examine the effects of the type of forest and the soil fauna on the decomposition of leaves of an exotic species (*Laurus nobilis* L.) in two humid forests (Restinga Forest of the Parque Estadual da Ilha do Cardoso e Atlantic Forest of the Parque Estadual Carlos Botelho) and a seasonal forest (Semideciduous Forest of Estação Ecológica de Caetetus). The effects of these factors were tested above and belowground, to simulate the environment of decomposition among leaves and roots respectively. The type of forest had a significant effect over fauna above the surface, while below the surface, only fauna had significant effect. These results indicate that the hierarchy of determining factors in decomposition differs between leaves and roots. If on the one hand decomposition in leaves is much more susceptible to variation in climate than are roots, on the other hand changes in the soil fauna affect decomposition in both environments. Above the surface, fauna had a significant effect only in the Atlantic Forest, emphasizing the

difference between two humid forests. Under the surface, and in the absence of fauna, the percentage of remaining biomass was very similar in the three forests. Notwithstanding differences in the forests, the presence of fauna was apparent, suggesting that there is a specific contribution of fauna in decomposition among roots in these forests. The Restinga Forest produced the most pronounced effect of fauna below the soil surface. These results indicate that fauna is a factor of notable importance in the decomposition of roots, especially in humid sandy tropical forests.

The other experiment, here called the “Native” experiment, was developed to evaluate the effects of the substrate and the forest type on the decomposition of leaves of four native species in sites of the four major forest types in São Paulo state. The experiment was conducted in the same three forest sites as the “Exotics” experiment, including the Cerradão da Estação Ecológica de Assis. A tree species was chosen in each forest type, the leaves of which were used as substrate for the litter bags. The type of forest and the substrate demonstrated a significantly greater effect on the quantity of remaining mass throughout the experiment. The majority of the species suffered greater losses in the Atlantic Forest, followed by the Restinga Forest, the Semideciduous Forest, and the Cerradão. These results suggest that the total associated precipitation and its distribution are important determinants in the process of decomposition. As such, the two most humid forests show, on average, decomposition rates twice as great as the two seasonal forests. The rest of the differences encountered between forest types can be explained by edaphic and biotic factors. With respect to the effect of the species, the greatest biomass losses were observed in *Esenbeckia leiocarpa* Engl., followed by *Copaifera langsdorfii* Desf., *Guapira opposita* Vell. and *Calophyllum brasiliensis* Camb. Chemical parameters only show significant negative correlation with decomposition rates when *G. opposita* is excluded from the analysis. In this case the percentage of lignin was the parameter that showed the greatest correlation ( $r^2=$

0,59). In spite of the general patterns presented above, the interaction between forest type and substrate showed some variation, principally related to the loss of mass of *C. langsdorfii* in its native habitat, the Cerradão. Comparing decomposition rates (k) found in the Semideciduous Forest and Cerradão, *C. langsdorfii* shows a decrease of 40% more in the Cerradão, while the other species show, on average rates 28% lower in the Cerradão than in the Semideciduous Forest. These results suggest a strict correlation between the decomposition community and the local litter.

Understanding processes of decomposition, is of fundamental importance and includes recognizing the determining factors and the variation in the importance of these factors under different environmental conditions, as presented in this study. This is true not only for our understanding of the forest ecosystems of São Paulo, but also for management planning, restoration, and conservation.

# **1. INTRODUÇÃO**

## **1.1. Ciclagem de nutrientes e decomposição**

Um dos aspectos fundamentais do funcionamento e manutenção dos ecossistemas terrestres é o fluxo de nutrientes e energia (Swift, 1979). A quantidade de nutrientes e energia que cicla dentro de um ecossistema é muito maior do que as trocas efetuadas com outros ecossistemas (Aber e Melillo, 1991). Dessa forma, a produtividade e conseqüente sustentabilidade do sistema são dependentes da reciclagem dos nutrientes nele contidos (Aber & Melillo, 1991).

Um dos processos mais importantes da ciclagem de nutrientes em ecossistemas terrestres é o processo de decomposição (Montagnini & Jordan, 2002), definido como a desintegração gradual de organismos mortos até que sua estrutura não possa mais ser reconhecida e moléculas orgânicas complexas sejam fragmentadas em dióxido de carbono, água e componentes minerais (Mason, 1980). Além de regular a disponibilidade de nutrientes para as plantas, a decomposição avançada da serapilheira forma o húmus, matéria orgânica escurecida, homogênea e muito rica em nitrogênio e polifenóis. A formação do húmus tem importantes implicações na estrutura do solo, capacidade de retenção de água, troca de íons, além de ter grande relevância como estoque de carbono e nutrientes em alguns sistemas (Brady, 1989; Aber & Melillo, 1991; Lavelle et al, 1993; Sombroek et al, 1993). Sendo assim, a decomposição representa um processo chave na manutenção da fertilidade do solo (Lavelle et al, 1993; Silver & Miya, 2001) e um dos fatores limitantes no estabelecimento e desenvolvimento de ecossistemas florestais (Vitousek & Sanford, 1986).

## 1.2. Fatores determinantes

A taxa de decomposição da serapilheira é controlada pelas condições climáticas, edáficas, composição química da serapilheira e atividade dos organismos do solo (Mason, 1980; Seastedt, 1984). No entanto, a importância relativa destes fatores difere em escalas de tempo e espaço (Lavelle et al., 1993).

Em âmbito global, condições climáticas têm sido os fatores que mais explicam variações nas taxas de decomposição (Berg et al, 1993; Aerts, 1997). A observação corrobora os modelos hierárquicos em que os fatores climáticos ocupam a posição mais importante dentre aqueles que determinam as taxas de decomposição em ecossistemas terrestres (Swift et al, 1979; Lavelle et al, 1993). Condições de baixas temperaturas e estiagem agem diretamente sobre o metabolismo dos organismos decompositores, diminuindo suas atividades e conseqüentemente diminuindo a intensidade do decaimento de massa (Lavelle et al, 1993; Aerts, 1997).

Para verificar a variação nas taxas de decomposição em função dos fatores climáticos, é importante estabelecer variáveis que caracterizem adequadamente tais fatores. Nesse sentido Meentemeyer (1978) propôs o uso da evapotranspiração real (em inglês mais conhecida pela sigla AET - actual evapotranspiration). Além de refletir a disponibilidade de energia, a evapotranspiração real reflete a umidade disponível no solo e na serapilheira, e por esse motivo seria um preditor das taxas de decomposição superior à precipitação média anual (PMA) e à temperatura média anual (TMA) isoladamente (Meentemeyer, 1978). Realmente, muitos trabalhos demonstraram que em alguns casos, o clima, caracterizado pela evapotranspiração real, tem forte correlação com as taxas de decomposição (Meentemeyer, 1978; Berg et al, 1993; Aerts, 1997). No entanto, Liski et al (2003) demonstram que, em escalas geográficas, uma variável relacionada à temperatura combinada com um indicador de estiagem pode ser um preditor climático mais eficiente à evapotranspiração real. Quando a

escala é regional, o uso da PMA (Vitousek et al, 1994; Austin & Vitousek, 2000; Austin, 2002; Epstein et al, 2002) e TMA (Vitousek et al, 1994; Trumbore et al, 1996; Moore et al, 1999; Liski et al, 2003) isoladamente têm sido identificado como variável climática bastante explicativa em relação às taxas de decomposição.

Em relação à influência das características edáficas sobre o processo de decomposição duas características principais são levantadas: a fertilidade do solo e a presença de certos minerais de argila. Se durante o processo de decomposição, algum nutriente não está disponível no substrato em quantidades suficientes para atender a necessidade dos microorganismos, é então removido da solução do solo, num processo chamado imobilização (Aber e Melillo, 1991). Se tal nutriente não está presente no solo, a decomposição tende a ser bloqueada. Como consequência, em solos menos férteis a decomposição geralmente é mais lenta (Vitousek & Sanford, 1986). Segundo Lavelle et al (1993) a presença e abundância de alguns tipos de minerais de argila de alta atividade podem inibir o processo de decomposição. Além de funcionarem como uma barreira física entre a matéria orgânica e os organismos decompositores, podem limitar a atividade dos microorganismos através da adsorção de enzimas ativas, importantes na decomposição. Num trabalho realizado nas Grandes Planícies norte-americanas, a quantidade total de argila explicou aproximadamente 13% da variabilidade regional das taxas de decomposição. Quanto maior a quantidade de argila no solo, menores foram as taxas de decomposição encontradas (Epstein et al, 2002).

Em escala regional, geralmente ocorre uma mudança na ordem de importância dos fatores controladores do processo de decomposição. A alteração é mais evidente na região tropical, onde os valores de temperatura e umidade, na maior parte do tempo, são próximos ao ótimo para a atividade biológica (Lavelle, 1993; Aerts, 1997). Em tais circunstâncias, as restrições geradas pelos fatores climáticos são aliviadas, e segundo Aerts (1997) a

composição química da serapilheira torna-se o principal fator determinante da taxa de decomposição.

Os parâmetros químicos indicativos da qualidade do substrato, ou seja, de sua susceptibilidade à ação dos decompositores, relacionam-se ao seu conteúdo de nutrientes e energia (Aber & Melillo, 1991). Nitrogênio (N) e fósforo (P) são geralmente considerados os dois elementos mais limitantes para o desenvolvimento da vegetação terrestre (Reich & Oleksyn, 2004). Quantidades subótimas desses nutrientes no substrato reduzem as taxas de decomposição e induzem sua remoção da solução do solo. Dessa forma, o conteúdo desses nutrientes, ou mais usualmente a relação C/N e C/P, têm sido observadas como importantes indicadores da qualidade inicial do substrato (Tanner, 1981; Taylor et al, 1989; Vitousek et al, 1994; Aerts, 1997). Além da qualidade nutricional, a qualidade do carbono presente no substrato, ou seja, os tipos de ligações de carbono e a energia liberada por elas, também têm papel fundamental na taxa de decomposição (Aber & Melillo, 1991). A lignina, segundo composto mais abundante nos tecidos vegetais, apresenta uma das menores taxas de decaimento. Para que sua decomposição seja iniciada é necessária energia liberada durante a degradação de compostos de alta qualidade, como os açúcares simples disponíveis em pequenas quantidades (Aber & Melillo, 1991). Sendo assim, diversos estudos têm demonstrado que a quantidade inicial de lignina, ou a relação lignina/N, lignina/P, está inversamente relacionada com as taxas de decomposição (Meentemeyer, 1978; Melillo et al, 1982; Vitousek et al, 1994; Aerts, 1997; Murphy et al, 1998; Moore et al, 1999). Embora C/N C/P, lignina/N e % de lignina tenham sido levantados como bons preditores das taxas de decomposição, ainda é controversa a generalização da eficácia de cada um desses parâmetros.

Embora os fungos e bactérias sejam os organismos decompositores efetivos, ou seja, diretamente responsáveis pela maior parte da quebra da matéria orgânica, sabe-se que um conjunto de outros organismos, como protozoários, nemátodos, anelídeos e artrópodos

influenciam fortemente a atividade dos organismos decompositores (Seastedt, 1984). Esses organismos, denominados coletivamente como fauna do solo, têm importante papel no processo de decomposição. Além de fragmentar a matéria orgânica e catalisar a ação dos organismos decompositores, a fauna do solo amplia os limites de ação dos decompositores ao auxiliar na distribuição horizontal e vertical da matéria orgânica (Santos & Whitford, 1981). Em uma revisão sobre o papel dos microartrópodos, um dos grupos mais importantes da fauna do solo, sobre o processo de decomposição, Seastedt (1984) notou que embora o tamanho do efeito seja variável, a maior parte dos trabalhos encontrou efeito significativo dos microartrópodos sobre a taxa de decomposição. Apesar desta constatação ter sido feita há mais de duas décadas, modelos matemáticos elaborados para decomposição não levam em consideração a composição e abundância da fauna solo como um dos componentes reguladores de maior importância. Isto ocorreu porque tais modelos baseiam-se principalmente em trabalhos realizados em regiões temperadas, onde o efeito da fauna é relativamente menor (Lavelle et al., 1993; Heneghan et al., 1999; González & Seastedt, 2001). González & Seastedt (2001) destacam que nas regiões tropicais úmidas as taxas de decomposição são intensamente influenciadas por fatores bióticos, e dessa forma não podem ser explicadas apenas pelos fatores ambientais e qualidade da serapilheira isoladamente.

A maior parte dos trabalhos que estudam o processo de decomposição investigam os fatores determinantes na decomposição de folhas acima da superfície. No entanto, o decaimento de raízes também representa uma importante fonte de nutrientes (Aerts et al. 1992) e conseqüentemente tem grande impacto sobre a produtividade primária de ambientes com limitações de nutrientes, como por exemplo, algumas florestas tropicais (Nepstad et al. 1994; Silver et al, 2000). As raízes são expostas a um ambiente de decomposição diferente dos tecidos expostos acima da superfície. Dessa forma, os fatores determinantes da decomposição diferem em ordem de importância entre folhas e raízes, dependendo das

condições microclimáticas a que estão submetidas (Silver & Miya, 2001). Silver & Miya (2001) afirmam que, de maneira geral, a qualidade química apresenta-se como o fator mais importante na decomposição de raízes, enquanto os fatores ambientais exercem papel secundário, contrastando com o que é estabelecido nos modelos de decomposição de folhas. Mesmo com os estudos até o momento realizados, estes autores afirmam que pouca atenção tem sido dada aos padrões de decomposição de raízes em comparação ao padrão de decomposição de tecidos sobre a superfície.

Apesar de identificados alguns padrões gerais quanto à importância dos fatores determinantes no processo de decomposição, encontra-se muita variação, principalmente na região tropical (Anderson & Swift, 1983). Daí a importância de intensificar tais estudos para entender o papel relativo dos diferentes fatores sobre o processo de decomposição acima e abaixo da superfície nessa região.

### **1.3. Estudos de decomposição no Brasil**

Embora estudos sobre o processo de decomposição em sistemas naturais sejam, de maneira geral, bastante frequentes, no Brasil eles ainda são escassos. Muitos encontram-se em forma de dissertações e teses, e poucos trabalhos foram publicados em revista de ampla divulgação. Além disso, a maior parte dos trabalhos concentra-se na região Amazônica (Luizão & Schubat, 1987; Cuevas & Medina, 1988; Scott et al, 1992; Cornu et al, 1997; Mesquita et al, 1998; Didham, 1998) e no Estado de São Paulo. Em território paulista, a Floresta Atlântica de Encosta é o ecossistema mais estudado (Varjabedian & Pagano, 1988; Leitão-Filho, 1993; Rebelo, 1994; Moraes et al, 1995). No entanto, alguns estudos foram realizados em Florestas de Restinga (Rebelo, 1994; Pires, 2000), Florestas Semidecíduais

(Meguro et al, 1980; Morellato, 1992; Louzada et al, 1997), Matas Ciliares (Delitti, 1984 e Aidar, 2003) e em Cerrados (Santos & Rodrigues, 1982; Delitti, 1984).

Apesar dos trabalhos citados abrangerem vários ecossistemas, poucos possuem uma abordagem comparativa do processo de decomposição entre esses ambientes. A maior parte das pesquisas realizadas no estado de São Paulo investigou a decomposição dentre outros aspectos da ciclagem de nutrientes. O estudo da decomposição não era o foco da pesquisa e sim um dado complementar. Como consequência, a decomposição é apresentada principalmente de forma descritiva, sem que hipóteses acerca de seus fatores determinantes sejam levantadas. Como as metodologias empregadas em estudos sobre decomposição são bastante variáveis, comparações posteriores entre diferentes áreas ou substratos são freqüentemente impedidas.

Ressalta-se, portanto, a relevância do desenvolvimento de estudos em ecossistemas brasileiros que abordem a decomposição como foco principal, investigando quais os fatores determinantes deste processo fundamental para a manutenção dos ecossistemas. Assim, além de possibilitar a descrição de estimadores do processo, esses estudos poderão investigar a importância dos fatores determinantes em diferentes condições ambientais.

Além da contribuição para a ciência básica, o acúmulo de conhecimento acerca de processos fundamentais para a sustentabilidade dos ecossistemas, como é o caso da decomposição, apresenta ótimas perspectivas para seu uso como instrumento de análise funcional de ecossistemas terrestres naturais e manejados (Delitti, 1995).

#### **1.4. Objetivos gerais**

O objetivo deste trabalho foi avaliar a importância de alguns fatores determinantes do processo de decomposição em trechos representativos dos principais ecossistemas florestais do Estado de São Paulo.

Para tanto, foram realizados dois experimentos independentes, porém complementares, aqui denominados “Experimento Nativas” e “Experimento Exóticas”. Ambos serão descritos a seguir nos próximos capítulos.

## **2. ÁREAS DE ESTUDO**

Uma peculiaridade do sudeste brasileiro é a presença de remanescentes florestais de diferentes unidades fitogeográficas ocorrendo muito próximos entre si e numa pequena amplitude latitudinal. No Estado de São Paulo, entre 25° e 22° de latitude sul ocorrem remanescentes de pelo menos quatro grandes formações florestais (Velo, 1992), como a porção florestal das Formações Pioneiras com Influência Marinha (ou Floresta de Restinga), a Floresta Ombrófila Densa (ou Floresta Atlântica de Encosta), a Floresta Estacional Semidecidual e a Savana Florestada (ou Cerradão), cada qual com composição florística, estrutura e dinâmica próprias.

O presente trabalho foi realizado em trechos dos quatro tipos florestais citados acima, cada qual inserido em uma Unidade de Conservação (U.C.): Floresta de Restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Floresta Atlântica de Encosta do Parque Estadual de Carlos Botelho, Floresta Estacional Semidecidual da Estação Ecológica de Caetetus e Cerradão da Estação Ecológica de Assis. O trabalho foi realizado dentro de parcelas permanentes, pertencentes ao Projeto Temático “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes” (programa Biota/Fapesp, processo no. 1999/09635-0), ao qual o presente trabalho está inserido. Tal projeto será aqui referido como “Parcelas Permanentes”. Cada uma das U.C. possui uma parcela permanente de 10 ha, em que estão sendo desenvolvidos trabalhos de dinâmica e diversidade do componente arbóreo, além de obtenção de dados microclimáticos, caracterização edáfica (nutrientes e granulometria), análise da diversidade da fauna do solo, entre outros.

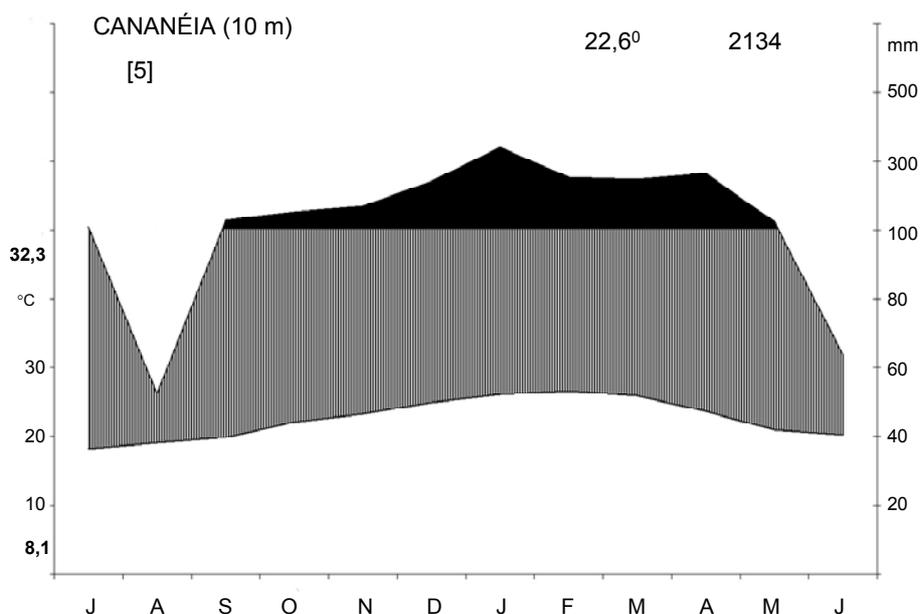
## 2.1 Parque Estadual da Ilha do Cardoso

O Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC) possui uma área de aproximadamente 22.500 ha e situa-se no extremo sul do litoral do Estado de São Paulo no município de Cananéia, entre os paralelos 25°03'05"- 25°18'18"S e os meridianos 47°53'48"-48°05'42"W. Faz parte do complexo estuarino lagunar de Iguape-Cananéia-Paranaguá, considerado o terceiro do mundo em termos de produtividade pela União Internacional de Conservação da Natureza (Barros et al, 1991). A topografia do PEIC é predominantemente montanhosa, sendo a região central da ilha ocupada por um maciço que atinge mais de 800 m de altura. Os solos das planícies, onde se situa a Floresta de Restinga, são resultado de sedimentação marinha recente e são de tipo Espodossolo, caracterizado pelo alto teor de areia, baixos teores de argila e silte e baixa fertilidade (Giulietti, 1983). Na classificação de Köppen (1948), o clima é do tipo Cfa, que se caracteriza por ser tropical úmido, sem estação seca (Pfeifer et al, 1989). Para representar o clima dos últimos anos construiu-se um climadiagrama segundo Walter (1986). Este tipo de diagrama climático foi utilizado pois, além de mostrar os valores mensais médios de temperatura e pluviosidade, o uso da escala 10°C de temperatura = 20mm de precipitação permite avaliar a intensidade e extensão da aridez ou umidade. Isso porque, com o uso desta escala, a curva da temperatura funciona como uma curva de evapotranspiração potencial e, ao compará-la com a curva de pluviosidade pode-se obter uma idéia do balanço hídrico (Walter, 1986). A partir dos dados climáticos dos últimos cinco anos (2000-2005), obtidos através do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), foi construído o climadiagrama da região de Cananéia (Figura 01). Observa-se que as chuvas se distribuem de maneira relativamente regular, totalizando 2134 mm de precipitação média anual. Embora em agosto as chuvas sejam menos intensas, não há estação com déficit hídrico. A temperatura média anual é de 22,6°C e nestes últimos cinco anos a maior média mensal foi de 32,3 °C e a menor de 8,1 °C. Em relação ao período que abrange o período de estudo (julho de 2003 a

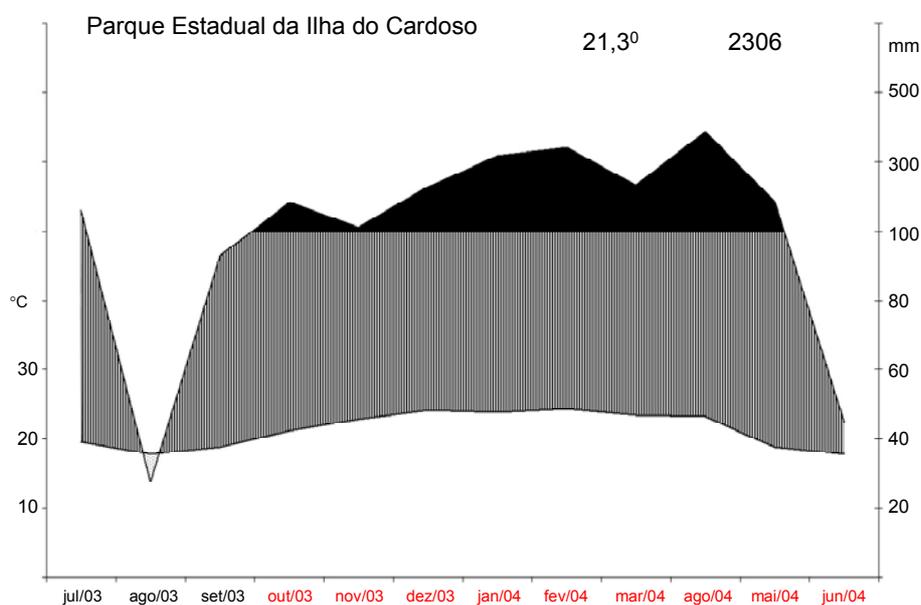
junho de 2004) construiu-se um gráfico semelhante ao climadiagrama de Walter (Figura 02) para verificar se o período em que o experimento foi desenvolvido foi semelhante à média dos últimos cinco anos. Os dados utilizados para a construção deste gráfico foram parcialmente coletados pela estação meteorológica do projeto Parcelas Permanentes instalada na Ilha do Cardoso em novembro de 2003. Então, em comparação aos dados coletados pela estação meteorológica de Cananéia, estes dados refletem com mais acurácia as condições climáticas da Floresta de Restinga estudada. Verificou-se que no mês de agosto, a precipitação foi menor (27,6 mm) do que a média dos últimos cinco anos (52,3 mm; Figura 01), mas a precipitação total foi levemente maior (2306 mm). É importante ressaltar que durante o mês de agosto, em que ocorreu um período com seca de pequena intensidade e extensão, os experimentos deste estudo ainda não estavam em andamento. Dessa forma, as condições de chuva e temperatura do período do experimento (outubro de 2003 à junho de 2004) foi tipicamente semelhante aos últimos cinco anos.

Veloso (1992) considera como “restingas” toda a comunidade vegetal sobre planície litorânea, ou seja, toda a transição de vegetação observada das dunas até as florestas mais altas. O trabalho aqui descrito foi realizado na parcela permanente alocada na “Restinga do Pereirinha”, porção norte da Ilha do Cardoso. A parcela permanente foi instalada numa área com vegetação de restinga alta, em que a floresta apresenta dossel contínuo, com aproximadamente 12m de altura. Dentro da parcela, que abrange 10,24ha, foram encontrados 14477 indivíduos arbóreos com  $DAP \geq 4,8$  cm, pertencentes à 117 espécies, 84 gêneros e 43 famílias (Sampaio, 2003). As famílias de maior representatividade em número de espécies foram Myrtaceae (21%) e Lauraceae (11%). Em relação a representatividade por número de indivíduos identificou-se o domínio das famílias Arecaceae, com 26% dos indivíduos e Myrtaceae, com 16% dos indivíduos. A posição de destaque assumida por Arecaceae deve-se à grande quantidade de indivíduos de *Euterpe edulis* Mart., com 19% do total de indivíduos.

Além desta, outras espécies com grande número de indivíduos são *Xylopia langsdorfiana* A. St.-Hil. & Tul (Annonaceae) com 6% dos indivíduos; *Amaioua intermedia* (Vell.) J. F. Macbr. (Rubiaceae) com 5% e *Andira anthelmia* Mart. (Fabaceae) com 4% dos indivíduos (Sampaio, 2003). O estrato herbáceo é dominado por bromeliáceas como *Nidularium innocentii* Lem., *Nidularium procerum* Lidm. e *Bromelia anthicantha* Bertol., que chegam com frequência a um metro de altura (Sugiyama, 1998).



**Figura 01:** Climadiagrama da região de Cananéia, São Paulo, construído segundo Walter (1986). Dados fornecidos pelo Instituto Agrônômico de Campinas (IAC).



**Figura 02:** Dados climáticos da Ilha do Cardoso referentes aos 12 meses que contêm o período do experimento (marcado em vermelho) graficados de maneira semelhante ao climadiagrama de Walter (1986). Dados fornecidos pela Estação Meteorológica do IAC localizada em Cananéia (jul/03-out/03) e Estação Meteorológica do “Parcelas Permanentes” localizada no PEIC (nov/03-jun/04).

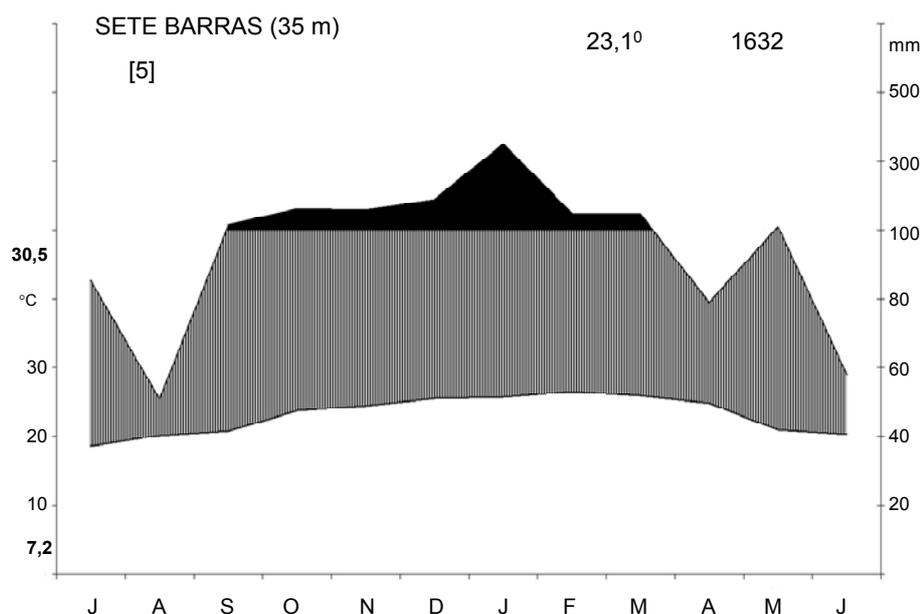
## 2.2 Parque Estadual de Carlos Botelho

O Parque Estadual de Carlos Botelho (PECB) possui área total de 37.793,63ha e encontra-se na região sul do Estado de São Paulo (24°00' a 24°15'S, 47°45' a 48°10'W). Engloba parte dos municípios de São Miguel Arcanjo, Capão Bonito e Sete Barras, com altitudes que variam de 30 a 1003 m (Negreiros et al, 1995). Predominam no Parque as rochas graníticas, que definem um relevo altamente acidentado e associado aos elevados índices pluviométricos, definem morfogênese acelerada nas médias e altas vertentes, acumulando material nos sopés e canais fluviais (Domingues & Silva, 1988). Os solos do PECB foram descritos como tendo elevados teores de matéria orgânica e de alumínio, baixos teores de bases trocáveis e ainda acidez elevada, como a maioria dos solos da região serrana do litoral do Estado (Negreiros, 1982). Na parcela permanente, onde os experimentos estão alocados, foi descrita a ocorrência de Neossolos, Gleissolos e Cambissolos, sendo o último o tipo predominante. O relevo do Parque define dois tipos climáticos diferentes, segundo a classificação de Köppen (1948): a) clima quente úmido sem estiagem (Cfa), na média e a baixa escarpa da Serra de Paranapiacaba; possui temperaturas inferiores a 18°C no mês mais frio e superiores a 22°C no mês mais quente e o total pluviométrico do mês mais seco é superior a 30 mm; b) clima temperado úmido sem estiagem (Cfb), nas partes mais elevadas da Serra de Paranapiacaba e que difere do anterior apenas pela temperatura média do mês mais quente, a qual não ultrapassa 22°C (Setzer, 1946). A partir dos dados climáticos dos últimos cinco anos (2000-2005), obtidos através do Instituto Agrônomo de Campinas, foi construído o climadiagrama segundo Walter (1986), da região de Sete Barras, município mais próximo a parcela permanente do PECB (Figura 03). Nos últimos cinco anos, a temperatura média anual foi de 23,1°C e nestes últimos cinco anos a maior média mensal foi de 30,5 °C e a menor de 7,2 °C. Embora em alguns meses, como agosto, as chuvas sejam menos intensas, não há déficit hídrico em nenhuma época do ano. A precipitação média anual é de 1642 mm,

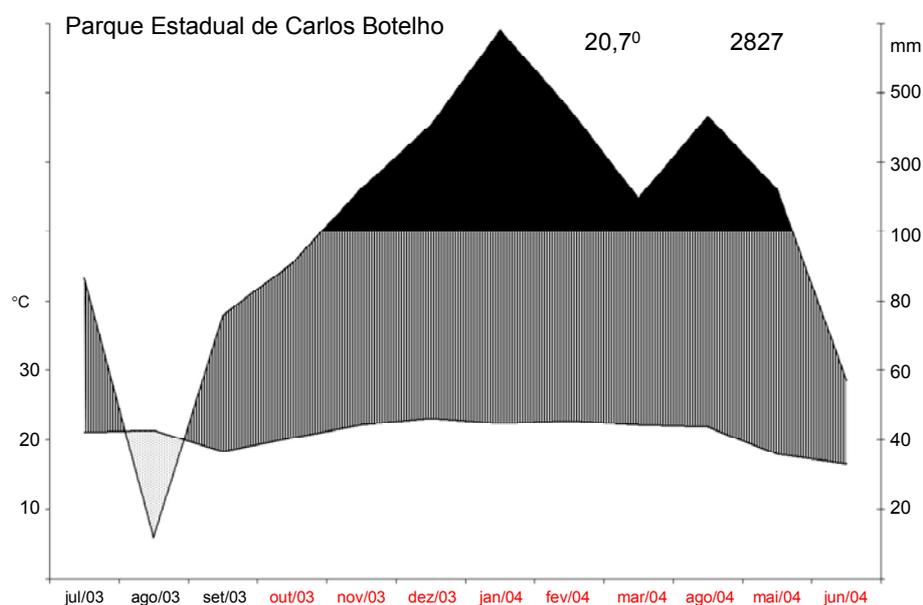
porém é razoável acreditar que esses dados subestimem a intensidade de chuvas ocorrida dentro do PECB, já que tais dados referem-se ao centro urbano do município de Sete Barras. Essa suposição pode ser confirmada ao comparar os dados pluviométricos coletados, a partir de setembro de 2003, pela Estação Meteorológica do projeto “Parcelas Permanentes”, localizada dentro do PECB (Figura 04). Observa-se que a precipitação total no período entre julho de 2003 a junho de 2004 foi quase o dobro (2827 mm) da média anual medida pela estação meteorológica de Sete Barras. Esse número poderia ser ainda maior já que os dados referentes aos dois primeiros meses da Figura 04 (junho e agosto de 2003) foram coletados pela estação meteorológica de Sete Barras, uma vez que a estação do Parcelas Permanentes começou a funcionar apenas em setembro de 2003. Dessa forma, pode-se afirmar que pelo menos durante a realização do experimento (de outubro de 2003 a junho de 2004) não houve estação seca, pelo contrário, na maior parte deste período houve excedente hídrico, e que provavelmente o PECB apresenta precipitação média anual maior do que o PEIC.

No mapa de vegetação do Brasil elaborado pelo IBGE (1988) a vegetação registrada para a região do PECB é a Floresta Ombrófila Densa, também chamada de Floresta Atlântica de Encosta. A característica ombrotérmica dessa vegetação está presa aos fatores climáticos tropicais de elevadas temperaturas e de alta precipitação bem distribuída durante o ano, o que determina uma situação bioecológica praticamente sem período seco (Veloso, 1992). Tal tipo de vegetação é subdividida em cinco formações ordenadas segundo hierarquia topográfica. Nesta subclassificação, a vegetação da parcela permanente, alocada em altitude em torno de 500 m na vertente atlântica da Serra de Paranapiacaba, classifica-se como Floresta Ombrófila Densa Submontana. Dentro da parcela permanente de 10,24ha foram encontrados 11757 indivíduos arbóreos, com  $DAP \geq 4,8$  cm, pertencentes à 212 espécies e 58 famílias (Projeto Parcelas Permanentes, 2001). Ao considerar o número de espécies, Myrtaceae é a família melhor representada, com 23% das espécies identificadas. Outras famílias com alta riqueza

são Leguminosae e Rubiaceae que apresentam respectivamente 10 e 9% das espécies encontradas. Com base no número de indivíduos, as famílias melhor representadas são Arecaceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Cyatheaceae e Leguminosae. A posição de destaque assumida por Arecaceae, que apresentou apenas duas espécies na área, deve-se à grande quantidade de indivíduos de *Euterpe edulis* Mart., com aproximadamente 21% dos indivíduos. Além desta, outras espécies com grande número de indivíduos na área são *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) com aproximadamente 3,7% dos indivíduos, *Alsophila sternbergii* (Pohl.) Conant. (Cyatheaceae) com 3, 4% e *Garcinia gardneriana* (Planch. & Triana) D. Zappi (Clusiaceae) com 2,4% dos indivíduos (Projeto Parcelas Permanentes, 2001).



**Figura 03:** Climadiagrama da região de Sete Barras, São Paulo, construído segundo Walter (1986). Dados fornecidos pelo Instituto Agrônômico de Campinas (IAC).



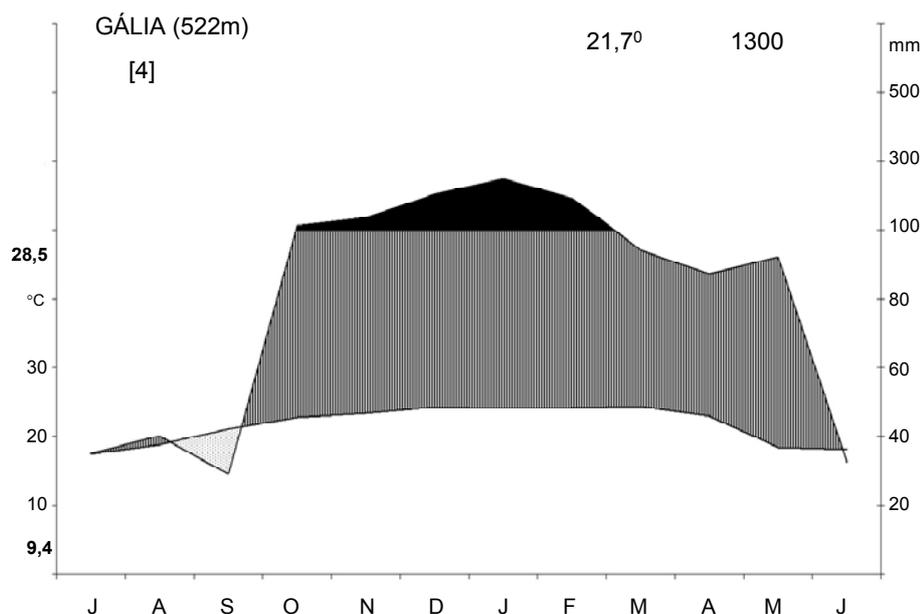
**Figura 04:** Dados climáticos referentes aos 12 meses que contêm o período do experimento (marcado em vermelho) graficados de maneira semelhante ao climadiagrama de Walter (1986). Dados fornecidos pela Estação Meteorológica do “Parcelas Permanentes” localizada no PECB (com exceção dos dados referente aos meses de julho e agosto de 2003, fornecidos pelo IAC de uma estação meteorológica localizada no município de Sete Barras).

### **2.3 Estação Ecológica de Caetetus**

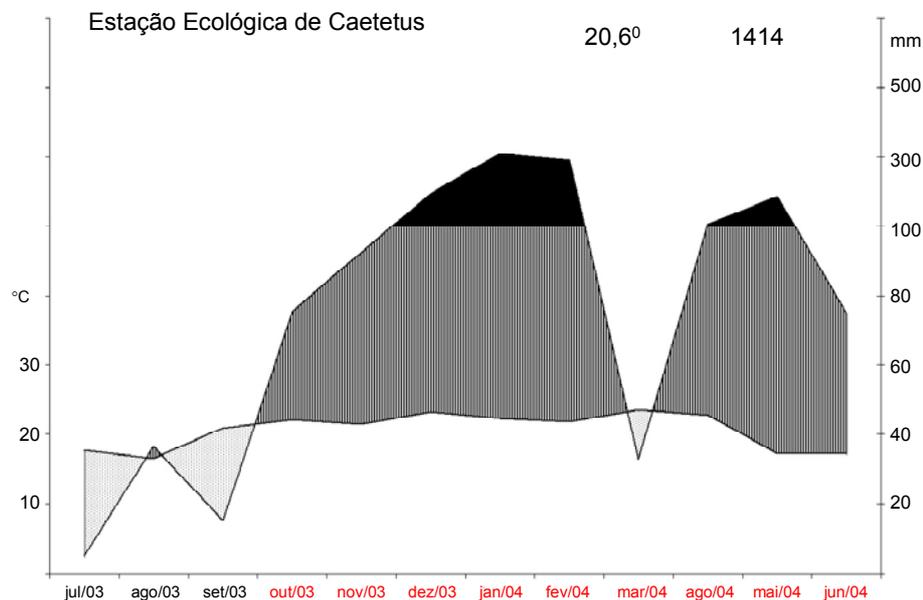
A Estação Ecológica dos Caetetus (EEC) se caracteriza como um dos maiores remanescente de Floresta Estacional Semidecidual do Planalto Ocidental do Estado de São Paulo. Possui uma área contínua de 2178,84 ha, situada nos municípios de Gália e Alvilândia, Estado de São Paulo, entre as coordenadas geográficas: 22°41'e 22°46'S e 49°10'e 49°16'W dentro da bacia hidrográfica do Médio Paranapanema (Estação Ecológica de Caetetus, 1985). Na parcela permanente, foram descritas duas subordens de solos: Gleissolo Háplico e o predominante Argissolo Vermelho-Amarelo. O clima, segundo a classificação de Köppen, é Cwa, mesotérmico de inverno seco. A partir dos dados climáticos dos últimos quatro anos (2001-2005), obtidos através do Instituto Agrônomo de Campinas, foi construído o climadiagrama segundo Walter (1986), da região de Gália, município próximo a parcela permanente da EEC (Figura 05). A temperatura média anual foi de 21,7 °C, a maior média mensal foi de 28,5 °C e a menor de 9,4 °C. Em relação à pluviosidade, identifica-se um período de seca ao redor do mês de agosto e setembro, cinco meses com excedente hídrico e o restante do período com balanço hídrico normal, totalizando 1300 mm de pluviosidade média anual. Observa-se que no período de julho de 2003 a junho de 2004, o período de seca característico do inverno foi mais intenso e extenso (Figura 06). No entanto, nestes meses o experimento ainda não estava instalado (meses em vermelho na Figura 06). Por outro lado, em março de 2004, quando os experimentos já estavam no campo foi um mês atípico, com chuva total de apenas 33 mm. Apesar disso, a pluviosidade anual foi ligeiramente maior (1414 mm) do que a média dos últimos quatro anos, devido a maior intensidade de chuva nos meses com excedente hídrico.

De acordo com mapa de vegetação do Brasil, elaborado pelo IBGE (1988), a vegetação que recobre a região da EEC é a Floresta Estacional Semidecidual. O conceito ecológico desse tipo de vegetação condiciona-se pela estacionalidade climática, com época

de intensas chuvas no verão seguida por estiagem acentuada. Nesta formação, de 20 a 50% dos indivíduos arbóreos são caducifólios, daí a denominação semidecidual (Velooso, 1992). Na parcela permanente de 10,24ha alocada nesta formação florestal, foram identificados 10627 indivíduos arbóreos, com  $DAP \geq 4,8$  cm, pertencentes à 137 espécies, 104 gêneros e 45 famílias. As famílias com maior riqueza foram Mimosaceae, Meliaceae, Caesalpinaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Rutaceae, Myrtaceae, Flacourtiaceae e Lauraceae, as quais juntas reúnem 50% do total de espécies. Em relação a densidade das espécies, *Metrodorea nigra* A. St.-Hil. (Rutaceae) representa aproximadamente 37% dos indivíduos. Além desta, outras espécies com grande número de indivíduos são *Ocotea indecora* Schott ex Meisn. (Lauraceae), *Trichilia clauseni* C. DC. (Meliaceae) e *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae) com 5% dos indivíduos cada uma (Projeto Parcelas Permanentes, 2001).



**Figura 05:** Climadiagrama da região de Gália, São Paulo, construído segundo Walter (1986). Dados fornecidos pelo Instituto Agrônômico de Campinas (IAC).



**Figura 06:** Dados climáticos referentes aos 12 meses que contêm o período do experimento (marcado em vermelho) graficados de maneira semelhante ao climadiagrama de Walter (1986). Dados fornecidos pela Estação Meteorológica do “Parcelas Permanentes” localizada na EEC (com exceção dos dados referentes aos meses de julho e agosto de 2003, fornecidos pelo IAC de uma estação meteorológica localizada no município de Gália).

## 2.4 Estação Ecológica de Assis

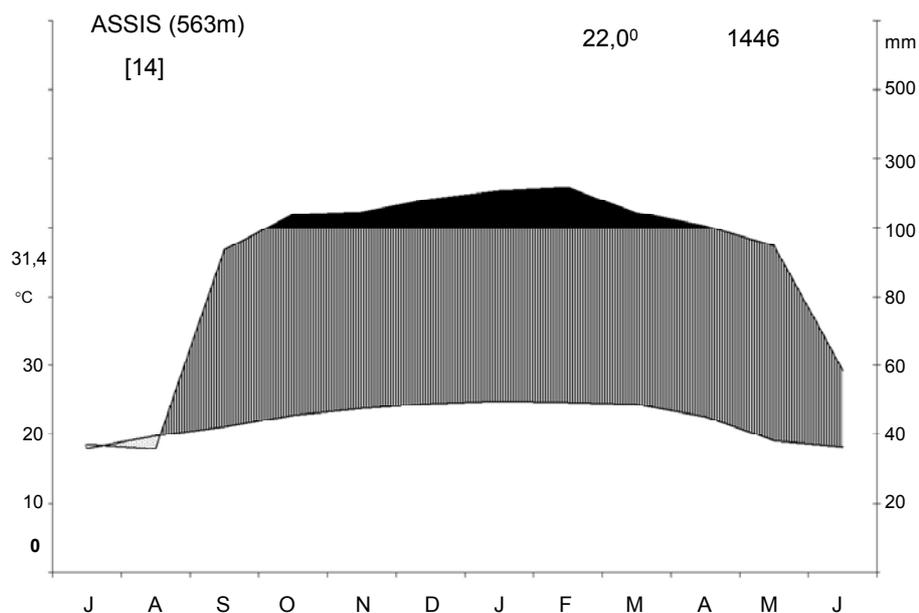
A Estação Ecológica de Assis (EEA), com área de 1312,28ha, localiza-se no município de Assis, SP, entre as coordenadas geográficas 22°33'65" a 22°36'68"S e 50°23'00" a 50°22'29"W (Coutinho, 2004). O relevo é suave-ondulado com altitudes que variam de 520 e 590m. O tipo climático da região é definido como Cwa, segundo a classificação de Köppen, ou seja, mesotérmico, com inverno seco. Ocorrem geadas esporádicas, tendo sido a temperatura mínima absoluta registrada de -2°C em um período de 20 anos. A partir dos dados climáticos dos últimos quatorze anos (1991-2005), obtidos através do Instituto Agrônomo de Campinas, foi construído o climadiagrama segundo Walter (1986), da região de Assis (Figura 07). A temperatura média anual foi de 22,0 °C, a maior média mensal foi de 31,4 °C e a menor de 0 °C. Em relação à pluviosidade, identifica-se um período de seca no inverno (julho e agosto). No restante do período as chuvas são relativamente bem distribuídas, com um pequeno excedente hídrico no verão, totalizando 1446 mm de pluviosidade média anual. Observa-se que no período de julho de 2003 a junho de 2004 (Figura 08), a precipitação total foi um pouco menor (1241 mm). Embora na estação tipicamente seca a precipitação tenha sido mais intensa, em março houve uma seca atípica. Além disso, os meses com excedente hídrico tiveram chuvas menos intensas (Figura 08).

A Estação Ecológica de Assis consiste em uma das principais manchas remanescentes de cerrado do sudeste brasileiro e um dos últimos remanescentes da vegetação original que recobria a região oeste do Estado de São Paulo. A vegetação de Cerrado é definida por Veloso (1992) como xeromorfa, preferencialmente de clima estacional. Apesar de ocorrer em regiões com clima semelhante ao da Floresta Estacional Semidecidual, diferentemente desta, o Cerrado é considerado um tipo de vegetação de clímax edáfico (Veloso, 1992), ocorrendo sobre solos profundos, ácidos, pobres em nutrientes e com altos níveis de alumínio (Goodland, 1971). O termo *Cerrado latu senso* ou Savana refere-se à vegetação de cerrado de

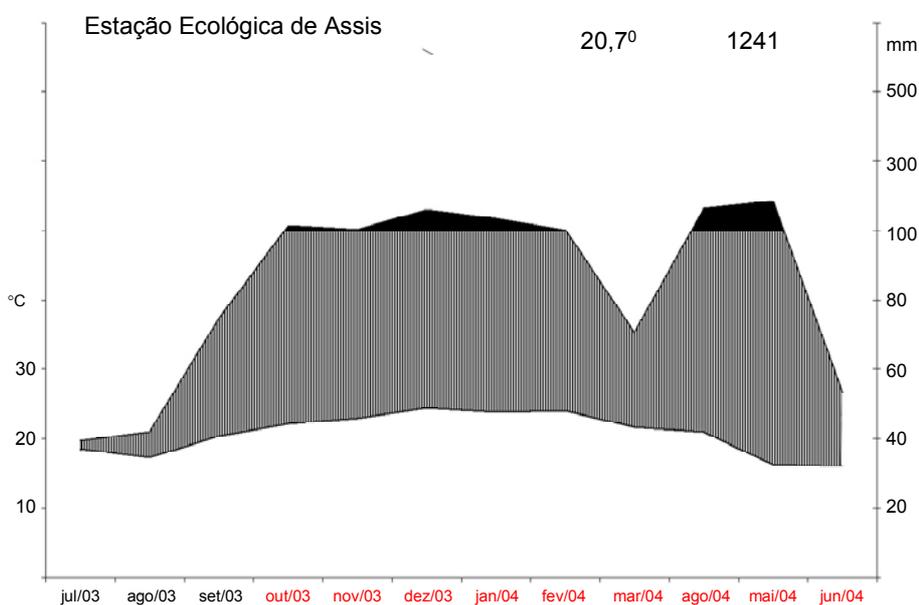
modo generalizado. No entanto, esta vegetação é subdividida em algumas fitofisionomias, que independente da classificação utilizada, apresenta tipos vegetacionais que vão desde formações campestres até florestais (Rizzini, 1963; Coutinho, 1978; Veloso, 1992). Este mosaico vegetacional justifica-se em grande parte por variações na fertilidade do solo, na incidência de queimadas e ações antrópicas (Coutinho, 1990).

Na EEA a fitofisionomia predominante é a florestal denominada de Savana Florestada ou cerradão. Nesta floresta observam-se árvores de aspecto escleromorfo, com até 15m de altura, formando um dossel contínuo e estrato herbáceo bastante reduzido. Na parcela permanente de 10,24 ha foram encontrados 22380 indivíduos arbóreos com DAP  $\geq$  4,8 cm distribuídos em 118 espécies, 85 gêneros e 45 famílias. A maior parte das famílias é representada por apenas uma ou duas espécies (62%). No entanto, algumas famílias são bastante representativas com relação à riqueza de espécies, como é o caso de Myrtaceae com 16 espécies, Fabaceae com 7 e Lauraceae com 6 espécies. Entre as espécies mais densas, *Copaifera langsdorfii* Desf. (Caesalpiniaceae) representa 17% dos indivíduos identificados. Outras espécies bastante frequentes são *Vochisia tucarorum* Mart. (Vochisiaceae) com 10% do indivíduos, *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae) com 8% e *Ocotea corymbosa* (Meisn.) Mez (Lauraceae) com 7% dos indivíduos (Coutinho, 2004).

A comparação entre as condições climáticas das quatro áreas de estudo nos mostra que as temperaturas são bastante semelhantes, porém diferem na intensidade e distribuição das chuvas, separando mais marcadamente o PEIC e o PECB da EEC e EEA. O PEIC e o PECB apresentam chuvas abundantes e, embora menos intensas durante o inverno, não apresentam déficit hídrico, concordando com os padrões climáticos definidores dessas vegetações. A EEC e EEA apresentam regime de chuva semelhante às demais áreas, porém com totais mensais durante o inverno que resultam na formação de uma estação seca bem definida.



**Figura 07:** Climadiagrama da região de Assis, São Paulo, construído segundo Walter (1986). Dados fornecidos pelo Instituto Agrônômico de Campinas (IAC).



**Figura 08:** Dados climáticos referentes aos 12 meses que contêm o período do experimento (marcado em vermelho) graficados de maneira semelhante ao climadiagrama de Walter (1986). Dados fornecidos pela Estação Meteorológica do “Parcelas Permanentes” localizada na EEA (com exceção dos dados referentes aos meses de julho e agosto de 2003, fornecidos pelo IAC de uma estação meteorológica localizada no município de Assis).

### **3. EXPERIMENTO EXÓTICAS**

O experimento descrito a seguir faz parte de um projeto maior denominado “The joint influences of climate, litter quality and soil fauna in regulating above- and belowground decomposition processes: a pan-tropical study”. Tal projeto, financiado pela Organization for Tropical Studies (OTS) e Smithsonian Tropical Research Institution (STRI), representa um esforço conjunto de vários pesquisadores para estudar o processo de decomposição e entender melhor o ciclo de carbono em 22 florestas tropicais espalhadas por todo o globo (<http://life.bio.sunysb.edu/ee/powers>). O “Experimento Exóticas” estuda três dessas 22 florestas. Assim, além de enriquecer o conhecimento sobre a decomposição em diferentes florestas do Estado de São Paulo, este trabalho colaborará para discussões mais abrangentes sobre os principais fatores controladores do processo de decomposição em ecossistemas tropicais. Essas discussões serão importantes para elaboração de modelos que simulem a decomposição de maneira mais coerente com o sistema tropical.

#### **3.1 Objetivos e predições**

O objetivo deste experimento foi avaliar os efeitos da formação florestal, qualidade do substrato e fauna do solo na decomposição de folhas de espécies vegetais exóticas acima e abaixo da superfície do solo de três formações florestais do Estado de São Paulo (Floresta Atlântica de Encosta, Floresta de Restinga e Floresta Estacional Semidecidual). Sendo assim,

as predições em relação à importância dos fatores determinantes do processo de decomposição acima e abaixo da superfície estão descritas na Tabela 01.

**Tabela 01:** Predição da importância dos fatores determinantes do processo de decomposição acima (ambiente de decomposição das folhas) e abaixo da superfície (ambiente de decomposição das raízes).

---

<b>AMBIENTE DE DECOMPOSIÇÃO</b>	<b>IMPORTÂNCIA DOS FATORES</b>
<i>Acima da superfície</i>	<b>Formação Florestal &gt; Substrato &gt; Fauna</b>
<i>Abaixo da superfície</i>	<b>Substrato &gt; Fauna &gt; Formação Florestal</b>

---

Em relação ao efeito gerado por cada um dos fatores espera-se que:

- **Formação Florestal:** aquelas com pluviosidade mais intensa e melhor distribuída ao longo do ano apresentem maior decomposição, independentemente dos demais fatores.
- **Substrato:** o de maior qualidade, ou seja, com menor relação C/N, sofra as maiores perda de massa, independentemente dos demais fatores.
- **Fauna:** a presença da fauna deve intensificar a decomposição, mas tal efeito deve ser dependente da formação florestal. Espera-se que esse efeito seja verificado apenas nas florestas mais úmidas, que apresentam condições climáticas mais adequadas para a presença destes organismos;

## **3.2 Material e Método**

### **3.2.1 Áreas de estudo**

Devido à restrições na disponibilidade de material, o presente experimento foi desenvolvido em apenas três das quatro áreas descritas no capítulo 2: Floresta de Restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso; Floresta Atlântica de Encosta do Parque Estadual de Carlos Botelho e Floresta Estacional Semidecidual da Estação Ecológica de Caetetus.

### **3.2.2 Metodologia**

A decomposição da serapilheira pode ser verificada através de diversas metodologias, entre elas, i) determinação da respiração (Gehrke et al, 1995; Aerts & deCaluwe, 1997); ii) uso de radioisótopos (Smith, 1966 *apud* Mason, 1980); iii) através do quociente entre o total anual de entrada de serapilheira e a quantidade total de serapilheira acumulada na superfície do solo (Olson, 1963; Morellato, 1992; Scott et al, 1992); iv) amarrão de folhas individuais (Witkamp & Olson, 1963) e também através do v) confinamento de serapilheira em bolsas (Aerts, 1997; Cornu et al, 1997; Moore et al, 1999). Embora cada método tenha suas vantagens, cada um deles representa uma simplificação do processo e, conseqüentemente apenas indicações das medidas exatas da taxa de decomposição (Anderson & Swift, 1983).

Para responder as questões levantadas neste trabalho utilizou-se o confinamento de serapilheira em bolsas, que é o método mais utilizado, especialmente em estudos comparativos do processo de decomposição (Mason, 1980; Aerts, 1997; Silver & Miya, 2001). Trata-se de um método de avaliação direta da perda de peso, no qual quantidade conhecida de material vegetal é acondicionada em bolsas de tela de náilon e exposta à decomposição por períodos conhecidos de tempo. Este método pode subestimar a taxa de decomposição por impedir o acesso de macroinvertebrados (Swift, 1979), alterar o microclima dentro da bolsa (Witkamp & Olson, 1963) e reduzir as taxas de colonização e

crescimento de fungos (St. John, 1980). Apesar das limitações envolvidas, em uma publicação sobre métodos padrões utilizados em pesquisas ecológicas, Harmon et al (1999) recomendam o método de confinamento por ser altamente replicável, relativamente barato e amplamente utilizado.

### **3.2.3 Tratamentos**

Abaixo estão descritos os tratamentos utilizados para acessar o efeito da formação florestal, qualidade do substrato, fauna do solo sobre o processo de decomposição em dois ambientes: o das folhas (acima da superfície) e o das raízes (abaixo da superfície).

#### *Formação Florestal*

Para acessar o efeito de tipos florestais sobre o processo de decomposição, o estudo foi realizado, como citado anteriormente, em trechos de três tipos florestais do estado de São Paulo. Neste caso, importantes fatores determinantes do processo de decomposição, como clima, solo e comunidade decompositora, não estão sendo isolados. Portanto, ao verificar o efeito do tipo florestal estamos avaliando o efeito conjunto desses fatores. Apesar disso, é esperado que o clima, especialmente a pluviosidade, tenha um importante papel e assim explique parte das diferenças entre as taxas de decomposição dessas florestas.

#### *Qualidade do substrato*

Foram usadas folhas de duas espécies para verificar o efeito da qualidade do substrato sobre o processo de decomposição. Raffia (*Raphia farinifera* (Gaertn.) Hyl.) da família Arecaceae possui folhas com uma relação C/N de 67, a qual denominaremos como de baixa qualidade. Este valor de relação C/N está dentro da relação C/N média para raízes finas

(diâmetro menor que 2mm) que é de  $67\pm 6$  (Silver & Miya, 2001). O outro substrato são folhas de louro (*Laurus nobilis* L.), da família Lauraceae, representando o substrato de alta qualidade, com uma relação C/N de 35, a qual se enquadra nos valores  $54\pm 38$  estabelecidos para folhas de serapilheira nos trópicos (Aerts, 1997). Ambas espécies são exóticas às 22 florestas onde este experimento foi realizado.

#### *Fauna do solo*

Foram utilizadas bolsas de serapilheira com dois diferentes tamanhos de malha para comparar os efeitos da fauna do solo na decomposição. Metade das bolsas foi confeccionada com tecido de náilon de malha de 52 micron (0,052 mm), representando o tratamento com exclusão de fauna. Este tamanho de malha é suficientemente fino para permitir o acesso de bactérias, fungos, nematóides e protozoários, enquanto restringe o acesso da mesofauna (maiores que 0,1 mm). As demais bolsas de serapilheira foram construídas com tecido de náilon de malha de 2 mm, que permite o acesso da mesofauna, como ácaros e colêmbolas, representando então o tratamento com inclusão de fauna.

#### *Ambiente de decomposição*

Para verificar o efeito dos tratamentos formação florestal, qualidade do substrato e fauna no ambiente de decomposição de folhas e de raízes, metade das bolsas de serapilheira foi colocada na superfície do solo mineral, simulando a decomposição das folhas, e a outra metade foi enterrada (como descrito em Harmon et al, 1999), à aproximadamente 10 cm da superfície, para simular o ambiente de decomposição das raízes.

### **3.2.4. Confeção das bolsas de serapilheira**

As bolsas foram confeccionadas na Universidade de Minnesota sob os cuidados da Ph. D. Jennifer S. Powers coordenadora do projeto “The joint influences of climate, litter

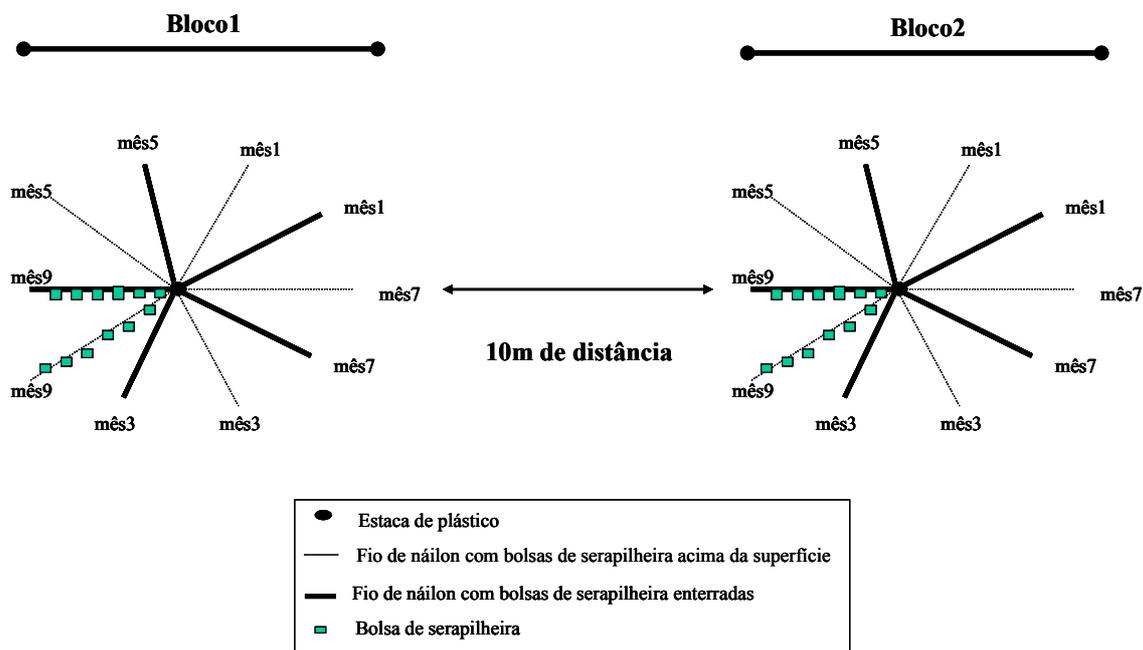
quality and soil fauna in regulating above- and belowground decomposition processes: a pan-tropical study”, e posteriormente enviadas a cada um dos pesquisadores envolvidos. Foram confeccionadas bolsas de 10 x 15 cm com malha de náilon e costuras de poliéster. Todo o material utilizado como substrato foi esterilizado com radiação gama e estocado em temperatura ambiente. Amostras de 1-2 g de substratos foram secas ao ar e colocados nas bolsas com uma etiqueta de identificação. Durante todo este processo, subamostras dos substratos foram periodicamente coletadas, pesadas, secas em estufa a 55° C, e repesadas. A partir desses dados todos os pesos iniciais foram convertidos para peso seco à estufa.

### **3.2.5 Desenho experimental**

Foram estabelecidas três réplicas por combinação fatorial de tratamento. As bolsas de serapilheira foram colocadas no campo no início da estação chuvosa (outubro/2003) e coletadas depois de 1, 3, 5, 7 e 9 meses. Em geral, trabalhos semelhantes a este avaliam o decaimento de massa durante um ano completo, o que na região tropical representa, em média, 90% do processo de decomposição (Aerts, 1997). No entanto, por uma questão de custos, o tempo total de exposição neste trabalho foi reduzido para nove meses. Como o objetivo foi verificar aspectos dos estágios iniciais da decomposição e, além disso, a metodologia foi completamente padronizada nas 22 florestas, a redução no tempo de exposição não prejudica a comparação e interpretação dos dados.

No total foram monitoradas 360 bolsas de serapilheira, 120 em cada área de estudo. Em cada uma das florestas, as bolsas de serapilheira foram distribuídas em dois blocos em uma porção plana do relevo (Figura 09 e Figura 10). Os dois blocos ficaram a uma distância aproximada de 10m um do outro e todo esse arranjo ocupou aproximadamente 20 x 10 m. No centro de cada bloco foi colocada uma estaca de plástico enterrada num ângulo perpendicular à superfície. As bolsas de serapilheira retiradas na mesma data estavam ligadas por um fio de

náilon de 2 m de comprimento, que por sua vez estava preso por uma das extremidades à estaca. Cada bloco possuía dez fios de náilon presos à estaca central e a cada fio de náilon estavam presas seis bolsas de serapilheira, ou seja, 60 bolsas por bloco, totalizando 120 bolsas de serapilheira por área. As bolsas de serapilheira que simulavam o ambiente de decomposição das raízes foram enterradas logo abaixo da superfície, entre aquelas colocadas acima da superfície. Estas foram colocadas na superfície do solo mineral, após a camada de serapilheira ser cuidadosamente afastada. Os tratamentos de exclusão e inclusão de fauna e baixa e alta qualidade da serapilheira foram distribuídos nos dois blocos.



**Figura 09:** Esquema da disposição em campo do Experimento Exóticas.



**Figura 10:** Vista geral da disposição das bolsas de serapilheira em um dos blocos experimentais. Floresta Atlântica de Encosta do Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras – SP.

Em cada coleta, foram retirados dois fios de náilon por bloco, um enterrado e outro da superfície. Cada uma das bolsas foi retirada do fio de náilon e colocada individualmente em um saco de papel etiquetado para então ser transportada ao laboratório.

No laboratório, os detritos presentes na superfície de cada bolsa de serapilheira foram cuidadosamente retirados. Em seguida, cada bolsa foi aberta com uma tesoura, o conteúdo foi removido e colocado em uma bandeja com água para ser então lavado levemente. As amostras foram retiradas com uma pinça e então colocadas em uma placa de petri. O objetivo dessa etapa foi remover as partículas de solo, detritos estranhos, ou raízes que aderiram ao substrato. As placas de petri contendo as amostras foram colocadas em estufa a 50-55 C° até

peso constante. Posteriormente o material foi pesado em balança com precisão de 0,001 g. A decomposição foi medida através da perda de massa das amostras.

### **3.2.6 Análise estatística**

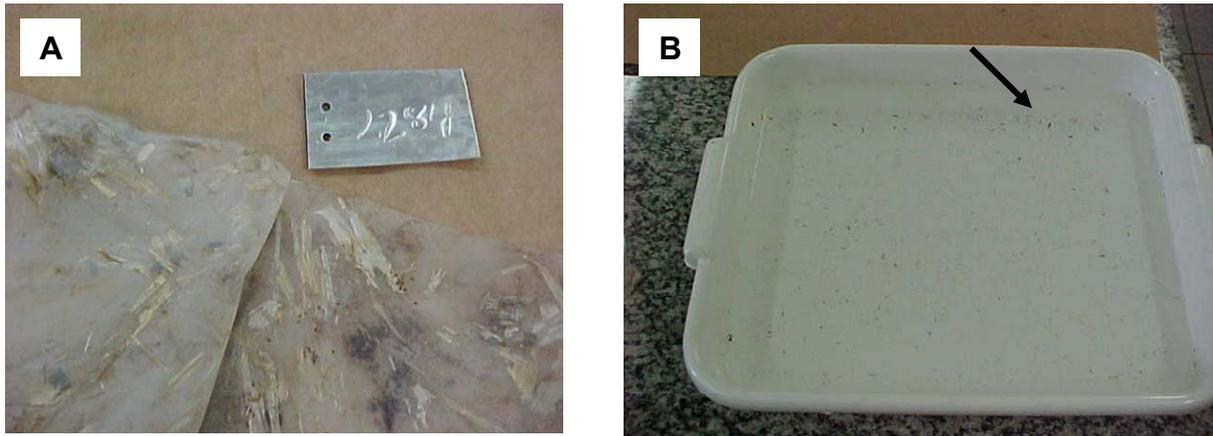
Para acessar o efeito dos tratamentos (formação florestal, substrato, fauna e tempo) sobre o processo de decomposição acima e abaixo da superfície utilizaram-se análises de variância (ANOVA) fatorial, como sugerido por Wieder & Lang (1982). Anteriormente aos testes, foi verificado se os dados atendiam aos pressupostos de distribuição normal dos resíduos e homogeneidade das variâncias, pressupostos estes inerentes aos modelos lineares. A distribuição dos resíduos foi examinada através de gráficos dos valores estimados pelo modelo linear versus os valores observados. A homogeneidade das variâncias foi testada através do teste de Levene e Cochran. Uma vez examinado a distribuição dos resíduos e aceita a hipótese de homogeneidade das variâncias em um dos dois testes, uma análise de variância fatorial múltipla foi aplicada para verificar o efeito dos tratamentos sobre a porcentagem de massa remanescente (variável dependente) acima da superfície e outra ANOVA foi aplicada para verificar o efeito dessas mesmas variáveis abaixo da superfície. Quando necessárias, comparações múltiplas entre pares de médias foram realizadas através do teste post hoc de Turkey HSD (Gotelli & Ellison, 2004).

### **3.3 Resultados**

A análise de homogeneidade das variâncias foi rejeitada quando incluído o fator tempo. Sendo o processo de decomposição cumulativo, é esperado que com o passar do tempo as diferenças entre as réplicas sejam intensificadas, seja por variações microclimáticas locais, variações na composição química de folhas da mesma espécie ou variações espaciais

na comunidade decompositora, tornando então as variâncias heterogêneas ao longo do experimento. Como alternativa, foram considerados apenas os dados referentes à última coleta, ou seja, nove meses de exposição.

Durante o transporte das bolsas de serapilheira ao campo notou-se que, em algumas amostras, pequenos fragmentos das folhas de *Raphia farinifera* escaparam de suas bolsas. Além deste, outro problema relativo a este substrato foi observado durante o processamento das amostras no laboratório. Depois de trazidos do campo, o material contido na bolsa foi retirado e lavado para posterior repesagem. Em algumas bolsas, as folhas de *R. farinifera* estavam fortemente aderidas às malhas e ao serem retiradas fragmentavam dificultando a recuperação total do material (Figura 11). As referidas perdas podem ter superestimado a decomposição de *R. farinifera*, invalidando as informações geradas a partir desta espécie. Análises preliminares confirmam esta expectativa ao demonstrarem que, ao contrário do previsto, *R. farinifera*, o substrato de baixa qualidade, perdeu mais massa do que *L. nobilis*, o substrato de alta qualidade. Devido às circunstâncias levantadas, foram considerados apenas os dados referentes à decomposição de *L. nobilis* e, conseqüentemente deixou-se de avaliar o efeito da qualidade do substrato sobre o processo de decomposição. O efeito desse fator foi avaliado no “Experimento Nativas” descrito no próximo capítulo.



**Figura 11:** Detalhes dos problemas relacionados à *Raphia farifera*, os quais provavelmente contribuíram para a superestimativa da decomposição deste substrato. (A) forte adesão à malha da bolsa de serapilheira e (B) bacia com água e os pequenos fragmentos resultantes da retirada do material da bolsa de serapilheira.

De acordo com as modificações incorporadas, foram realizadas duas ANOVAs fatoriais (uma para cada ambiente de decomposição), sendo as variáveis independentes: formação florestal e fauna; e a variável dependente: porcentagem de massa remanescente de *Laurus nobilis* após nove meses de decomposição.

Acima da superfície do solo, tanto o efeito da formação florestal quanto da fauna foram significativos. No entanto, como previsto, o efeito gerado pela formação florestal foi mais forte do que aquele gerado pela fauna do solo, de forma que, de toda variação encontrada nos dados 64% é explicada pela formação florestal e apenas 15% é explicada pela fauna do solo. Além dos efeitos isolados, também foi verificado o efeito significativo da interação, indicando que os efeitos gerados pela formação florestal e pela fauna sobre a perda de massa não devem ser analisados isoladamente (Tabela 02).

**Tabela 02:** Resultado das ANOVAs, sendo variável dependente porcentagem de massa seca inicial de *Laurus nobilis* após nove meses de decomposição. G.L.= graus de liberdade.

TRATAMENTO	ACIMA DA SUPERFÍCIE			ABAIXO DA SUPERFÍCIE		
	G.L.	F	P	G.L.	F	P
Floresta	2	42,2	0,000004*	2	1,05	0,38
Fauna	1	19,7	0,0008*	1	8,81	0,012*
Floresta*Fauna	2	5,2	0,023*	2	0,83	0,46

\* indicam efeito significativo ( $\alpha=0,05$ )

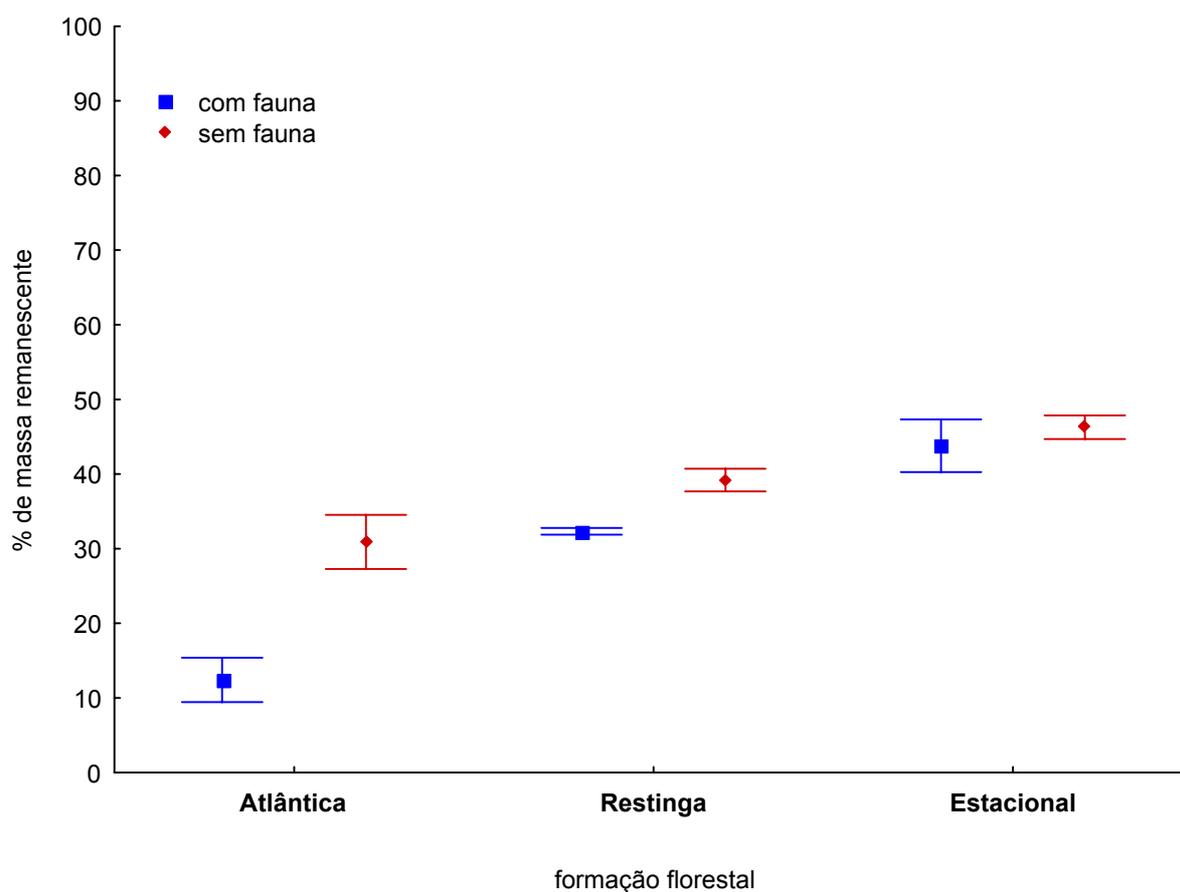
Embora o efeito da formação florestal seja observado na presença ou na ausência da fauna, a dimensão de seu efeito é dependente da fauna, daí a interação entre tais fatores. De maneira geral, as menores porcentagens de massa remanescentes foram observadas na Floresta Atlântica, seguida da Floresta de Restinga e da Floresta Estacional (Figura 12). Estes resultados estão de acordo com as previsões de que as maiores perdas de massa seriam observadas nas florestas com maior e melhor distribuição da pluviosidade. Comparações múltiplas entre as florestas demonstram que, na presença da fauna, as florestas apresentam maiores diferenças entre si, de forma que, a porcentagem de massa remanescente após nove meses de decomposição é cerca de 2,6 vezes maior na Floresta de Restinga e 3,5 vezes maior na Floresta Estacional quando comparada a Floresta Atlântica. Entre a Floresta de Restinga e a Estacional não foram identificadas diferenças significativas (Tabela 03). Quando a fauna é excluída, são identificadas diferenças significativas apenas entre Floresta Atlântica e a Estacional. Neste caso, a Floresta Estacional apresenta porcentagem de massa remanescente 0,47 maior do que a Atlântica, diferença muito menor do que aquela observada na presença da fauna. Diferenças entre a Floresta Atlântica e de Restinga não são mais significativas na ausência da fauna (Tabela 03; Figura 12).

O efeito da fauna não pode ser generalizado para todas as florestas porque foi identificado apenas na Floresta Atlântica, onde a porcentagem de massa remanescente na

ausência da fauna é 2,5 vezes maior do que na sua presença. A porcentagem média de massa remanescente nas demais florestas também foi menor na presença da fauna, mas o efeito não foi significativo. (Tabela 03; Figura 12).

**Tabela 03:** Média e desvio padrão (n=3) da porcentagem de massa seca inicial de *Laurus nobilis* após nove meses de decomposição **acima da superfície**. Valores seguidos de letras diferentes entre colunas ou números diferentes entre linhas são significativamente diferentes segundo teste de Tukey HSD ( $\alpha= 0,05$ ).

	<i>com fauna</i>	<i>sem fauna</i>
Floresta Atlântica	12,4 ± 5,2 <sup>a1</sup>	30,9 ± 6,3 <sup>b1</sup>
Floresta de Restinga	32,3 ± 0,8 <sup>a2</sup>	39,2 ± 2,6 <sup>a12</sup>
Floresta Estacional	43,8 ± 6,1 <sup>a2</sup>	46,3 ± 2,7 <sup>a2</sup>



**Figura 12:** Média e erro padrão da porcentagem de massa remanescente de *Laurus nobilis* após nove meses de decomposição acima da superfície do solo.

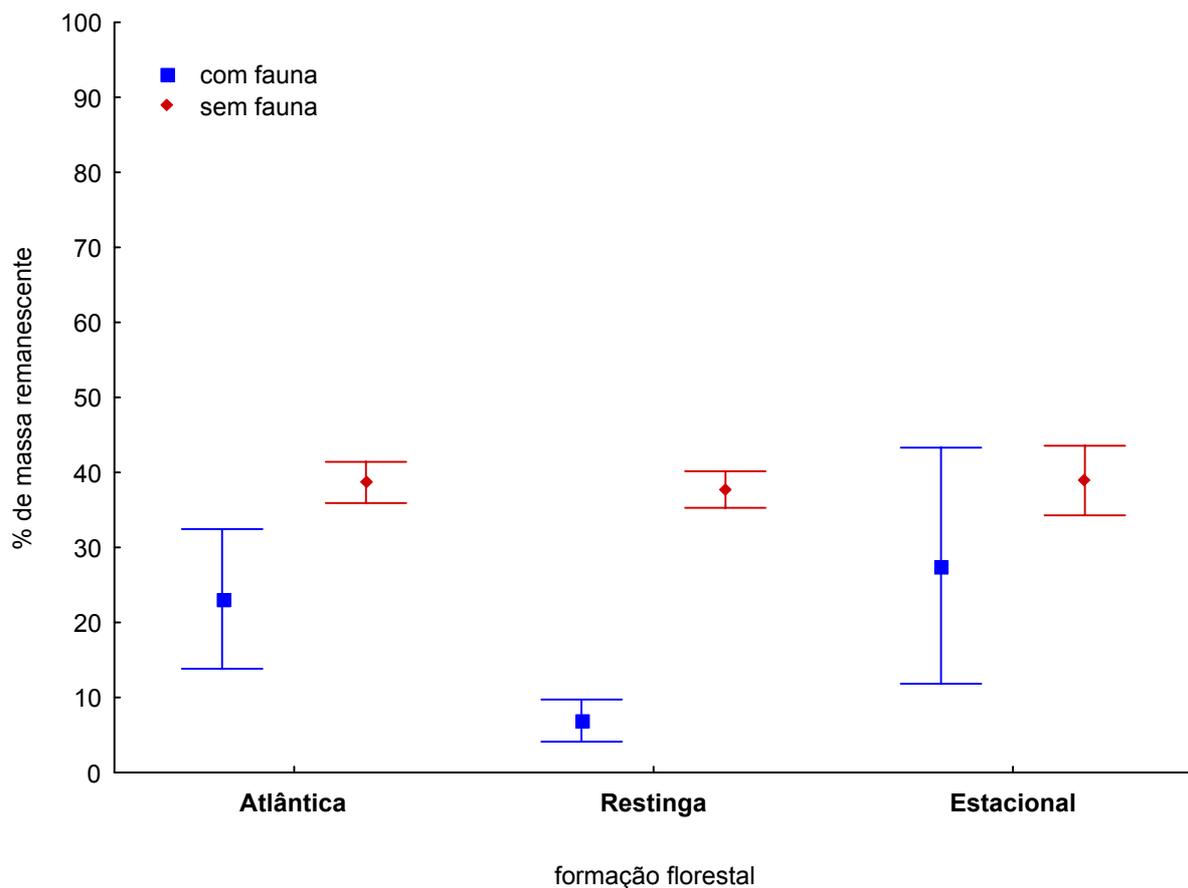
Abaixo da superfície, menos do que uma importância relativamente pequena como predito anteriormente, as formações florestais não geram nenhum efeito sobre a porcentagem de massa remanescente após nove meses de decomposição. (Tabela 02; Figura 13). Na ausência da fauna as porcentagens médias de massa remanescente das três florestas são muito semelhantes. Na presença da fauna, diferentemente do que seria esperado, a Floresta de Restinga apresenta as menores porcentagens de massa remanescente, seguida pela Floresta Atlântica e por último, como esperado, pela Floresta Estacional. Embora essas diferenças não sejam significativas, dão indícios da importância relativa da fauna abaixo do solo na diferenciação das formações florestais.

A fauna exerce efeito significativo, de forma que de toda variação encontrada 30% é explicada por este fator. Segundo a ANOVA o efeito da fauna é independente da formação florestal (Tabela 02). Dessa forma, seria esperado que o efeito da fauna fosse significativo nas três formações florestais investigadas. No entanto, segundo teste de Tukey não há diferença significativa entre a porcentagem de massa remanescente na presença e na ausência da fauna em nenhuma das florestas. Segundo Gotelli & Ellison (2004) esta inconsistência do teste de Tukey não indicar diferenças significativas entre nenhum dos pares mesmo quando a ANOVA rejeita a hipótese nula, resulta do menor poder dos testes par a par comparados ao da razão F. Mesmo quando a comparação múltipla foi feita por um teste menos rigoroso, o LSD, foram identificadas diferenças significativas apenas entre a porcentagem de massa remanescente na presença e ausência da fauna na Floresta de Restinga (Figura 13). No entanto, como não há interação entre os fatores fauna e formação florestal, não seria esperado que o efeito da fauna fosse observado apenas na Floresta de Restinga, e sim em todas as florestas. Se realmente o poder do teste do F da ANOVA foi maior do que dos testes de comparações múltiplas é razoável acreditar que o efeito gerado pela fauna é significativo nas três formações florestais. Mas, de qualquer forma, é na Floresta de Restinga que o efeito da

fauna é mais evidente, sendo que na sua ausência a porcentagem de massa remanescente é 5,5 vezes maior do que na sua presença. Nas demais florestas o efeito é muito menor, de forma que, na Floresta Atlântica essa diferença é de 67% e na Floresta Estacional é de 41%.

**Tabela 04:** Média e desvio padrão (n=3) da porcentagem de massa seca inicial de *Laurus nobilis* após nove meses de decomposição **abaixo da superfície**.

	<i>com fauna</i>	<i>sem fauna</i>
Floresta Atlântica	23,1 ± 16,1	38,7 ± 4,8
Floresta de Restinga	6,9 ± 4,9	37,7 ± 4,2
Floresta Estacional	27,6 ± 27,3	38,9 ± 8,0



**Figura 13:** Média e erro padrão da porcentagem de massa remanescente de *Laurus nobilis* após nove meses de decomposição abaixo da superfície do solo.

### 3.4 Discussão

#### *Ambiente de decomposição das folhas*

Os resultados evidenciam o efeito bastante expressivo do tipo florestal sobre a decomposição acima do solo, o que provavelmente resultou de uma complexa interação de fatores climáticos, edáficos e bióticos característicos de cada formação florestal.

De um modo geral, os resultados indicam o importante papel do clima, mais especificamente da precipitação (média anual e distribuição) na diferenciação das florestas. A Floresta Atlântica apresentou as menores porcentagens de massa remanescente, seguida da Floresta de Restinga e depois pela Floresta Estacional. Quanto maior a precipitação anual média e mais homogênea sua distribuição ao longo do ano, menores foram as porcentagens médias de massa remanescente. Trabalhos anteriores já haviam identificado a relação positiva entre precipitação média anual (PMA) e taxas de decomposição (Austin, 2002; Epstein et al, 2002).

Além da PMA, Wieder & Wright (1995) verificaram experimentalmente que, em florestas tropicais, a sazonalidade na precipitação também é um fator extremamente importante no controle das taxas de decomposição. Então, desde que haja variação considerável num fator climático importante, como precipitação, o clima pode ser um bom preditor mesmo em escalas regionais. Entretanto, apesar das pequenas diferenças na PMA, a diferenciação entre as florestas úmidas, Atlântica e de Restinga, não pode ser explicada por variações climáticas, pois só foi significativa na presença da fauna. Os resultados sugerem uma contribuição específica da fauna, ressaltando a influência das características da biota local na decomposição em florestas tropicais. Heneghan et al (1999) encontraram resultados semelhantes ao comparar o papel da fauna na decomposição em duas florestas tropicais

úmidas da América Central, em que a diferença na perda de massa entre as duas florestas também só foi evidenciada na presença da fauna.

Além do clima e de fatores bióticos, fatores edáficos podem ter contribuído no efeito gerado pelas formações florestais. Independentemente da presença da fauna, não foram encontradas diferenças significativas entre a úmida Floresta de Restinga e a Floresta Estacional, ambiente com menor precipitação e estação seca bem marcada. Segundo Vitousek & Sanford (1986) a decomposição em florestas tropicais está amplamente relacionada com a fertilidade do solo. Trata-se de uma possível explicação para as baixas taxas de decomposição encontradas em solos arenosos, pois tais solos apresentam baixa capacidade de retenção de água e nutrientes e conseqüentemente tem baixa fertilidade (Brady, 1989). Ao analisar as qualidades físico-químicas do solo da Restinga da lha do Cardoso, Rebelo (1994) confirma a baixa fertilidade do ambiente. Por outro lado, o tipo de solo predominante na Floresta Estacional analisada (Argissolo Vermelho Amarelo) é mais fértil. Apresenta saturação por base maior que 50%, e por isso é denominado eutrófico. Sendo assim, as características edáficas devem ter diminuído a perda de massa esperada numa floresta com as condições climáticas da Restinga e aproximado seus valores aos de uma floresta com distribuição de chuva menos adequada como a Floresta Estacional Semidecidual.

Devido às condições ambientais favoráveis, a decomposição nas regiões tropicais úmidas é amplamente influenciada por fatores bióticos (Lavelle et al. 1997). Gonzalez & Seastedt (2001), em trabalho realizado na América Central, encontraram que o efeito da fauna é mais pronunciado numa floresta tropical úmida do que em outra floresta tropical mais seca. De forma semelhante, no presente trabalho, o efeito da fauna foi observado na floresta com maior precipitação anual média (Floresta Atlântica de Encosta). Na floresta mais seca (Floresta Estacional Semidecidual) não houve efeito significativo. Diferentemente do que seria esperado, na Floresta de Restinga, que apresenta alta precipitação média anual e

ausência de estação seca, o efeito da fauna não foi significativo. Dada as condições climáticas favoráveis, o que poderia então explicar a ausência do efeito significativo da fauna na decomposição na Floresta de Restinga?

Como dito anteriormente, solos arenosos, como aquele observado sob a Floresta de Restinga, são caracteristicamente inférteis (Brady, 1989; Rebelo, 1994). Segundo Lüttge (1997) a disponibilidade de nutriente no solo afeta a estrutura, longevidade e susceptibilidade das plantas à herbivoria. Sobre solos pobres em N e P, como é o caso do Espodossolo da Ilha do Cardoso (Rebelo, 1994), crescem plantas com folhas pequenas, rígidas e ricas em compostos secundários, tornando-se assim, mais protegidas da herbivoria. Hipótese semelhante é defendida por Coley et al (1985), na qual relaciona a disponibilidade de recursos (luz, água e nutrientes) com a quantidade e a qualidade de defesas antiherbívoros nas plantas. De acordo com a teoria, é esperado que as folhas da Floresta de Restinga tenham longevidade alta e sejam ricas em defesas químicas quantitativas, como polifenóis e fibras. Por serem metabolicamente inativos, estes compostos são retidos nas folhas senescentes e permanecem nos tecidos das folhas que caem sobre o solo. Dessa forma, se espera que a serapilheira da Floresta de Restinga apresente baixa qualidade química, tanto em termos nutricionais quanto de qualidade de carbono. Essa expectativa foi parcialmente verificada por Rebelo (1994), que encontrou baixa qualidade nutricional na serapilheira da Floresta de Restinga da Ilha do Cardoso. Devido aos efeitos tóxicos produzidos pela baixa qualidade do recurso, a fauna decompositora pode se apresentar reduzida (Swift & Anderson, 1989). Em revisão acerca do papel dos microartrópodos no processo de decomposição, Seasted (1984) relata que o aumento na densidade desta comunidade tem sido relacionado com o aumento na qualidade do recurso. Sendo assim, a baixa qualidade nutricional do substrato da Restinga pode ser responsável por restringir o desenvolvimento da fauna localizada acima do solo, de forma que seu efeito não seja fundamental no processo de decomposição.

### *Ambiente de decomposição das raízes*

Acima da superfície, a formação florestal foi o fator que explicou grande parte da variação (64%) encontrada na porcentagem de massa remanescente após nove meses de decomposição. Outra pequena porção da variação foi explicada pela fauna (15%). De acordo com as previsões iniciais, abaixo da superfície a importância desses fatores foi invertida. No ambiente de decomposição das raízes a fauna explicou 30% da variação na porcentagem de massa remanescente, enquanto o efeito da formação florestal não foi nem mesmo significativo. Sendo assim, nossos resultados confirmam a hipótese de que no ambiente de decomposição das raízes a ordem dos fatores determinantes no processo de decomposição difere daquela encontrada no ambiente de decomposição das folhas (Silver & Miya, 2001).

A suposta explicação para estas modificações está no fato de que abaixo da superfície a comunidade decompositora está menos sujeita às variações de temperatura e umidade do que acima da superfície. Assim os demais fatores determinantes no processo de decomposição, tornam-se hierarquicamente mais importantes. Ao avaliar o efeito de fatores climáticos e qualidade do substrato sobre a decomposição de raízes, Silver & Miya (2001) encontraram que, em escalas globais, a decomposição de raízes é primariamente afetada pela qualidade química da serapilheira e secundariamente pelos fatores climáticos. Segundo os autores parâmetros químicos combinados, como a concentração de cálcio e a relação C/N do substrato, são capazes de explicar aproximadamente 85% da variabilidade encontrada nas taxas de decomposição de raízes. Por outro lado, parâmetros ambientais apresentam fraca relação.

Embora o efeito da formação florestal não tenha sido significativo, os dados demonstram que na ausência da fauna as porcentagens de massa remanescente entre as florestas são muito semelhantes, enquanto em sua presença, é possível diferenciar as florestas (Figura 13). Esses resultados sugerem a fauna como elemento chave na diferenciação da

decomposição de raízes, como também a pouca influência das diferenças abióticas existentes entre essas florestas neste processo.

Sendo o ambiente de decomposição das raízes aparentemente isolado das variações microclimáticas características da superfície do solo, parece lógico esperar um importante papel da fauna neste ambiente. Segundo Beare et al. (1992), em agroecossistemas a serapilheira enterrada mantém alto conteúdo de água e suporta maiores densidades de fauna e microorganismos do que a serapilheira da superfície. Esses autores encontraram que a densidade de bactérias foi de 7-9 vezes maior e de protozoários de 7-100 vezes maior na serapilheira enterrada do que naquela alocada na superfície. Ao comparar as diferenças nas densidades de organismos não dependentes do filme d'água, como fungos e artrópodes fungívoros, as diferenças foram de apenas 3-4 e 1-2 vezes, respectivamente. Em sistemas naturais, diferenças na distribuição da fauna no perfil vertical do solo são especialmente notadas em vegetações mais abertas, como as planícies dominadas por gramíneas da região temperada e as savanas da região tropical (Giller, 1996). Nesses ambientes, a fauna concentra-se nas porções do solo abaixo da superfície, protegidas das flutuações diárias de temperatura e umidade. Em ambientes onde há cobertura vegetal, como em formações florestais, tais flutuações são suavizadas e, dessa forma, espera-se uma diferença menor entre o ambiente abaixo e acima da superfície (Giller, 1996). No entanto, nossos resultados apontam maior efeito da fauna abaixo do solo do que acima da superfície. Com não foi verificada interação do efeito da fauna com a formação florestal abaixo da superfície, seria esperado que tal efeito fosse igualmente intenso nas três florestas. No entanto, por meio da observação dos dados (Figura 13) nota-se diferença na intensidade do efeito entre as florestas. Enquanto acima da superfície o efeito da fauna na Floresta de Restinga não foi significativo, abaixo da superfície o efeito foi o mais evidente entre as três florestas, sugerindo que neste tipo florestal a fauna do solo concentra-se abaixo da superfície. Florestas tropicais sobre solos

arenosos são frequentemente associadas à grande biomassa de raízes finas (Klinge, 1975; Cuevas e Medina, 1988; Silver et al., 2000). A maior alocação de carbono nas raízes estaria relacionada à intensificação na captura de nutriente e água, recursos deficientes nestes sistemas. Sendo assim, poderíamos supor que a fauna do solo na floresta de Restinga seria atraída pela ampla distribuição de recursos (raízes) e também pelas condições microclimáticas mais adequadas. Além da menor incidência de calor, abaixo da superfície é mais úmido devido a maior proximidade com lençol freático, que neste ambiente é raso. Adicionalmente, a baixa qualidade nutricional da serapilheira não é um bom atrativo para a fauna do solo deslocar-se para a superfície. Na Floresta Atlântica o efeito da fauna foi menos intenso do que observado na Floresta de Restinga. Na Floresta Atlântica a distribuição da fauna no perfil vertical deve ser mais homogênea, pois as condições à 10cm da superfície devem ser muito semelhantes às condições da superfície. Além da incidência de luz ser menor do que nas demais florestas (Muniz, 2004), diminuindo então variações climáticas, seu solo rico em argila tem maior capacidade de retenção de umidade do que o solo arenoso da Restinga. A sazonalidade climática característica da Floresta Estacional pode ser o fator responsável pelo efeito pouco intenso da fauna abaixo do solo. Apesar de parcialmente protegida das variações climáticas intensas na superfície, situações como as simuladas neste experimento (10 cm abaixo da superfície) podem ainda não representar as condições ideais para atividade da fauna nestas florestas.

### 3.5 Conclusões

Nossos resultados sugerem que a importância relativa dos fatores determinantes do processo de decomposição não é a mesma para folhas e raízes. Acima da superfície o tipo florestal tem papel primordial sobre o processo de decomposição e a fauna do solo tem papel secundário. Abaixo do solo a fauna torna-se o fator principal e o efeito do tipo florestal não é sequer significativo.

Excluindo-se a fauna, o efeito do tipo florestal é o provável resultado da interação de fatores bióticos (microorganismos), edáficos e também climáticos. A partir disso, poderíamos considerar que em um cenário de mudanças climáticas globais, onde elevações de gases estufas na atmosfera são relacionadas com modificações na temperatura e pluviosidade, nossos resultados indicam que a decomposição de folhas é bem mais susceptível a tais mudanças do que a decomposição de raízes.

Apesar da importância secundária acima do solo, a fauna apresentou papel relevante na diferenciação da decomposição nas duas florestas úmidas, devido a seu papel essencial na Floresta Atlântica de Encosta. Estes resultados confirmam o importante papel da fauna na decomposição de folhas em florestas úmidas tropicais e a conseqüente necessidade de incorporação dessa informação em modelos de simulação para que possam ser usados com mais sucesso na região tropical. Além disso, o relevante papel da fauna na Floresta Atlântica de Encosta indica que maior consideração deve ser dada aos efeitos de práticas de mudança de uso da terra sobre os organismos decompositores dessas florestas. Se realmente houver relação entre perturbação na cadeia alimentar dos detritívoros e processos ecossistêmicos, a conseqüência indireta poderia ser substancial efeito sobre a ciclagem de nutrientes e interferência na sustentabilidade do sistema. Tais conseqüências implicariam em dificuldades na recuperação de áreas degradadas.

Muito menos atenção tem sido dada à importância dos fatores bióticos na decomposição de raízes. No entanto, nossos resultados demonstram que nas florestas estudadas, a fauna é fator essencial, principalmente na Floresta de Restinga. Segundo Aerts et al, (1992) em ambientes com limitações de nutrientes, como é o caso de florestas tropicais sobre solos arenosos, a decomposição de raízes representa uma importante fonte de recursos minerais no solo afetando diretamente a produtividade primária. Nossos resultados indicam que os fatores bióticos envolvidos na decomposição de raízes devem ser melhor estudados, principalmente nas florestas arenosas, onde há grande alocação de carbono abaixo do solo. Nestes casos, é possível que a fauna do solo represente não apenas um fator essencial no processo de decomposição, mas também na sustentabilidade do sistema.

## 4. EXPERIMENTO NATIVAS

### 4.1 Objetivos e predições

Este outro experimento, aqui denominado Experimento Nativas, foi desenvolvido para avaliar o efeito do substrato e da formação florestal na decomposição de folhas de quatro espécies nativas em trechos das quatro principais formações florestais do Estado de São Paulo.

Baseando-se em dados da literatura espera-se que:

- **Formação florestal:** tal efeito seja significativo e correlacionado com características climáticas de cada área, especificamente intensidade e distribuição da precipitação. Quanto maior a intensidade de chuvas e menor a extensão da estação seca, maiores são as taxas de decomposição esperadas.
- **Substrato:** tal efeito esteja correlacionado com os principais parâmetros químicos levantados na literatura. Sendo assim, espera-se que quanto maiores as taxas de decomposição menores sejam as relações C/N, C/P, lignina/N e a concentração de lignina.

### 4.2 Material e método

#### 4.2.1 Áreas de Estudo

Este experimento foi desenvolvido nas quatro áreas de estudo descritas no capítulo 2.

### **4.2.2 Metodologia**

Neste experimento também foi utilizado o método de confinamento de serapilheira em bolsas, descrito no tópico 3.2.2, para avaliar o processo de decomposição.

### **4.2.3 Tratamentos**

A seguir são descritos os tratamentos utilizados para acessar o efeito das formações florestais e qualidade do substrato sobre o processo de decomposição.

#### *Formação Florestal*

Para acessar o efeito de tipos florestais sobre o processo de decomposição, o estudo foi realizado em trechos de quatro tipos florestais do estado de São Paulo, descritos no capítulo 2. Cada uma dessas florestas possui características climáticas, edáficas e bióticas próprias, que por sua vez definirão o efeito de cada floresta sobre o processo de decomposição. No entanto, devido à relevante importância do clima como regulador do metabolismo dos organismos decompositores, espera-se que a intensidade e distribuição das chuvas, seja um fator fortemente explicativo no efeito gerado por estas florestas.

#### *Qualidade do substrato*

Foi escolhida uma espécie de árvore, em cada uma das quatro Formações Florestais, para que suas folhas fossem usadas como substrato nas bolsas de serapilheira. O nome das quatro espécies, as formações florestais em que foram coletadas e a Unidade de Conservação em que se localiza estão descritos na Tabela 05. Para a escolha das espécies levou-se em conta a abundância de suas folhas na serapilheira de sua respectiva área de ocorrência e a facilidade em identificá-la entre as demais folhas do chão da floresta. O levantamento de

abundância de folhas na serapilheira foi feito através de observação pessoal, já que até o momento não há nenhum trabalho sobre produção de serapilheira nas parcelas permanentes onde o estudo foi desenvolvido.

**Tabela 05:** Relação das espécies utilizadas como substrato nas bolsas de serapilheira, as formações florestais em que cada espécie foi coletada e a unidade de conservação em que a área se localiza.

ESPÉCIE	FORMAÇÃO FLORESTAL	UNIDADE DE CONSERVAÇÃO
<i>Calophyllum brasiliensis</i> Camb.	Floresta de Restinga	Parque Estadual de Ilha do Cardoso
<i>Guapira opposita</i> Vell.	Floresta Atlântica de Encosta	Parque Estadual de Carlos Botelho
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	Floresta Estacional Semidecidual	Estação Ecológica de Caetetus
<i>Copaifera langsdorfii</i> Desf.	Cerradão	Estação Ecológica de Assis

Folhas recém caídas foram coletadas do solo, entre agosto e setembro de 2003, evitando-se aquelas com evidentes características de decomposição avançada. O material foi levado ao laboratório, seco ao ar até obtenção de peso constante. Para obtenção da concentração inicial de parâmetros químicos como C/N, C/P e lignina/N e porcentagem de lignina, foram realizadas análises químicas de C e N pelo Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) e análises de P e lignina pelo Laboratório de Ecologia Aplicada do Departamento de Ciências Florestais da Escola de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ), ambas as instituições da Universidade de São Paulo localizadas no município de Piracicada, São Paulo. Nas análises químicas foram empregadas as seguintes metodologias:

- a) Determinação de lignina: realizada através de digestão em ácido sulfúrico 72% como descrito em Effland (1977).
- b) Fósforo: verificado através do método colorimétrico aplicado posteriormente a digestão nitro-perclórica (4;0,5) vandato-molibdato de amônio como descrito em Malavolta et al (1989).

c) Nitrogênio e Carbono: verificada através da metodologia de isótopos estáveis. As composições isotópicas de carbono e nitrogênio foram determinadas pela combustão “on-line” da amostra por CF-IRMS em um analisador elemental Carlo Erba (CHN-1110) acoplado ao espectrômetro de massas Finnigan Delta Plus. Os gases CO<sub>2</sub> e N<sub>2</sub> liberados foram purificados de outros sub-produtos da combustão e separados por cromatografia gasosa antes de serem injetados no espectrômetro de massas (Farquhar et al, 1989).

#### **4.2.4. Confeção das bolsas de serapilheira**

Foram confeccionadas bolsas de 10 x 15 cm com malha de náilon de 2 mm e costuras de poliéster. Amostras de 1-2 g de substrato foram secas ao ar e colocados nas bolsas com uma etiqueta de identificação (Figura 14). Quando trazidas do campo as amostras foram levadas à estufa à 55°C antes da repesagem. Dessa forma, para comparação do peso inicial com o peso final, seria necessário estabelecer o peso inicial seco à estufa nesta mesma temperatura para cada uma das amostras. No entanto, como a intensa perda da umidade pode interferir no processo decomposição, as amostras foram apenas secas ao ar e os respectivos pesos secos à estufa foram estimados através de fatores de conversão. Então, durante o processo de preparação das amostras que iriam ao campo, quinze amostras extras de dois gramas de folhas secas ao ar de cada espécie foram pesadas, secas em estufa a 55° C, e repesadas. A partir desses dados calculou-se o fator de conversão (média de massa seca ao ar/média de massa seca em estufa) de cada espécie e dividindo-o pelos valores de massa seca ao ar estimou-se a massa seca em estufa de cada amostra.



**Figura 14:** Seqüência das etapas para confecção das bolsas de serapilheira. A) Folhas de *C. brasiliensis* secas ao ar; B) Material utilizado para preparação da bolsa de serapilheira; C) Detalhe da malha da bolsa; D) Pesagem do substrato; E) Inserção do substrato dentro da bolsa de náilon e fechamento com grampo galvanizado; F) Bolsas de serapilheira.

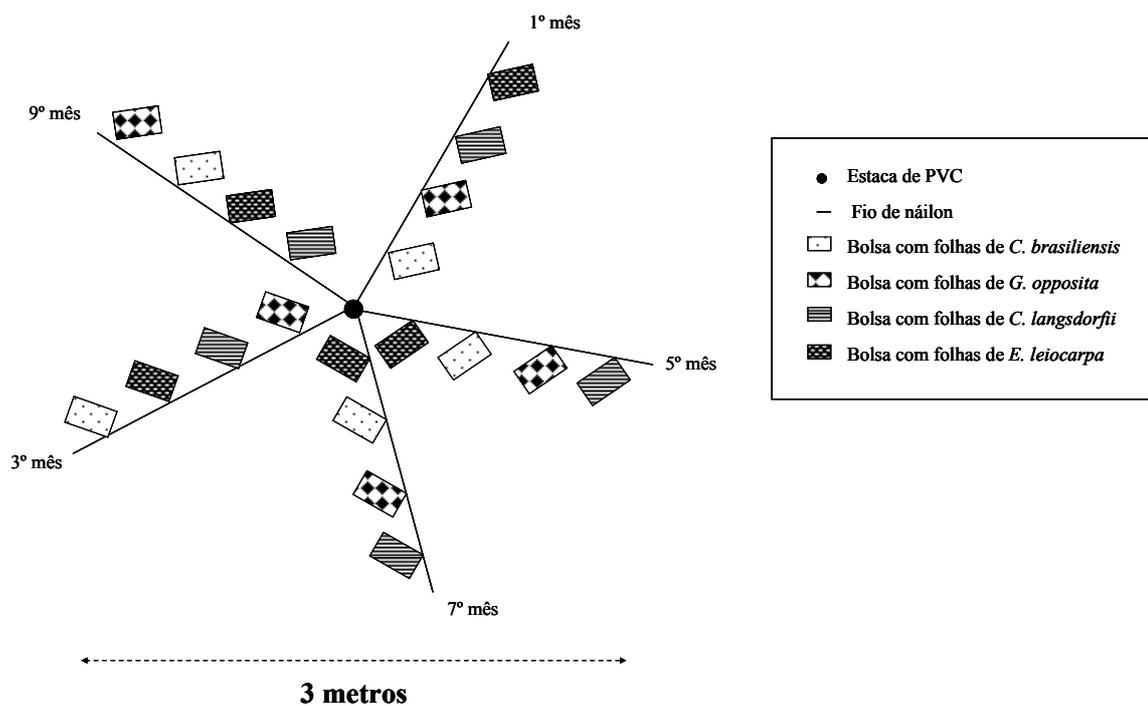
#### 4.2.5 Desenho experimental

Foram estabelecidas quatro réplicas de cada substrato para cada uma das formações florestais. Assim como no Experimento Exóticas, as bolsas de serapilheira foram colocadas no campo no início da estação chuvosa (outubro/2003) e coletadas depois de 1, 3, 5, 7 e 9 meses. Neste experimento foram monitoradas 320 bolsas de serapilheira (4 tipos florestais; 4 espécies; 4 réplicas e 5 recoletas), 80 bolsas de serapilheira em cada área de estudo.

Em cada uma das florestas, as bolsas de serapilheira foram distribuídas em quatro blocos. Os critérios utilizados para a distribuição dos blocos na parcela permanente foram:

tipo de solo (os blocos estão localizados sobre as manchas de solo dominante de cada área), declividade (porções mais planas do relevo) e distância de trilhas (no mínimo 10 m).

No centro de cada bloco foi fixada uma estaca de PVC de aproximadamente 60 cm enterrada perpendicularmente à superfície. As bolsas de serapilheira que foram retiradas na mesma data estavam ligadas por um fio de náilon de 1,5 m de comprimento, que por sua vez estava preso por uma das extremidades à estaca. Cada bloco possuía cinco fios de náilon presos à estaca central e a cada fio de náilon estavam presas quatro bolsas de serapilheira, cada uma com folhas de uma espécie (Figura 15). Os fios de náilon com bolsas de serapilheira foram colocados na superfície do solo mineral.



**Figura 15:** Esquema da disposição de um bloco com as bolsas de serapilheira do Experimento Nativas.

Em cada coleta foi retirado um fio de náilon por bloco, totalizando 16 bolsas de serapilheira por área de estudo. Cada uma das bolsas foi retirada do fio de náilon e colocada individualmente em um saco de papel etiquetado para então ser transportada ao laboratório. No laboratório, o processamento das amostras e repesagem foram feitos da mesma forma como no experimento anterior, descrito no último parágrafo do tópico 3.2.5.

#### **4.2.6 Análise estatística**

Depois de verificado o cumprimento dos pressupostos pertinentes foi aplicada uma ANOVA de medidas repetidas para avaliar o efeito do tempo, formações florestais e qualidade de substrato sobre a porcentagem de massa remanescente ao longo de nove meses de decomposição. Esta variação de ANOVA foi aplicada devido à dependência existente entre as bolsas localizadas num mesmo bloco (Gotelli & Ellison, 2004).

Um segundo tipo de análise frequentemente aplicado em trabalhos sobre decomposição é o ajuste a modelos matemático que estimam constantes que descrevem a perda de massa ao longo do tempo. Além de descrever a decomposição de forma simplificada e assim facilitar comparações, esse tipo de análise é também importante para obter idéias sobre a biologia do processo de decomposição como um todo (Wieder & Lang, 1982; Ezcurra & Becerra, 1987). Aos dados do presente experimento foi aplicado o modelo de decaimento exponencial simples inicialmente proposto por Jenny et al. (1949) e posteriormente discutido em detalhes por Olson (1963).

$$X_t/X_0 = e^{-kt}$$

onde:

$X_t/X_0$  = proporção de massa remanescente no tempo t

t = tempo decorrido

e = a base dos logaritmos naturais

k = a taxa constante de decomposição

Neste modelo a proporção de massa que é perdida por unidade de tempo é constante. Embora em alguns casos este não seja o modelo mais adequado para descrever o processo de decomposição (Ezcurra & Becerra, 1987), ele é freqüentemente o mais utilizado devido a sua simplicidade em resumir o processo em um único parâmetro (k), facilitando comparações entre conjuntos de dados (Wieder & Lang, 1982, Harmon et al., 1999).

O modelo foi ajustado aos dados através de uma regressão não-linear das médias de massa remanescente ao longo do tempo. Tais regressões são importantes para avaliar a propriedade com que o modelo descreve os dados observados e assim validar as interpretações da constante k (Wieder & Lang, 1982, Harmon et al., 1999).

#### **4.3 Resultados**

Assim como observado no Experimento Exóticas, as maiores perdas de massa estão geralmente acompanhadas de maiores variações em torno da média (Tabela 06). Esta observação reflete o caráter cumulativo do processo de decomposição, pois com o passar do tempo, diferenças entre as réplicas são intensificadas devido às variações locais relacionadas ao microclima, comunidade decompositora e qualidade química do substrato da mesma espécie.

**Tabela 06:** Porcentagem de massa remanescente de folhas de quatro espécies arbóreas em quatro formações florestais em diferentes períodos de exposição à decomposição (n=4; \*n=3). CV= coeficiente de variação (%).

	35 dias			98 dias			149 dias			218 dias			269 dias		
	Média	DP	CV	Média	DP	CV	Média	DP	CV	Média	DP	CV	Média	DP	CV
<i>C. brasiliensis</i>															
Atlântica	96.0	1.7	<b>1.8</b>	81.2	6.1	<b>7.5</b>	73.5	2.7	<b>3.7</b>	61.1	7.6	<b>12.4</b>	60.6	5.8	<b>9.5</b>
Restinga	97.5	1.2	<b>1.2</b>	88.7	2.6	<b>2.9</b>	73.4	7.2	<b>9.8</b>	65.0	3.0	<b>4.6</b>	54.9	7.6	<b>13.8</b>
Estacional	98.2	0.46	<b>0.5</b>	87.1	1.6	<b>1.8</b>	81.6	3.6	<b>4.4</b>	73.6	4.1	<b>5.6</b>	69.5	8.8	<b>12.6</b>
Cerradão	98.1	1.9	<b>1.9</b>	92.1	2.0	<b>2.2</b>	82.5	0.3	<b>0.4</b>	80.6	2.3	<b>2.8</b>	74.7	6.8	<b>9.1</b>
<i>G. opposita</i>															
Atlântica	80.7	2.0	<b>2.5</b>	60.1	0.7	<b>1.2</b>	55.4	9,5	<b>17.1</b>	31.4	14.3	<b>45.5</b>	25.3	14.0	<b>55.5</b>
Restinga	85.5	2.2	<b>2.6</b>	51.1	13.3	<b>26.0</b>	45.9	16.1	<b>35.1</b>	30.7	14.3	<b>46.6</b>	30.7	14.0	<b>45.6</b>
Estacional	94.6	4.5	<b>4.8</b>	73.6	3.9	<b>5.3</b>	62.6	6.1	<b>9.7</b>	62.7	9.6	<b>15.3</b>	55.7	6.7	<b>12.0</b>
Cerradão	92.8	4.0	<b>4.3</b>	74.2	4.2	<b>5.7</b>	80.8	10.9	<b>13.5</b>	64.9	24.6	<b>37.9</b>	67.5	13.8	<b>20.5</b>
<i>C. langsdorfii</i>															
Atlântica	85.4	1.2	<b>1.4</b>	64.0	1.3	<b>2.0</b>	52.4	4.8	<b>9.2</b>	25.4	13.5	<b>53.1</b>	17.0	7.8	<b>46.0</b>
Restinga	85.9	1.5	<b>1.7</b>	58.7	2.0	<b>3.4</b>	49.8	3.9	<b>7.8</b>	35.3	15.0	<b>42.4</b>	36.8	4.2	<b>11.4</b>
Estacional	90.4	2.0	<b>2.2</b>	72.2	3.6	<b>5.0</b>	65.1	6.3	<b>9.7</b>	51.8	4.4	<b>8.5</b>	52.4	14.7	<b>28.1</b>
Cerradão	90.5	0.5	<b>0.5</b>	75.4	5.2	<b>6.9</b>	36.9	18.0	<b>48.8</b>	42.0	25.0	<b>59.5</b>	46.4	19.0	<b>41.9</b>
<i>E. leiocarpa</i>															
Atlântica	69.6	4.7	<b>6.7</b>	46.9*	24,5*	<b>52,2*</b>	9.8	12.8	<b>130.6</b>	6.2	3.0	<b>48.4</b>	1.4	0.5	<b>34.8</b>
Restinga	70.9	3.4	<b>4.8</b>	47.4	9.1	<b>19.2</b>	45.3	3.7	<b>8.2</b>	20.0	7.3	<b>36.5</b>	20.1	10.1	<b>50.4</b>
Estacional	78.0	4.2	<b>5.4</b>	66.1	6.1	<b>9.2</b>	38.8	6.9	<b>17.8</b>	38.2	8.0	<b>20.9</b>	19.2	9.2	<b>47.7</b>
Cerradão	80.3	0.8	<b>1.0</b>	62.0	14.0	<b>22.6</b>	61.0	12.8	<b>21.0</b>	46.5	11.5	<b>24.7</b>	44.7	19.0	<b>42.4</b>

De acordo com o desenho experimental, foi avaliada a homogeneidade de variância entre as quatro formações florestais de cada espécie em cada um dos tempos de exposição. Se considerado os resultados do teste de Levene e Cochran, apenas os dados referentes à *G. opposita* após 98 dias e *C. brasiliensis* após 149 dias de decomposição não apresentam variâncias homogêneas entre as quatro florestas em um dos dois testes. Variâncias heterogêneas tendem a aumentar o erro tipo I, ou seja, aumentam a probabilidade de detectar diferenças entre tratamentos quando a hipótese nula é verdadeira (Gotelli & Ellison, 2004). Por outro lado, embora a ausência de homogeneidade tenha ocorrido apenas em uma pequena porção dos dados, seu descarte acarretaria também a eliminação de dados que atendem aos pressupostos (as demais espécies avaliadas após 98 e 149 dias de decomposição que apresentam homogeneidade das variâncias). Ao ponderar a eliminação de porção significativa

de dados ou correr o risco de aumentar o erro tipo I, foi optado pela segunda opção em que o conjunto completo de dados foi considerado.

### **Análise de variância**

A ANOVA de medidas repetidas demonstrou o efeito significativo dos fatores tempo, formação florestal e espécie (Tabela 07). No entanto, além desses efeitos isolados, foram verificadas interações positivas entre tais fatores par a par e também a interação dos três fatores (Tabela 07). Dessa forma, os resultados foram analisados e interpretados à luz dessas interações.

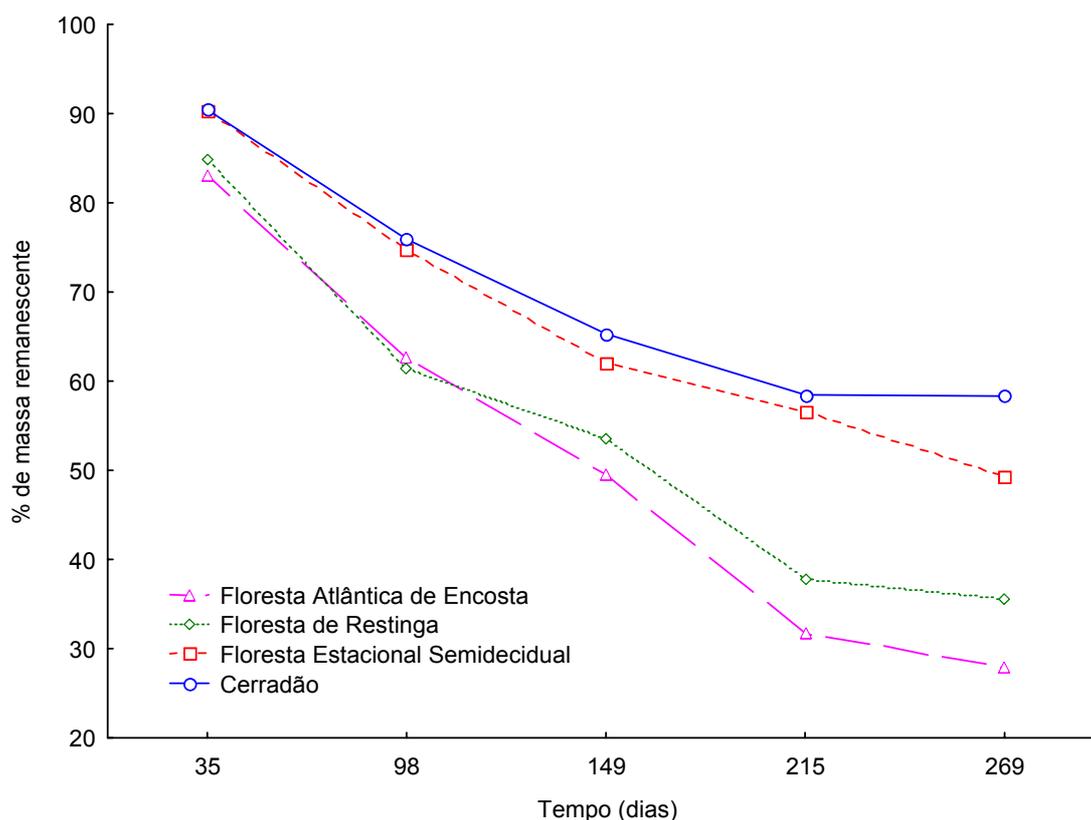
**Tabela 07:** Resultado da ANOVA de medidas repetidas do Experimento Nativas, sendo variável dependente porcentagem de massa remanescente. G.L.= graus de liberdade.

EFEITO	G.L.	F	P
Tempo	4	308	0,00000*
Floresta	3	52	0,00000*
Espécie	3	117	0,00000*
Tempo*Floresta	12	4,6	0,00008*
Tempo*Espécie	12	3,4	0,0003*
Floresta*Espécie	9	4,7	0,0005*
Tempo*Floresta*Espécie	36	1,7	0,015*

\* indicam que a o efeito do tratamento foi significativo ( $\alpha=0,05$ ).

### *Tipos Florestais*

Tanto o tempo de exposição quanto o tipo de floresta foram fatores extremamente significativos na perda de massa de folhas. No entanto, a intensidade do efeito gerado pela floresta varia de acordo com o tempo de exposição (evidenciada pela interação entre os fatores Tempo e Floresta; Tabela 07). Após um mês de exposição, não há diferença significativa entre a porcentagem de massa remanescente das quatro florestas, estando os valores médios por volta de 87%. Nos meses subsequentes, as perdas de massa são intensificadas, assim como a diferença entre as porcentagens de massa remanescente entre as quatro florestas (Figura 16). De maneira geral, o valor de porcentagem de massa remanescente é menor na Floresta Atlântica seguida pela Floresta de Restinga, pela Floresta Estacional, e por último pelo Cerradão (Figura 16). Apesar da seqüência observada, a magnitude da diferença entre as florestas não é a mesma. Diferenças mais marcantes separam as florestas mais úmidas (Floresta Atlântica e Restinga) das sazonais (Floresta Estacional e Cerradão) (Figura 16). Apesar de identificado um padrão geral, a interação entre os fatores floresta e espécie juntamente com a interação conjunta entre fatores tempo, floresta e espécie (Tabela 07) indicam que o efeito gerado pelo tipo florestal ao longo do tempo varia de acordo com a espécie avaliada.



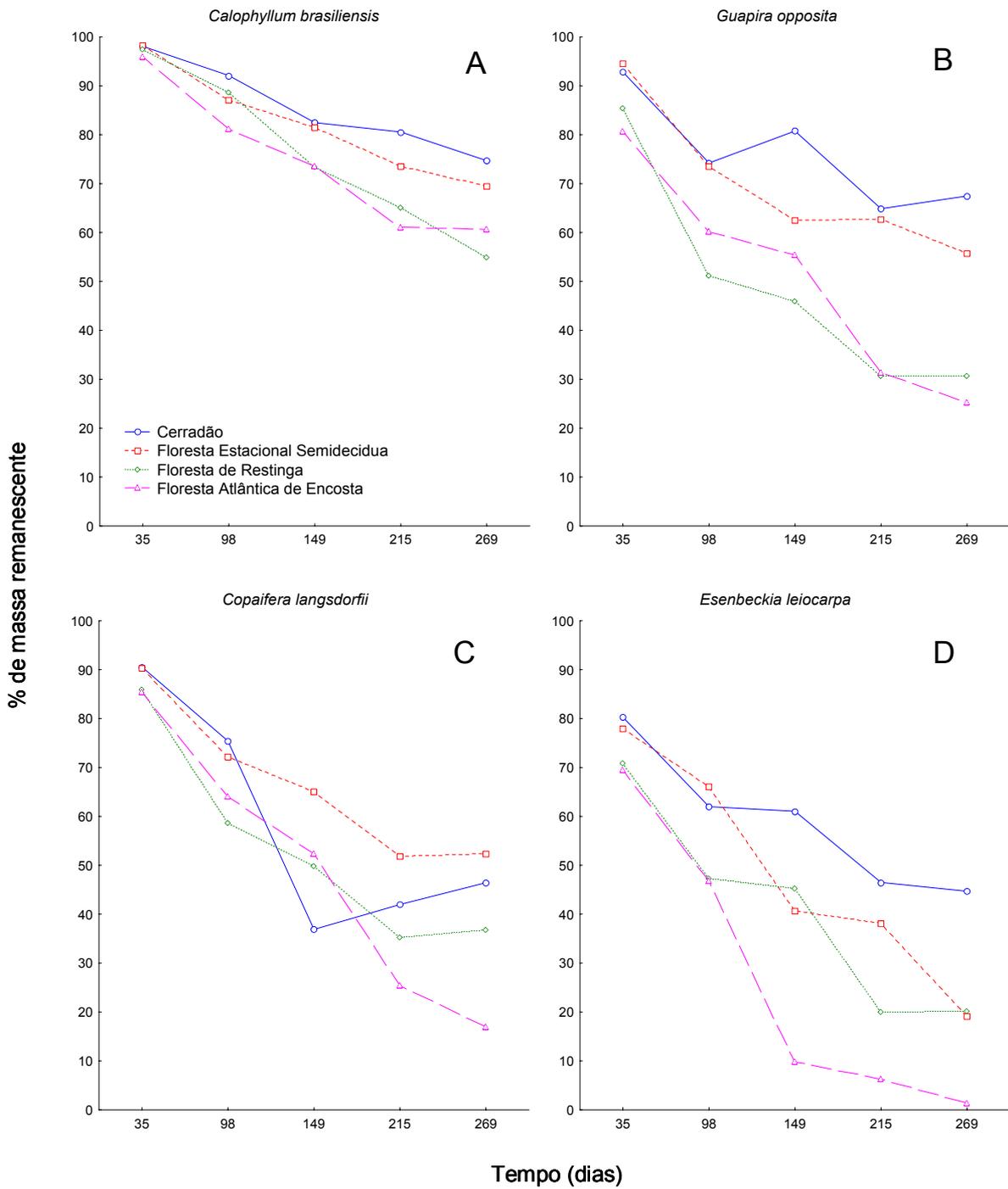
**Figura 16:** Decaimento de massa em quatro formações florestais durante 269 dias de decomposição. Os dados registrados representam a média de porcentagem de massa remanescente de folhas de quatro espécies arbóreas: *Calophyllum brasiliensis*, *Guapira opposita*, *Copaifera langsdorfii* e *Esenbeckia leiocarpa*.

Através da observação do decaimento de cada espécie nas quatro formações nota-se que em relação ao decaimento médio das quatro espécies diferenças mais marcantes são observadas no decaimento de *E. leiocarpa* e principalmente *C. langsdorfii* em suas respectivas áreas de origem (Figura 17).

O decaimento de massa de *C. brasiliensis* e *G. opposita* ao longo do tempo nas quatro florestas (Figura 17-A e B) foi bastante semelhante ao padrão geral estabelecido através da média das quatro espécies (Figura 16). O comportamento de decomposição das duas espécies tende a separar as duas florestas úmidas com decomposição mais intensa (Floresta Atlântica e Restinga) e as duas florestas sazonais (Floresta Estacional e Cerradão) onde a perda de massa é menor ao longo de todo experimento.

*E. leiocarpa* apresentou apenas nas primeiras duas medidas (aos 35 e 98 dias de exposição) marcantes diferenças entre florestas úmidas e sazonais (Figura 17-D). A partir de então, principalmente aos 149 e 269 dias, as porcentagens de massa remanescente da Floresta Estacional e da Restinga se aproximaram, apresentando valores mais similares entre si do que com os outros tipos florestais. Essa última observação diferencia o efeito da formação florestal gerado em *E. leiocarpa* em relação às demais espécies.

O efeito dos tipos florestais sobre o decaimento de *C. langsdorfii* apresentou-se diferenciado do observado nas demais espécies devido ao seu comportamento no Cerradão. As outras três espécies apresentam suas menores perdas de massa ao longo da maior parte do experimento neste tipo florestal (Figura 17-A, B e D). *C. langsdorfii*, por sua vez, apresentou comportamento semelhante apenas aos 35 e 98 dias de exposição. Aos 149 dias de exposição, as perdas de *C. langsdorfii* no Cerradão foram surpreendentes, apresentando a menor média de porcentagem de massa remanescente entre as quatro florestas (Figura 17-C). Nas duas medidas seguintes as porcentagens de massa remanescente foram estranhamente maiores do que na medida anterior, mas ainda menores do que os valores observados na Floresta Estacional. Ao investigar com mais detalhe os dados referentes aos 149 dias de decomposição observou-se que uma das réplicas apresentou valor muito menor do que as demais. No entanto, mesmo considerando tal dado como um outlier e o excluindo da análise, a porcentagem média de massa remanescente de *C. langsdorfii* no Cerradão após 149 dias de decomposição continua sendo a menor entre as quatro florestas (média= 45,4).

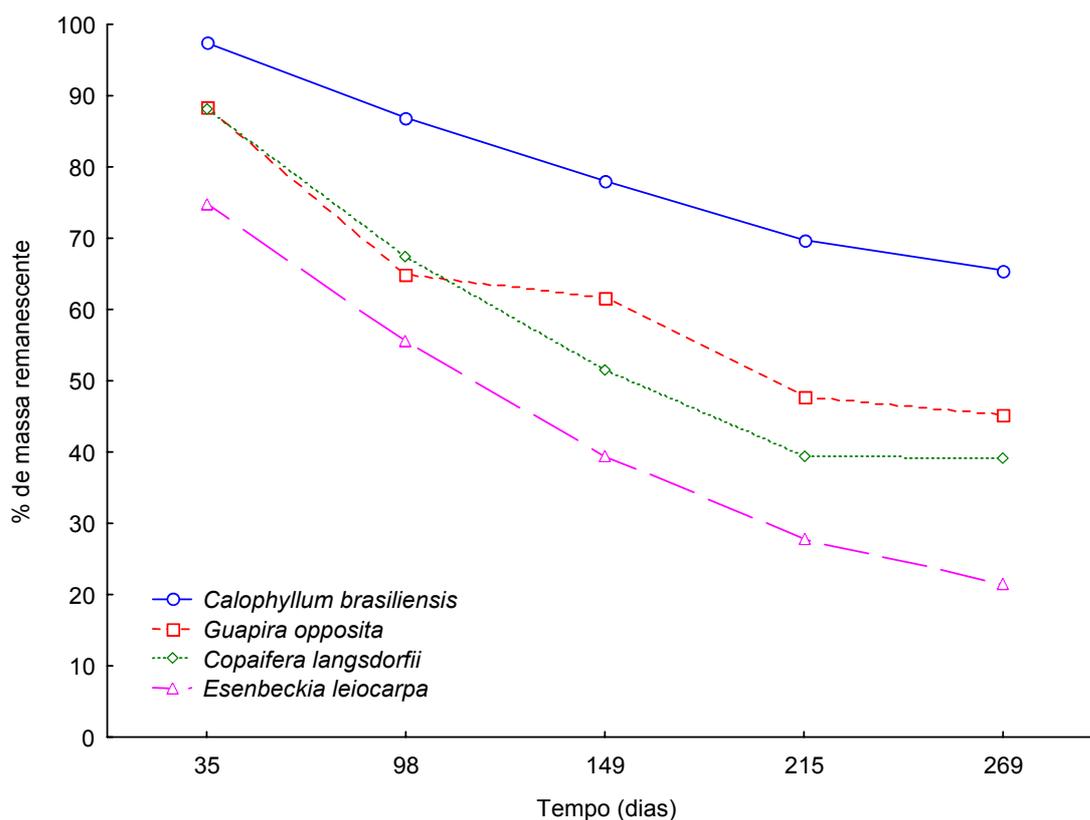


**Figura 17:** Decaimento de massa em quatro formações florestais de folhas de quatro espécies arbóreas.

### *Substrato*

O efeito gerado pelo substrato (espécie vegetal) foi fortemente significativo. Além disso, o tamanho do F indica que tal efeito explica maior porção de variação encontrada do que o efeito gerado pelas formações florestais (Tabela 07).

Assim como observado no efeito gerado pela formação florestal, o efeito do substrato é dependente do tempo de exposição (Tabela 07). Durante todo processo *C. brasiliensis* apresentou as maiores porcentagens de massa remanescente, *E. leiocarpa* apresentou as menores e *G. opposita* e *C. langsdorfii* apresentaram valores intermediários (Figura 18). No entanto, tais diferenças tiveram suas magnitudes levemente aumentadas ao longo do experimento e a partir de 149 dias de exposição foi possível diferenciar as curvas de decaimento de *G. opposita* e *C. langsdorfii* (Figura 18). Dessa forma, os resultados demonstram que as diferenças geradas, tanto pelo tipo florestal quanto qualidade do substrato, tendem a serem mais evidentes com o decorrer do tempo de exposição. Apesar desse padrão geral estabelecido pelo efeito do tipo de substrato, a interação entre os fatores tempo, substrato e formação florestal indica que tal efeito não é igual em todas as formações florestais (Tabela 07). Dessa forma, o efeito do substrato ao longo do tempo deve ser avaliado em cada uma das formações florestais.



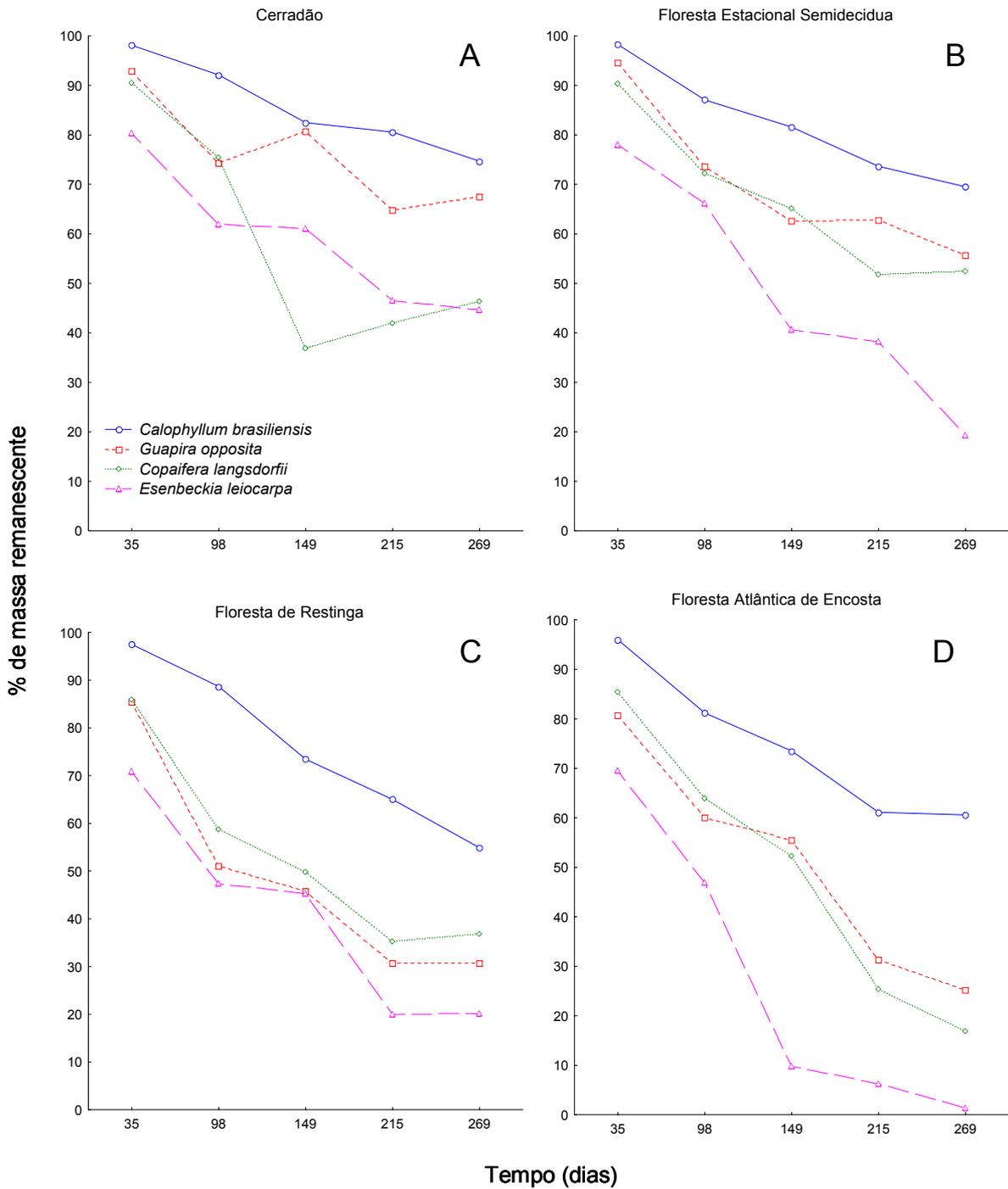
**Figura 18:** Decaimento de massa de folhas de quatro espécies arbóreas durante 269 dias de decomposição. Os dados registrados representam a média de porcentagem de massa remanescente em quatro formações florestais: Floresta Atlântica de Encosta, Floresta de Restinga, Floresta Estacional Semidecidual e Cerradão.

Na Floresta Estacional (Figura 19-B) e na Floresta Atlântica de Encosta (Figura 19-D), o comportamento de decomposição dos quatro substratos foi bastante semelhante ao observado quando considerada a média encontrada nas quatro florestas (Figura 18). *C. brasiliensis* e *E. leiocarpa* apresentaram as menores e maiores perdas de massa respectivamente. *G. opposita* obteve perdas semelhantes a *C. langsdorfii*, mas levemente menores nos últimos períodos de decomposição.

Na Floresta de Restinga comportamento de decomposição das quatro espécies foi semelhante ao observado na Floresta Estacional e Atlântica de Encosta. No entanto, apesar de *G. opposita* e *C. langsdorfii* também apresentarem perdas semelhantes entre si, as posições

são invertidas, de forma que *G. opposita* apresenta perdas de massa maiores do que *C. langsdorfii* (Figura 19-C).

No Cerradão notam-se diferenças no efeito gerado pela qualidade do substrato devido basicamente ao comportamento de decaimento de *C. langsdorfii*. Nas demais florestas *C. langsdorfii* apresentou decaimento semelhante a *G. opposita*, e intermediário à *C. brasiliensis* e *E. leiocarpa* (Figura 19-B, C e D). No Cerrado, tal comportamento é observado apenas após 35 e 98 dias de decomposição. Aos 149 dias as perdas de massa dessa espécie foram muito intensas, ao ponto de superar as perdas de *E. leiocarpa*, a espécie com maior perda de massa nas demais florestas independentemente do período analisado. No período seguinte, aos 215 dias de decomposição, apesar das perdas terem sido menores do que no período anterior, continuaram sendo maiores que *E. leiocarpa*. Ao final do experimento a perda de massa total de *C. langsdorfii* foi muito próxima a de *E. leiocarpa* (Figura 19- A).

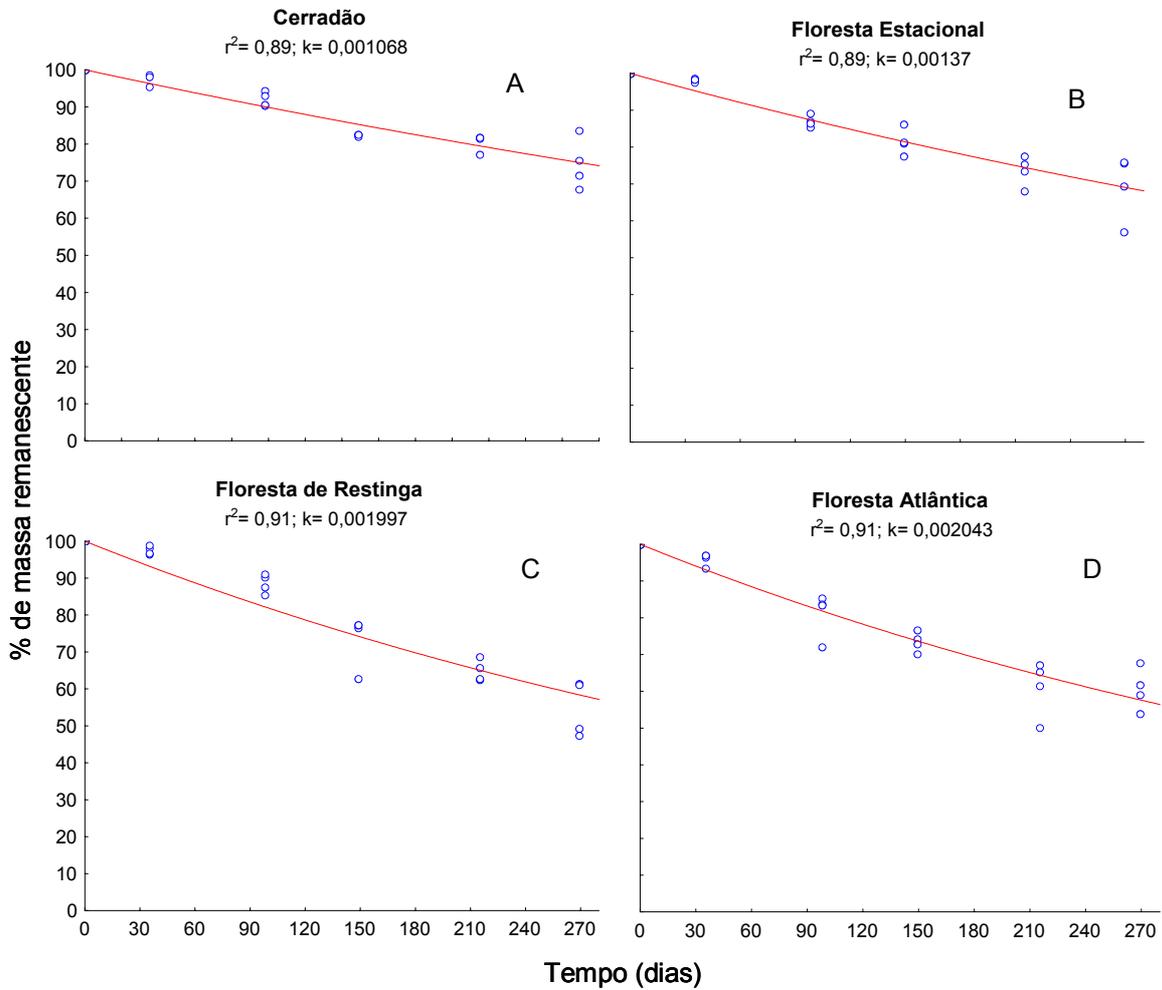


**Figura 19:** Decaimento de massa de folhas de quatro espécies arbóreas em quatro formações florestais.

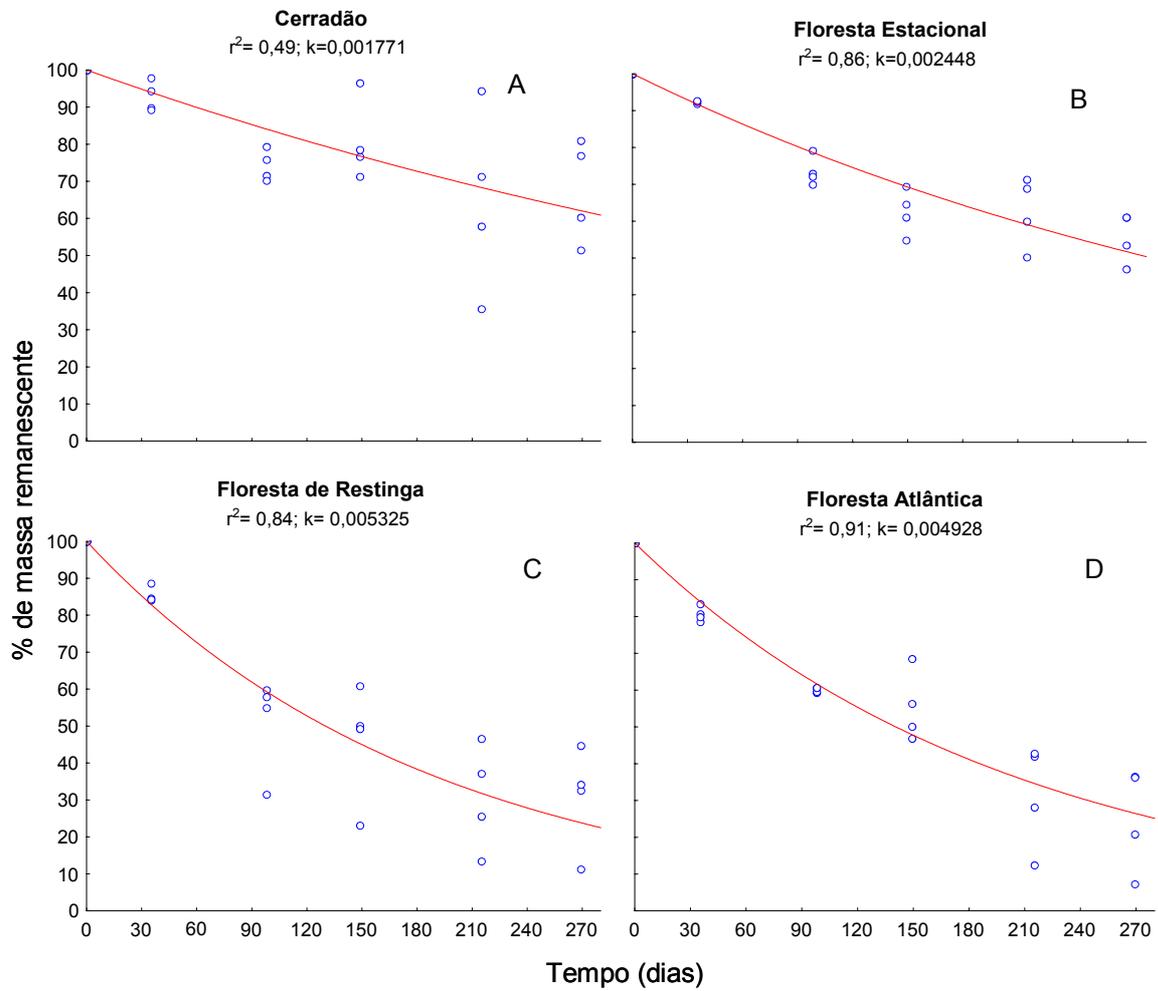
## Ajuste ao modelo exponencial simples

Os efeitos significativos da formação florestal, tipo de substrato e suas interações ao longo do tempo foram claramente identificados através da ANOVA. As diferenças geradas por cada tratamento foram investigadas através da observação do decaimento de massa das espécies nas diferentes florestas. No entanto, devido ao grande número de tratamentos e conseqüente aumento do erro tipo II e perda no poder do teste, não foram realizados testes post hoc para identificar as médias de porcentagem de massa remanescente que apresentam diferenças significativas entre si. A fim de simplificar a quantidade de informações e confirmar as diferenças observadas o decaimento de massa de cada tratamento foi ajustado ao modelo exponencial simples para o cálculo das taxas de decomposição.

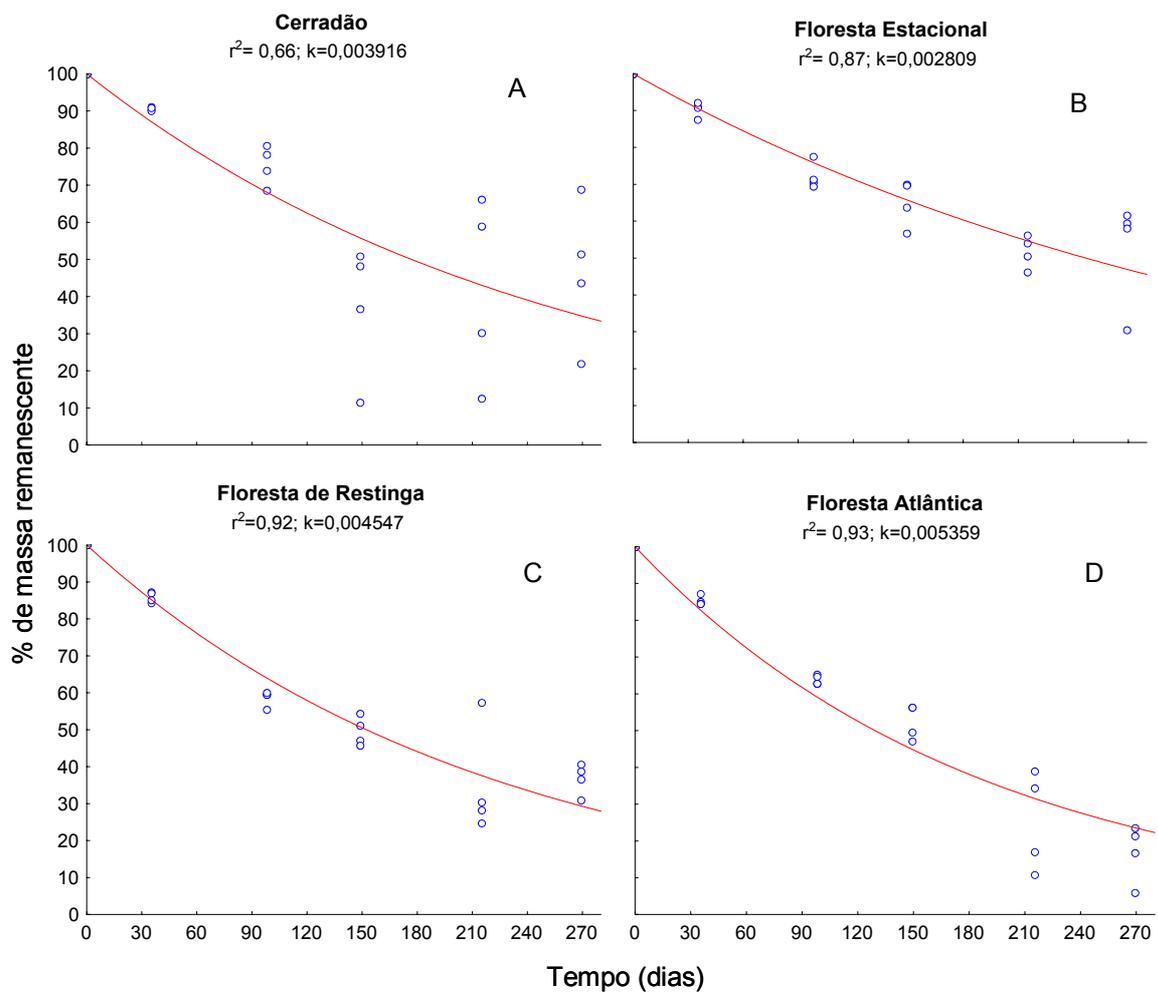
O ajuste dos dados de cada tratamento ao modelo exponencial simples foi relativamente bom, com  $R^2$  variando de 0,49 à 0,93 (Figuras 20 à 23). Dos 16 tratamentos (4 espécies x 4 florestas), 13 obtiveram  $R^2$  maior ou igual à 0,84. Os piores ajustes foram de *G. opposita* ( $R^2=0,49$ ; Figura 21-A), *C. langsdorfii* ( $R^2=0,66$ ; Figura 22-A) e *E. leiocarpa* ( $R^2=0,71$ ; Figura 23-A) no Cerradão. Como o modelo exponencial explica grande parte da variação encontrada na maior parte dos tratamentos, o  $k$  foi usado para tecer comparações entre as taxas de decomposição. Para tanto foram feitas comparações através do intervalo de confiança entre as florestas (Figura 24) e também entre as espécies (Figura 25).



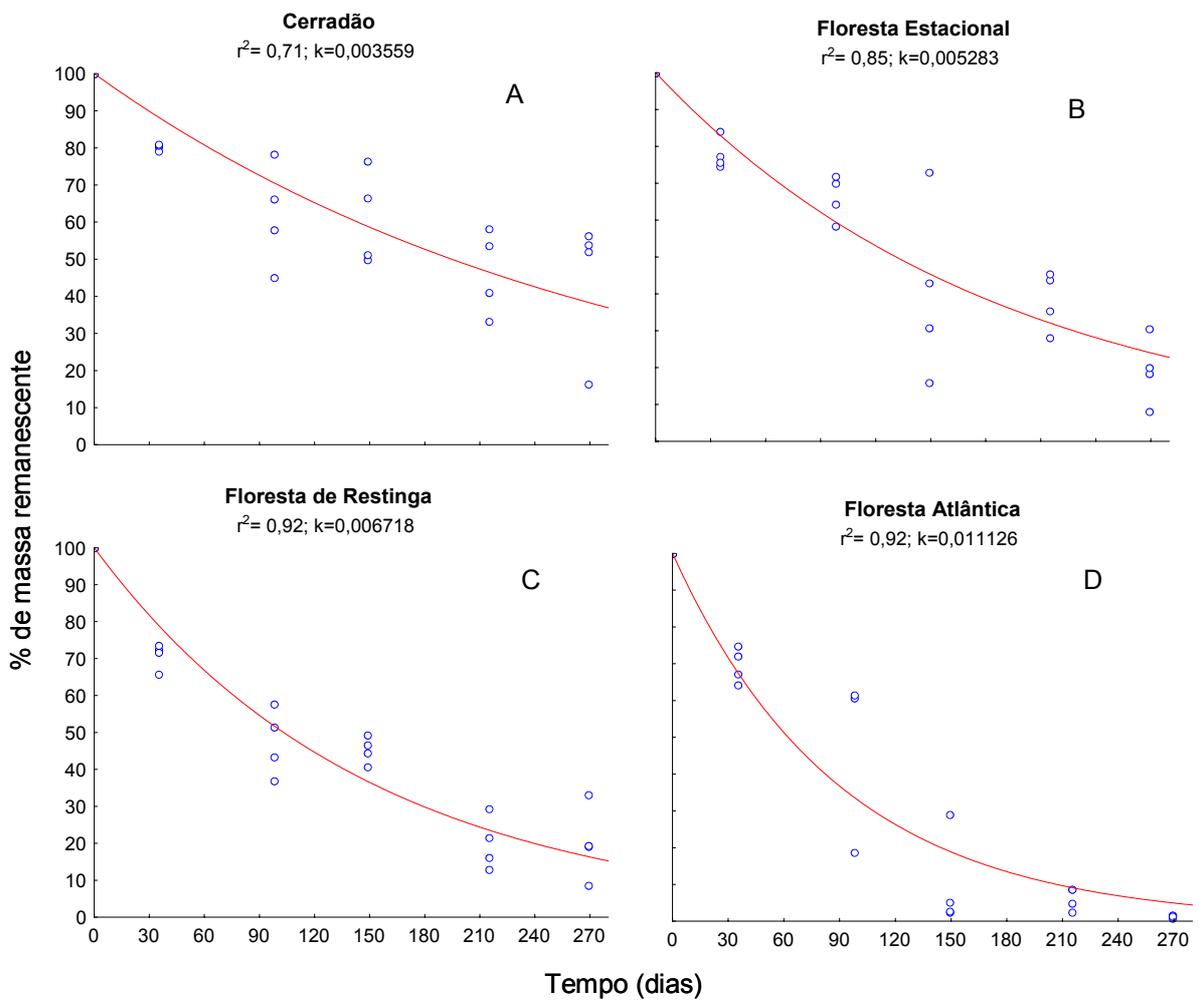
**Figura 20:** Porcentagem de massa remanescente de folhas de *Calophyllum brasiliensis* ao longo de 269 dias de decomposição e curva de ajuste ao modelo exponencial simples.  $k$ = taxa de decaimento diário calculado pelo modelo.



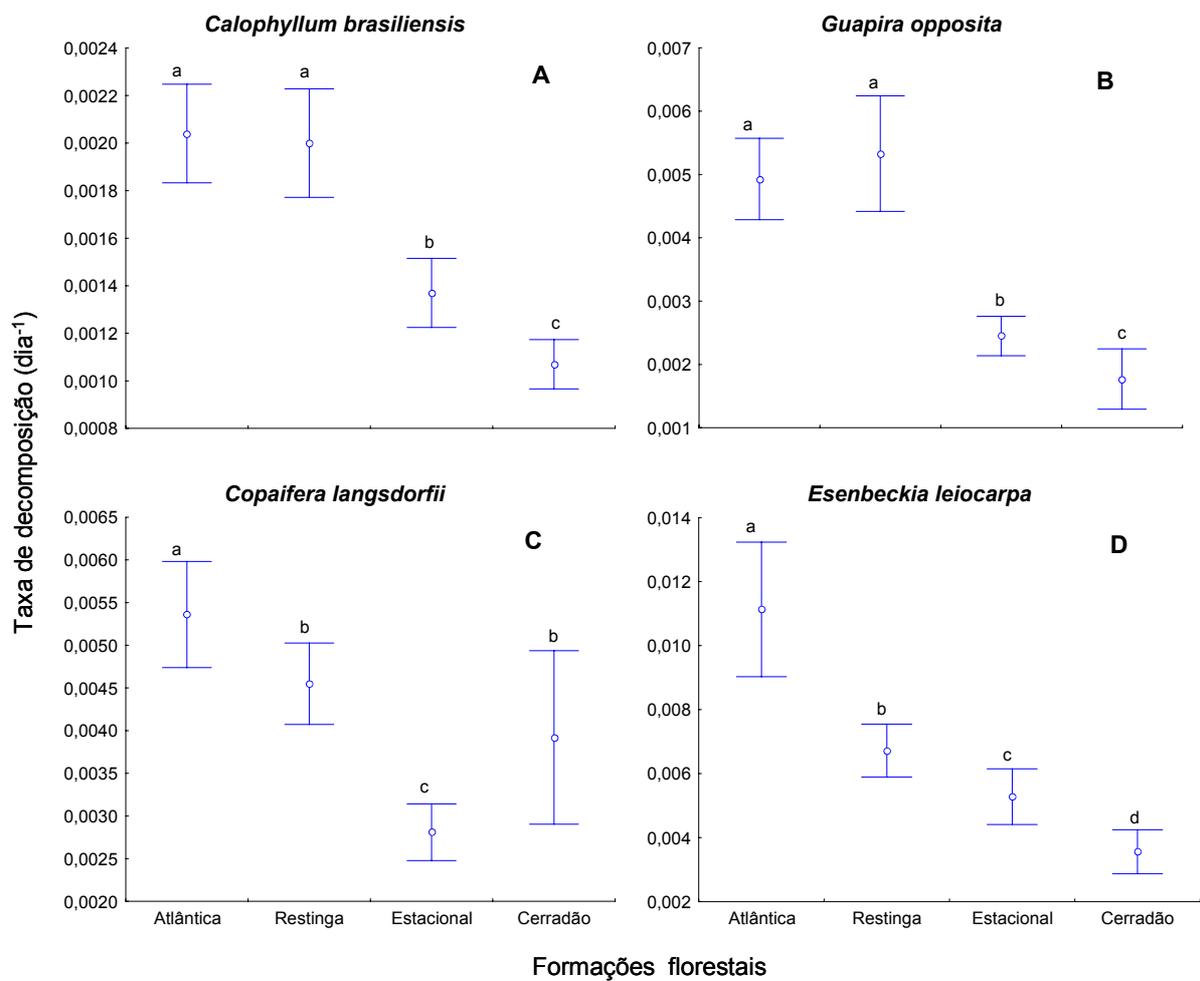
**Figura 21:** Porcentagem de massa remanescente de folhas de *Guapira opposita* ao longo de 269 dias de decomposição e curva de ajuste ao modelo exponencial simples.  $k$ = taxa de decaimento diário calculado pelo modelo.



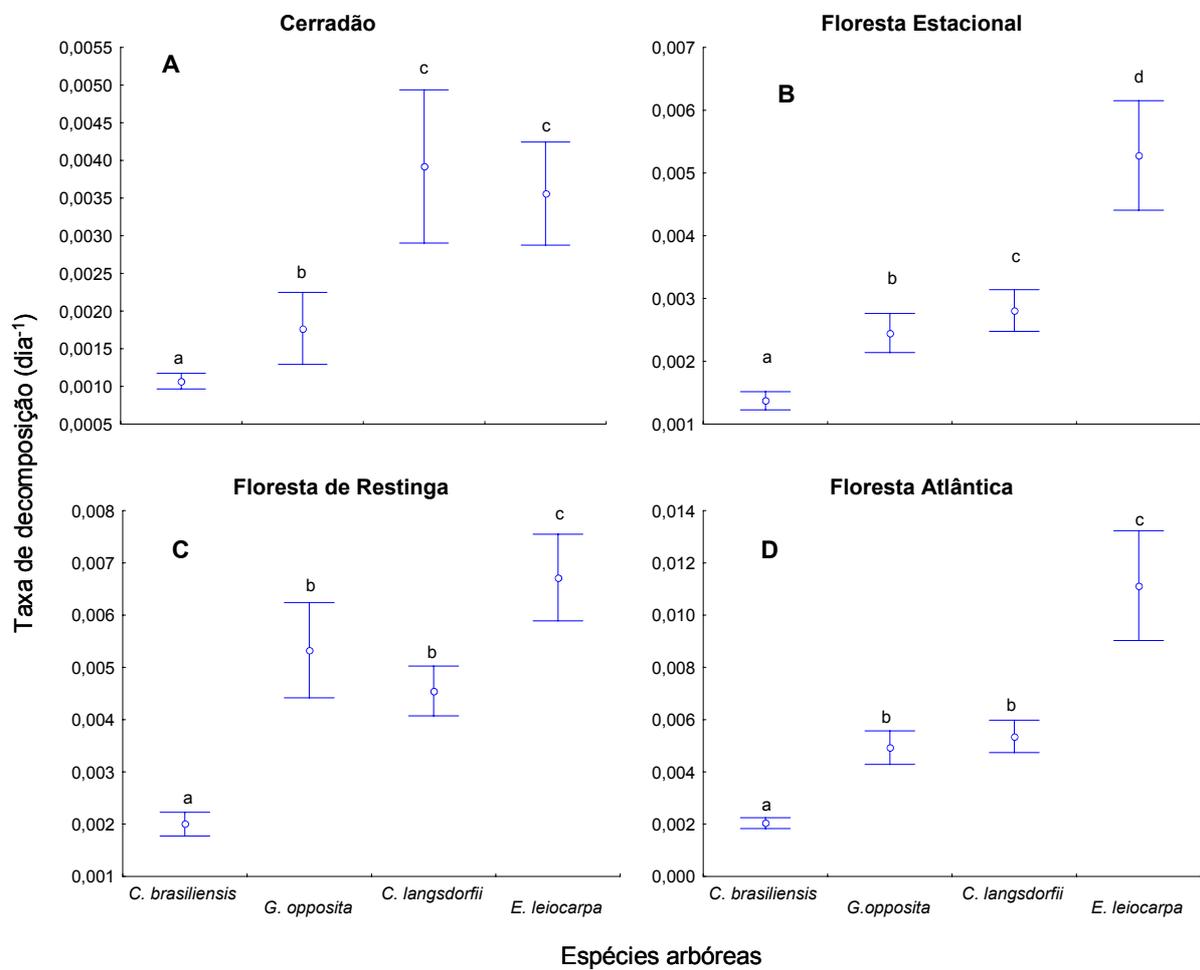
**Figura 22:** Porcentagem de massa remanescente de folhas de *Copaifera langsdorffii* ao longo de 269 dias de decomposição e curva de ajuste ao modelo exponencial simples.  $k$ = taxa de decaimento diário calculado pelo modelo.



**Figura 23:** Porcentagem de massa remanescente de folhas de *Esenbeckia leiocarpa* ao longo de 269 dias de decomposição e curva de ajuste ao modelo exponencial simples.  $k$ = taxa de decaimento diário calculado pelo modelo.



**Figura 24:** Comparações entre as taxas de decomposição diárias (k) em quatro florestas de cada espécie estudada. Letras diferentes, em cada gráfico, indicam diferenças significativas ( $\alpha= 0,05$ ) apontadas por comparação dupla dos intervalos de confiança.



**Figura 25:** Comparações entre as taxas de decomposição diárias ( $k$ ) das quatro espécies estudadas em quatro formações florestais. Letras diferentes, em cada gráfico, indicam diferenças significativas ( $\alpha= 0,05$ ) apontadas por comparação dupla dos intervalos de confiança.

## Formações Florestais

A comparação das taxas de decomposição encontradas nas quatro florestas para cada uma das espécies confirma os padrões anteriormente indicados através da observação do decaimento das espécies em cada floresta, ou seja, de maneira geral as maiores taxas de decomposição ocorreram na Floresta Atlântica, seguida da Floresta de Restinga, da Floresta Estacional e por último do Cerradão (Figura 24). Entre as florestas mais úmidas, a Floresta Atlântica ( $k= 0,0059 \text{ d}^{-1}$ ) possui taxas de decomposição em média 28% maiores do que as taxas encontradas na Floresta de Restinga ( $k= 0,0046 \text{ d}^{-1}$ ). Isso significa que na Floresta Atlântica uma folha demora, em média, 168 dias para perder 50% de sua massa ( $t_{50\%}$ ), enquanto na floresta de Restinga esse período é de 183 dias. No entanto, observa-se que essa diferença não pode ser generalizada para todas as espécies, sendo estatisticamente verificada apenas nas duas espécies com taxas mais intensas: *C. langsdorfii* e *E. leiocarpa* (Figura 24-C e 24-D). Entre as florestas tipicamente sazonais, a Floresta Estacional ( $k= 0,0030 \text{ d}^{-1}$ ;  $t_{50\%}= 292$  dias) apresenta, em média, taxas 15% maiores do que o Cerradão ( $0,0026 \text{ d}^{-1}$ ;  $t_{50\%}= 353$  dias). No entanto, as maiores diferenças encontradas estão entre as florestas mais úmidas (Atlântica e de Restinga) e as sazonais (Estacional e Cerradão). Em média, as florestas mais úmidas apresentam taxas de decomposição ( $k= 0,0053 \text{ d}^{-1}$ ) duas vezes maiores do que as florestas sazonais ( $k= 0,0028 \text{ d}^{-1}$ ), ou seja, enquanto nas florestas mais úmidas uma folha demora, em média, 176 dias para perder metade de sua massa, nas florestas sazonais esse período é de 322 dias. No entanto, apesar da maioria das espécies apresentarem maiores taxas de decomposição nas Florestas Atlântica e de Restinga, seguida pela Floresta Estacional e depois pelo Cerradão, verificou-se exceção a esse padrão geral. Ao contrário das demais espécies, que apresentam taxas de decomposição mais elevadas na Floresta Estacional do que no Cerradão, *C. langsdorfii* apresenta taxa de decomposição 40% maior no Cerradão ( $k=$

0,0039 d<sup>-1</sup>) do que na Floresta Estacional (k= 0,0028 d<sup>-1</sup>). A taxa encontrada no Cerradão é estatisticamente igual ao valor encontrado na Floresta de Restinga (Figura 24-C).

### *Substrato*

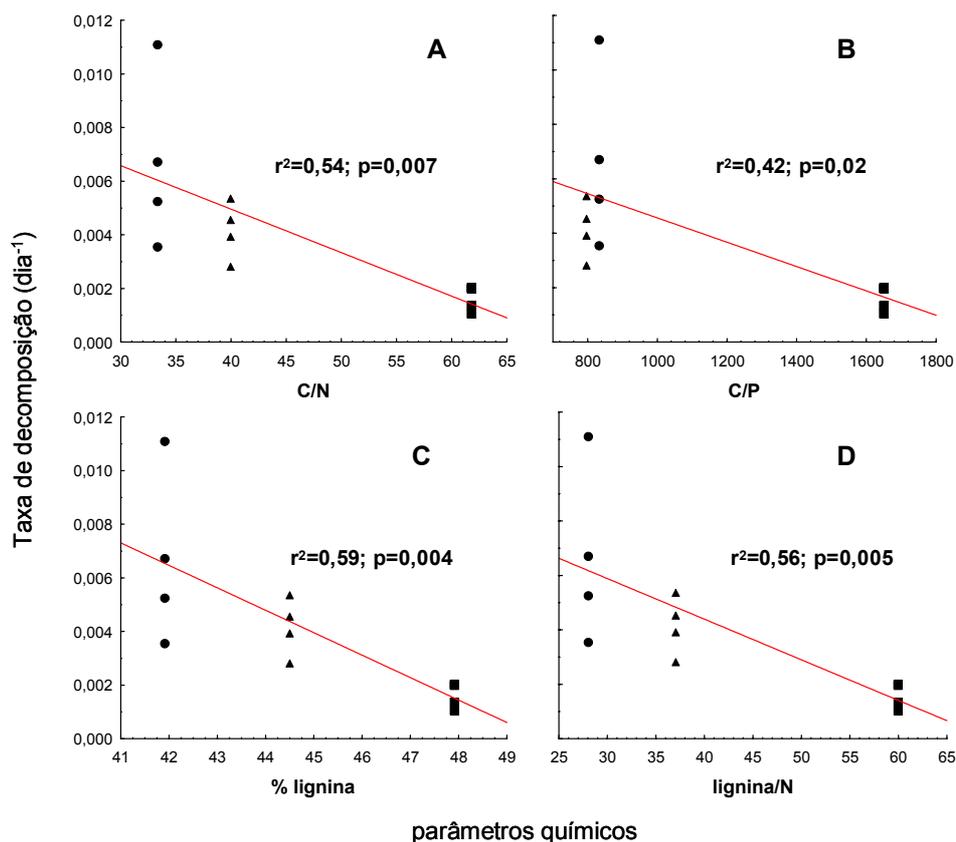
Ao comparar as taxas de decomposição das quatro espécies em cada tipo florestal (Figura 25), observa-se que, de maneira geral as maiores taxas de decomposição ocorreram nas folhas de *E. leiocarpa* (em média k= 0,0067 d<sup>-1</sup>; t50%= 122 dias), seguidas de *C. langsdorfii* (em média k= 0,0042 d<sup>-1</sup>; t50%= 176 dias), depois *G. opposita* (em média k= 0,0036 d<sup>-1</sup>; t50%= 236 dias) e por último *C. brasiliensis* (em média k= 0,0016 d<sup>-1</sup>; t50%= 460 dias). As diferenças mais marcantes são observadas entre *E. leiocarpa* e *C. brasiliensis*, em que a primeira tem, em média, taxa de decomposição quatro vezes maior. A exceção à ordem citada é a comparação entre *C. langsdorfii* e *E. leiocarpa* no Cerradão (Figura 25-A). Nas demais florestas, *E. leiocarpa* apresenta taxas de decomposição sempre maiores (48 à 107%) do que *C. langsdorfii* (Figuras 25-B, 25-C e 25-D). No entanto, no Cerradão não há diferença significativa entre as taxas das duas espécies.

As análises de qualidade do substrato demonstraram que a maior relação C/N, lignina/N, assim como a maior concentração de lignina foi encontrada em *C. brasiliensis*, seguida de *C. langsdorfii*, *E. leiocarpa* e *G. opposita*. Em se tratando da relação C/P esta seqüência foi modificada pela inversão entre *C. langsdorfii* e *E. leiocarpa* (Tabela 08). A correlação entre cada um desses parâmetros químicos e as taxas de decomposição das espécies nas quatro florestas estudadas não foi significativa em nenhum dos casos. No entanto, essas correlações tornam-se significativas quando *G. opposita* é excluída das análises. Isso ocorreu porque a maior relação C/N, lignina/N, assim como a maior concentração de lignina encontrada em *C. brasiliensis*, seguida de *C. langsdorfii* e *E. leiocarpa* é inversamente proporcional às taxas de decomposição dessas espécies. Esses três parâmetros químicos

apresentam correlações muito semelhantes com as taxas de decomposição das três espécies nas quatro florestas estudadas (Figura 26A, C e D). Quanto à relação C/P, sua correlação com as taxas de decomposição é menor devido à inversão entre *C. langsdorfii* e *E. leiocarpa* (Figura 26B).

**Tabela 08:** Concentração inicial de parâmetros químicos das folhas das quatro espécies arbóreas utilizadas no “Experimento Nativas” como substrato.

ESPECIE	%C	%N	%P	% lignina	C/N	C/P	lignina/N
<i>C.brasiliensis</i>	49,4	0,8	0,03	47,9	61,8	1647	59,9
<i>G. opposita</i>	44,4	3,5	0,13	36,8	12,7	342	10,5
<i>C. langsdorfii</i>	47,9	1,2	0,06	44,5	39,9	798	37,1
<i>E. leiocarpa</i>	49,9	1,5	0,06	41,9	33,3	832	27,9



**Figura 26:** Correlação entre as taxas de decomposição de folhas de ● *Esenbeckia leiocarpa*, ▲ *Copaifera langsdorfii* e ■ *Calophyllum brasiliensis* determinadas em quatro florestas e parâmetros químicos iniciais das mesmas.  $r^2$ = coeficiente de determinação.

## 4.4 Discussão

### *Formação Florestal*

Os resultados demonstraram o efeito fortemente significativo gerado pelas formações florestais sobre o processo de decomposição. Em termos gerais, as maiores taxas de decaimento de massa foram encontradas na Floresta Atlântica, seguida da Floresta de Restinga, Floresta Estacional e por último no Cerradão. Cada uma dessas florestas possui características climáticas, edáficas e bióticas próprias que por sua vez, são considerados fatores determinantes no processo de decomposição (Swift, 1979). Em escalas globais, são as características climáticas que costumam exercer o papel mais importante na determinação das taxas de decomposição (Lavelle et al, 1993; Aerts, 1997). Quando as comparações se restringem as escalas menores, geralmente o clima perde seu posto como papel regulador principal devido aos menores contrastes climáticos encontrados em escalas reduzidas. Neste trabalho, as principais diferenças foram verificadas entre as duas maiores taxas, encontradas na Floresta Atlântica e na Restinga, versus as duas menores, referentes à Floresta Estacional e o Cerradão. Apesar da escala ser bastante reduzida, restrita ao estado de São Paulo, é bastante razoável aceitar que o clima seja o principal fator responsável por esta diferenciação. As quatro florestas apresentam temperaturas médias anuais muito semelhantes entre si (de 20 a 23°C) e relativamente regulares ao longo do ano. No entanto, em relação à precipitação as distinções são bastante claras. Florestas Atlântica e de Restinga apresentam precipitação média anual (PMA) maiores que 2000 mm e ausência de déficit hídrico. Por outro lado, a Floresta Estacional e o Cerradão apresentam PMA bem menores (aproximadamente 1400 mm) e uma estação seca bem marcada durante o inverno. Além deste período típico de déficit hídrico, estas duas florestas apresentaram redução atípica nas chuvas de março de 2004, período em que o presente trabalho estava em andamento. Ao investigar a correlação da PMA

e decomposição em florestas do Hawaii com um gradiente natural de precipitação de (500 mm à 5500 mm), Austin (2002) verificou que as taxas de decomposição aumentam linearmente como o aumento na precipitação. Além da magnitude da PMA, a presença de sazonalidade na precipitação também é um importante determinante das taxas de decomposição. Essa hipótese foi testada e corroborada por Wieder e Wright (1995), ao registrarem aumento nas taxas de decomposição de áreas experimentais de florestas do Panamá irrigadas durante a estação seca.

No entanto, apenas características climáticas não são suficientes para explicar as diferenças nas taxas de decomposição entre as duas florestas úmidas (Floresta Atlântica e Restinga) e também as diferenças entre as duas florestas sazonais (Floresta Estacional e Cerradão), já que entre si apresentam distribuição e intensidade de chuvas muito semelhantes.

Apesar de apresentarem características climáticas muito parecidas, Floresta Atlântica e Floresta de Restinga diferem em outros aspectos fundamentais no controle do processo de decomposição. O trecho de Floresta Atlântica estudada desenvolve-se sobre Cambissolo de baixa fertilidade (bases trocáveis < 50%). No entanto, a textura moderadamente fina, aliada ao elevado teor de matéria orgânica (Negreiros, 1982), confere ao mesmo tempo propriedade de eficiente retentor de água e nutrientes minerais, sem restringir demasiadamente a drenagem (Brady, 1989). Por outro lado, a Floresta de Restinga desenvolve-se sobre solo arenoso classificado como Espodosolo. A textura grossa deste solo proporciona redução na capacidade de retenção de água e nutrientes, tornando-o então extremamente infértil. Os fatores edáficos mais importantes no controle da decomposição são: a presença de alguns tipos de argila que inibem a atividade dos organismos decompositores e a fertilidade do solo. Quanto ao primeiro fator, na Floresta de Restinga a quantidade de argila é desprezível (Rebelo, 1994) e embora seja identificada uma porção de argila maior no solo da Floresta

Atlântica, estas são pouco reativas (Parcelas Permanentes, 2001), descartando então a interferência de sua presença na diferenciação das taxas de decomposição destas florestas. A disponibilidade de nutrientes do solo pode ser um dos fatores responsáveis pelas menores taxas de decomposição encontradas na Floresta de Restinga em comparação à Floresta Atlântica. Segundo Vitousek & Sanford (1986) a decomposição em florestas tropicais está amplamente relacionada com a fertilidade do solo e estes mesmos autores supõem que tal correlação possa explicar as baixas taxas de decomposição encontradas em solos arenosos.

Além do efeito direto, a baixa disponibilidade de nutrientes no solo pode potencializar a redução nas taxas de decomposição através de sua influência sobre a qualidade do substrato e comunidade decompositora. A disponibilidade de nutriente no solo afeta a estrutura, longevidade e susceptibilidade das plantas à herbivoria. Sobre solos pobres crescem plantas com folhas pequenas, rígidas e ricas em compostos secundários que continuam presentes após sua queda na serapilheira (Coley et al, 1985; Lüttge, 1997). Sendo assim, poderíamos esperar que a Floresta de Restinga caracteristicamente infértil, apresente serapilheira pouco palatável para a comunidade decompositora. Essa expectativa foi corroborada por Rebelo (1994), que encontrou baixa qualidade nutricional da serapilheira da Floresta de Restinga da Ilha do Cardoso. Os efeitos tóxicos produzidos pela baixa qualidade do recurso podem gerar efeitos negativos sobre a fauna decompositora, reduzindo-a (Swift & Anderson, 1989). Seasted (1984), ao revisar o papel dos microartrópodos sobre o processo de decomposição, relata que o aumento na densidade dessa comunidade relaciona-se com um aumento na qualidade do recurso disponível. Sendo assim, através de um efeito indireto gerado pela baixa disponibilidade de nutrientes do solo, poderíamos esperar menor atividade da fauna decompositora na Restinga do que na Floresta Atlântica. No “Experimento Exóticas” descrito anteriormente, foi realmente verificado a menor influência da fauna decompositora localizada na superfície do solo na Floresta de Restinga em comparação à Atlântica. Efeitos diretos e

indiretos gerados pela baixa disponibilidade de nutrientes no solo da Restinga poderiam então ser os responsáveis pelas menores taxas de decomposição encontradas nesta floresta em relação à Floresta Atlântica.

Fatores climáticos também não são plausíveis para explicar as diferenças nas taxas de decomposição verificadas entre a Floresta Estacional e o Cerradão. Ambas as florestas apresentam condições climáticas muito semelhantes, tanto em relação às temperaturas quanto à dinâmica das chuvas. As pequenas diferenças notadas através das médias dos últimos anos residem na intensidade de PMA, que ao contrário do que seria esperado ao observar às taxas de decomposição, são mais favoráveis no Cerradão. Ao comparar a distribuição das chuvas no período antecedente ao experimento nota-se que a estiagem foi mais intensa na Floresta Estacional, assim como a seca atípica ocorrida em março de 2003. Esse conjunto de informações nos leva a crer que não foram as condições climáticas o fator principal responsável pelas maiores taxas de decomposição na Floresta Estacional em comparação ao Cerradão.

Cerradão e Floresta Estacional Semidecidual são tipos vegetacionais que caracteristicamente ocorrem sob mesma condição climática (Veloso, 1992). No entanto, são florestas com características e dinâmicas próprias. Características edáficas são apontadas como um dos principais determinantes ecológicos na diferenciação destas florestas (Ruggiero et al, 2002). A Floresta Estacional apresenta solos com maior quantidade de argila, colóide importante na adsorção de água e nutrientes. Já os solos do Cerrado, apresentam menor quantidade de argila, são pobres, ácidos e possuem altos níveis de alumínio (Ruggiero et al, 2002). No trecho de Floresta Estacional estudado o solo predominante é o Argissolo Vermelho Amarelo eutrófico, com maior fertilidade do que o Latossolo Vermelho distrófico encontrado no trecho de Cerradão. Assim como na Floresta Atlântica versus Floresta de

Restinga, as diferenças encontradas nas taxas de decomposição da Floresta Estacional e do Cerradão devem residir em suas diferenças na disponibilidade de nutrientes do solo.

### *Substrato*

Neste trabalho, desenvolvido em escala regional, a qualidade do substrato foi dominante ao efeito gerado pela formação florestal, pois explicou maior parte da variação encontrada na porcentagem de massa remanescente ao longo do experimento. No entanto, o poder de controle dos parâmetros químicos testados sobre as taxas de decomposição não foi completamente corroborado. De acordo com a literatura, quanto maior relação C/N, C/P, lignina/N e concentração de lignina dos substratos, maiores serão as perdas de massa esperadas. Neste trabalho essa hipótese não foi corroborada devido aos resultados referentes à *G. opposita*. As folhas desta espécie apresentam, de acordo com os parâmetros avaliados, a melhor qualidade química entre as quatro espécies estudadas. Apesar disso, *G. opposita* não foi a espécie que apresentou as maiores taxas de decomposição, pelo contrário, em geral foi a segunda espécie com menor taxa observada, estando atrás apenas de *C. brasiliensis*.

Apesar da relação lignina/N de *G. opposita* ser a menor dentre as espécies aqui avaliadas, enquadra-se dentro do intervalo representado pela média  $\pm 1$  desvio padrão estabelecido para espécies tropicais que é de  $24,2 \pm 20,4$  (Aerts, 1997). Já a relação C/P de *G. opposita* é levemente menor do que os valores contidos no intervalo representado pela média  $\pm 1$  desvio padrão ( $902 \pm 506$ ) (Aerts, 1997). Por outro lado, a relação C/N mostra-se entre as mais baixas dentre os valores gerais até então encontrados ( $53,8 \pm 38,2$ ) devido à alta concentração de N (Aerts, 1997). Nos trópicos, onde a disponibilidade de N é maior e consequentemente a serapilheira apresenta concentração maior desse nutriente (Reich & Oleksyn, 2004), a porcentagem média de N é de 1,46 com desvio padrão de 0,88 (Aerts,

1997). *Guapira opposita* apresenta porcentagem de N igual a 3,5. Pressupondo distribuição normal dos valores, aquele referente à *G. opposita*, está entre os 2,5% mais altos encontrados na região tropical. Essas informações suscitam uma questão: por que um substrato com níveis relativamente altos de nutrientes limitantes e baixos em carbono de baixa qualidade apresentaria taxas de decomposição menores do que o esperado?

Poucos pigmentos nitrogenados foram identificados nas plantas superiores, além dos comuns catalisadores fotossintéticos clorofila a e b. O único grupo com representação significativa é o das betalaínas, pigmentos vermelhos à amarelos (Harbone & Turner, 1984). Tais compostos são restritos a apenas uma ordem de plantas superiores, as Caryophyllales (com exceção às famílias Caryophyllaceae e Molluginaceae), grupo no qual Nyctaginaceae, a família de *Guapira opposita* está incluída (Harbone & Turner, 1984; Judd et al, 1999). Esses compostos são encontrados principalmente em partes do perianto, onde têm papel importante na atração de polinizadores. No entanto, também podem ser encontrados em outras partes, como por exemplo, na folhas, onde provavelmente apresentam funções outras como prevenção à herbivoria (Judd et al, 1999). A presença de betalaína nas folhas de *Guapira opposita*, pode ser uma das explicações tanto para os altos índices de N quanto para as taxas relativamente baixas de decomposição. Entretanto, é uma hipótese ainda a ser testada e não foi objeto deste estudo.

Desconsiderando os resultados de *G. opposita*, o melhor preditor das taxas de decomposição foi a porcentagem de lignina ( $r^2= 0,59$ ), seguido da relação lignina/N ( $r^2= 0,56$ ), da relação C/N ( $r^2= 0,54$ ) e C/P ( $r^2= 0,42$ ). Alguns trabalhos demonstraram a superioridade de parâmetros químicos iniciais que levam em consideração a qualidade do carbono disponível, como porcentagem de lignina ou lignina/N, sobre aqueles relacionados apenas ao conteúdo de nutrientes, com C/N e C/P (Meentemeyer, 1978; Mellilo et al, 1982;

Aerts, 1997; Murphy et al 1998). No entanto, tais resultados não são unânimes (Taylor et al, 1989; Vitousek et al, 1994). A lignina exerce controle sobre as taxas de decomposição através da sua própria resistência ao ataque enzimático (Aber e Mellilo, 1991), além de interferir negativamente na decomposição de celulose, outros carboidratos e também de proteínas (Alexander, 1977 *apud* Mellilo et al, 1982). Assim, quanto maior a concentração de lignina maior será sua influência sobre as taxas de decaimento de um substrato. Conforme a decomposição procede, a proporção de lignina aumenta devido a preferência dos microorganismos por outras frações químicas da folha e o seu controle sobre a perda de massa torna-se mais forte com o passar do tempo (Taylor et al, 1989). De maneira similar, estes mesmo autores verificaram que em substratos com altas concentrações de lignina, o poder de predição de índices baseados na porcentagem de lignina ou relação lignina/N é mais acurado do que aqueles baseados na disponibilidade de nutrientes, e o inverso também foi verdadeiro para os substratos com baixa concentração de lignina.

As concentrações de lignina dos substratos aqui avaliados mostram-se bastante altas em relação aos valores até então encontrados (Aerts, 1997). Sendo assim, o maior poder preditivo da concentração de lignina e lignina/N encontradas neste trabalho parece um resultado razoável. No entanto, uma comparação mais atenta aos dados da literatura nos revela que os valores aqui encontrados equivalem às maiores concentrações de lignina descritas na literatura, em geral, referentes às ascículas extremamente resistentes de algumas gimnospermas como *Pinus* sp. É possível então que esses valores estejam superestimados. Antes de qualquer conclusão definitiva que envolva os resultados de porcentagem de lignina dessas espécies, essas análises serão refeitas pelo Laboratório de Ecologia Aplicada da Esalq/USP responsável pelas análises aqui apresentadas.

Nitrogênio e fósforo são geralmente considerados os nutrientes limitantes em ecossistemas terrestres. Ao investigar o padrão global de N e P de folhas em relação à temperatura e latitude, Reich & Oleksyn (2004) verificaram que folhas de habitats tropicais são mais limitadas em relação à concentração de P do que de N, provavelmente devido a idade do solo e as altas taxas de lixiviação devido a grande precipitação. Por outro lado, as plantas de solos temperados, os quais são tipicamente jovens e menos lixiviados são limitadas principalmente pela concentração de N. Dessa forma, assim como verificado por Aerts (1997), seria esperado que a relação C/P dos substratos utilizados no presente estudo tivesse maior controle sobre as taxas de decomposição do que a relação C/N. No entanto, no presente estudo verificou-se importância inversa, de forma que o coeficiente de determinação de C/P ( $r^2 = 0,42$ ) foi menor do que o de C/N ( $r^2 = 0,54$ ). Este resultado não invalida o poder de predição da relação C/P, mas demonstra a superioridade da relação C/N como preditor dentro da amplitude de substratos aqui estudados. Tanner (1981) encontrou resultados semelhantes em substratos de florestas jamaicanas.

#### *Formação Florestal x Substrato*

A composição e estrutura da comunidade decompositora do solo, fundamental na determinação das taxas de decomposição da serapilheira, é influenciada principalmente por características do habitat, como microclima, características edáficas e qualidade do substrato (Beare et al, 1992; Rantalainen et al, 2004; Sharon et al, 2001). Ao estudar as respostas da comunidade do solo à substituição de espécie em florestas temperadas monodominantes alguns autores têm encontrado fortes alterações na estrutura e biomassa dessa comunidade (Scheu et al, 2003; Elmer et al, 2004). Ambos os trabalhos sugerem que as mudanças na qualidade da serapilheira seja o condutor principal destas respostas. Se a estrutura da

comunidade é alterada a partir da qualidade da serapilheira, será que esta recém comunidade desenvolvida é mais apta a decompor este material do que uma comunidade desenvolvida por influência de serapilheira de outra qualidade?

Isso é o que parece sugerir os resultados referentes à interação dos fatores formação florestal e espécie, em que o principal motivo gerador dessa interação foi o incremento no decaimento de *C. langsdorfii* em sua área de origem, o Cerradão. Interação entre tipo de floresta e tipo de serapilheira devido ao incremento na decomposição da serapilheira nativa, mesmo que nem sempre estatisticamente significativos, já foram documentados por alguns autores em trabalhos desenvolvidos em florestas temperadas (McClaugherty et al, 1985; Elliott et al, 1993). Como nestas florestas, em geral, cada tipo florestal é dominado por uma única espécie, a serapilheira típica representante de cada floresta é composta por folhas de uma única espécie. No caso do presente trabalho, não foi utilizada a serapilheira total de cada tipo florestal, mas apenas folhas de uma única espécie presente em cada tipo florestal. Sendo assim, não foi representada a qualidade química total da serapilheira de cada área de estudo. No entanto, mesmo com essas ressalvas, observou-se incremento de *C. langsdorfii* no Cerradão. Mas por que o mesmo comportamento não foi verificado nas demais espécies em suas respectivas áreas de origem?

Na Floresta Atlântica, área de origem das folhas de *G. opposita* utilizadas no experimento, esta espécie representa 3,7% (343) dos indivíduos arbóreos encontrados. Embora esse número possa parecer diminuto, *G. opposita* é a segunda espécie mais abundante em número de indivíduos nesta floresta. Apesar desta espécie não ser exclusiva da Floresta Atlântica, nas outras três florestas apresenta densidades muito inferiores: 0,07% na Floresta de Restinga e menos do que 0,0001% na Floresta Estacional e no Cerradão. Na Floresta de Restinga, *C. brasiliensis* ocupa a 12ª posição em número de indivíduos,

apresentando aproximadamente 2,6% (425) das árvores adultas identificadas. No Cerradão esta espécie também foi encontrada, porém representada por apenas um indivíduo. *E. leiocarpa* só foi identificada na parcela permanente da Floresta Estacional, onde é a 12ª espécie em número de indivíduos, apresentando 0,02% (174) dos indivíduos arbóreos. *C. langsdorfii* também é encontrada na Floresta Estacional, mas é no Cerradão que apresenta alta densidade. Diferentemente das demais espécies em suas respectivas florestas de origem, na parcela permanente do Cerradão *C. langsdorfii* é a espécie arbórea com maior densidade, representando 17% (3805) dos indivíduos. Além do grande número de indivíduos, *C. langsdorfii* é uma espécie decídua (Lorenzi, 1992), o que nos leva a crer que tem grande contribuição à serapilheira local. Diante destas informações acredita-se que a contribuição de *C. langsdorfii* à serapilheira de sua área de origem é muito maior do que às das demais espécies em suas respectivas florestas. Com esta alta representatividade na serapilheira local, as folhas de *C. langsdorfii* seriam componente importante na seleção da fauna decompositora ao longo dos anos e conseqüentemente teriam sua decomposição facilitada na sua área de origem. Esta hipótese de especificidade da fauna decompositora com a serapilheira nativa vem de encontro com os resultados até então encontrados por David Crowley, pesquisador da Universidade da Califórnia vinculado ao projeto Parcelas Permanentes. Este pesquisador é responsável pela caracterização da comunidade bacteriana associada ao filoplano (superfície de folhas) de espécies arbóreas ocorridas na parcela permanente da Estação Ecológica de Caetetus. Seus resultados preliminares demonstram que existe especificidade das comunidades bacterianas para os diferentes grupos taxonômicos das espécies arbóreas (Projeto Parcelas Permanentes, 2001). Apesar de tratar de comunidades bacterianas associadas à folhas ainda vivas, nossos resultados estão de acordo na suspeita de que há estreita relação entre as diversas formas de vida de diferentes grupos taxonômicos que interagem em um ecossistema.

## 4.5 Conclusões

Nossos resultados demonstram que, entre as florestas investigadas, aquelas tipicamente mais úmidas e sem estacionalidade apresentam, em média, taxas de decomposição duas vezes maiores do que as florestas estacionais. Estes resultados sugerem que mesmo em escalas regionais tanto a precipitação total quanto sua distribuição são fatores essenciais nas taxas de decomposição. Adicionalmente, fatores edáficos e bióticos também devem contribuir na caracterização do processo de decomposição das diferentes formações florestais do Estado de São Paulo.

Parâmetros químicos iniciais, como C/N, C/P, lignina/N e concentração de lignina, atualmente levantados na literatura como bons preditores do processo de decomposição mostraram-se funcionais. No entanto, este trabalho demonstrou que exceções podem existir, como foi o caso de *G. opposita*, e que suas causas devem ser melhor investigadas.

A interação entre o efeito gerado pela formação florestal e pelo substrato demonstrou que a origem deste pode afetar o processo de decomposição. Estes resultados sugerem estreita relação entre a composição da serapilheira e a comunidade decompositora do solo. Se tal interação é importante na determinação das taxas de decomposição da serapilheira, conseqüentemente afetam a disponibilidade de nutrientes e a produtividade do ecossistema. Sendo assim, o melhor entendimento das relações entre a comunidade de plantas e os organismos decompositores do solo em ambientes naturais e antropizados devem ser melhor investigadas e essa relação contemplada em programas de restauração e conservação da biodiversidade.

## **5. CONSIDERAÇÕES FINAIS**

O crescente aumento da população, associado ao estilo de vida adotado pela sociedade moderna representa grande pressão para a transformação dos sistemas naturais. Quando uma floresta é perturbada, independente da intensidade da ação, a reciclagem de nutrientes é obviamente alterada. Como consequência, a produtividade do sistema é modificada e sua sustentabilidade pode tornar-se comprometida.

Propostas de conservação de florestas tropicais além de baseadas na preservação das espécies e suas relações devem focar a manutenção da produtividade primária a fim de manter a integridade do sistema. Quando se trata da recuperação de um sistema natural degradado é igualmente fundamental conhecer e restabelecer os processos relacionados à ciclagem de nutrientes.

Diante dessas considerações, o estudo do processo de decomposição, reconhecendo seus fatores determinantes e a variação na hierarquia de tais fatores em diferentes condições ambientais, como apresentado nesse trabalho, é de fundamental importância, não só para o entendimento dos ecossistemas florestais de São Paulo, mas para o planejamento de atividades de manejo, restauração e conservação.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABER, J. D. & MELILLO, J. M. 1991. Origin and decomposition of soil organic matter. In: \_\_\_\_\_. **Terrestrial ecosystems**. United States of America: Saunders College Publishing, Cap. 13, p.195-209.
- AERTS, R.; BAKKER, C.; DE CALUWE, H. 1992. Root turnover as a determinant of the cycling of C, N and P in a dry heathland ecosystem. **Biogeochemistry** 15: 175-190.
- AERTS, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. **Oikos**, 79: 439-449.
- AERTS, R. & DE CALUWE, H. 1997. Initial litter respiration as indicator for long-term leaf litter decomposition of *Carex* species. **Oikos**, 80: 353-361.
- AIDAR, M. P. M. & JOLY, C. A. 2003. Dinâmica da produção e decomposição da serapilheira do araribá (*Centrolobium tomentosum* Guill. ex Benth. – Fabaceae) em uma mata ciliar, Rio Jacaré-Pepira, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.26, n.2, p.193-202.
- ANDERSON, J. M. & SWIFT, M. J. 1983. Decomposition in tropical forests. In: SUTTON, S. L.; WHITMORE, T. C. & CHADWICK, A. C. (eds), **Tropical rain forest: ecology and management**. Blackwell, Oxford, p.287-309.

- AUSTIN, A. T. & VITOUSEK, P. M. 2000. Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawai'i. **Journal of Ecology** 88: 129-138.
- AUSTIN, A. T. 2002. Differential effects of precipitation on production and decomposition along a rainfall gradient in Hawaii. **Ecology**, 83(2): 328-338.
- BARROS, F. ET AL. 1991. Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. In: **Flora fanerogâmica da Ilha do Cardoso**. São Paulo, Instituto de Botânica, 2º volume.
- BEARE, M. H.; PARMELEE, R. W.; HENDRIX, P. F.; CHENG, W.; COLEMAN, D. & CROSSLEY, D. A. Jr. 1992. Microbial and faunal interactions effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystems. **Ecological Monographs**, 62 (4): 569-591.
- BERG, B.; BERG, M. P.; BOTTNER, P.; BOX, E.; BREYMEYER, A.; COUTEAUX, M.; CALVO DE ANTA, R.; ESCUDERO, A.; GALLARDO, A.; KRATZ, W.; MADEIRA, M; MÄLKÖNEN, E; McCLAUGHERTY, C.; MEENTEMEYER, V.; MUNOZ, F.; PIUSSI, F.; REMACLE, J. & VIRZO DE SANTO, A. 1993. Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality. **Biogeochemistry**, 20: 127-159.
- BRADY, N.C. 1989. O solo em perspectiva. In: \_\_\_\_\_. **Natureza e propriedades do solo**. Trad. FIGUEIREDO FILHO, A. 7 ed. Rio de Janeiro: Freitas Bastos. Cap. 1, p. 3-39.
- COLEY, P. D.; BRYANT, J. P. & CHAPIN, F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. **Science**, 230: 895-899.

- CORNU, S.; LUIZÃO, F.; ROUILLER, J. & LUCAS, Y. 1997. Comparative study of litter decomposition and mineral element release in two amazonian forest ecosystems: litter bag experiments. **Pedobiologia**, 41: 456-471.
- COUTINHO, L. M. 1978. O conceito de Cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, 1 (1): 17-23.
- COUTINHO, L. M. 1990. O cerrado e a ecologia do fogo. **Ciência hoje**, 12 (68): 22-30.
- COUTINHO, A. P. S. 2004. **Guia ilustrado de identificação para espécies arbóreas em uma parcela permanente no cerradão da Estação Ecológica de Assis, município de Assis (SP)**. 202p. Dissertação (Mestrado em Ecologia de agrossistemas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CUEVAS, E. & MEDINA, E. 1988. Nutrient dynamics within Amazonian forests. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. **Oecologia**, 76: 222-235.
- DELITTI, W. B. C. 1984. **Aspectos comparativos de ciclagem de nutrientes na Mata Ciliar, no Campo Cerrado e na floresta implantada de *Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii* (Mogi-Guaçu, SP)**. 305p. Tese (Doutorado em Ciências Ambientais) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- DELITTI, W. B. C. 1995. Estudos de ciclagem de nutriente: instrumentos para a análise funcional de ecossistemas terrestres. **Oecologia brasiliensis**, 1: 469-486.
- DIDHAM, R. K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. **Oecologia**, 116 (3): 397-406.
- DOMINGUES, E. N. & SILVA, D. A. 1988. Geomorfologia do Parque Estadual de Carlos Botelho (SP). **Boletim Técnico do Instituto Florestal**, 42: 71-105.

- EFFLAND, M. J. 1977. Modified procedure to determine acid insoluble lignin in wood and pulp. **Technical Association of the Pulp and Paper Industry (TAPPI)** 60: 143-144.
- ELLIOTT, W. M.; ELLIOTT, N. B. & WYMAN, R. L. 1993. Relative effect of litter and forest type on rate of decomposition. **American Midland Naturalist**, 129: 87-95.
- ELMER, M; LA FRANEC, M.; FÖRSTER, G. & ROTH, M. 2004. Changes in the decomposer community when converting spruce monocultures to mixed spruce/beechn stands. **Plant and soil**, 264: 97-109.
- EPSTEIN, H. E.; BURKE, I. C.; LAUENROTH, W. K. 2002. Regional patterns of decomposition and primary production rates in the U. S. Great Plains. **Ecology**, 83(2): 320-327.
- ESTAÇÃO ECOLÓGICA DE CAETETUS. In: Fundação tropical de pesquisas e tecnologia “André Tosello”. **Base de Dados Tropical**. 1985. Disponível em: <<http://www.bdt.fat.org.br/mata.atlantica/flora/caetetus/>>. Acessado em abril de 2005.
- EZCURRA, E. & BECERRA, J. 1987. Experimental decomposition of litter from the Tamaulipan Cloud Forest: a comparison of four simple models. **Biotropica**, Washington, 19 (4): 290-296.
- FARQUHAR, G. D.; EHLERINGER, J. R. & Hubick, K. T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annual Review Plant Physiology Molecular Biology**, 40: 503-537.
- GEHRKE, C; JOHANSON, U.; CALLAGHAN, T. V.; CHADWICK, D. & ROBINSON, C. H. 1995. The impact of enhanced ultraviolet-B radiation on litter quality and decomposition processes in *Vaccinium* leaves from the subarctic. **Oikos**, 72: 213-222.

- GILLER, P. S. 1996. The diversity of soil communities, the “poor man’s tropical rainforest”. **Biodiversity and Conservation**, 5: 135-168.
- GIULIETTI, A. M. 1983. **Em busca do conhecimento do ecológico – uma introdução à metodologia**. São Paulo, Edgard Blucher.
- GONZÁLEZ, G. & SEASTEDT, T. R. 2001. Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. **Ecology**, 82 (4): 955-964.
- GOODLAND, R. 1971. Oligotrofismo e alumínio no Cerrado. In: FERRI, M. G. **III Simpósio sobre o Cerrado**. São Paulo.
- GOTELLI, N. J. & ELLISON, A. M. 2004. **A primer of ecological statistics**. Sinauer Associates, Massachusetts.
- HARBONE, B. L. & TURNER, J. B. 1984. Secondary metabolites. In: \_\_\_\_\_. **Plant chemosystematics**. Academic press. Cap.2, pag. 128-179.
- HARMON, M.; NADELHOFFER, K.; BLAIR, J. 1999. Measuring decomposition, nutrient turnover, and stores in plant litter. In: ROBERTSON, G.; BLEDSOE, C.; COLEMAN, D. & SOLLINS, P. **Standard methods for long-term ecological research**. Oxford University Press, New York, p. 202-240.
- HENEGHAN, L.; COLEMAN, D. C.; ZOU, X.; CROSSLEY Jr., D. A. & HAINES, B. L. 1999. Soil microarthropod contributions to decomposition dynamics: tropical-temperate comparisons of a single substrate. **Ecology**, 80 (6): 1873-1882.
- JENNY, H.; GESSEL, S. & BURHAM, F. T. 1949. Comparative study of organic matter in temperate and tropical regions. **Soil Science**, 68: 417-432.

- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F. 1999. Taxonomic evidence: structural and biochemical characters. In: \_\_\_\_\_. **Plant Systematics – a phylogenetic approach**. Sinauer Associates. Cap 4, pag. 45-91.
- KLINGE, H. 1975. Root mass estimation in lowland tropical rain forests of central Amazonia., Brazil. III. Nutrients in fine roots from giant humus pools. **Tropical Ecology**, 16: 28-38.
- LAVELLE, P.; BLANCHART, E.; MARTIN, A.; MARTIN, S.; SPAIN, A.; TOUTAIN, F.; BAROIS, I; & SCHAFER, R. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. **Biotropica**, 25 (2): 130-150.
- LEITÃO-FILHO, H. F. 1993. **Ecologia da mata Atlântica em Cubatão**. São Paulo: Editora da Universidade Estadual Paulista, Editora da Universidade de Campinas.
- LISKI, J.; NISSINEN, A.; ERHARD, M. & TASKINEN, 2003. O. Climatic effects on litter decomposition from arctic tundra to tropical rainforest. **Global Change Biology**, 9: 575-584.
- LORENZI, H. 1992. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Volume 01. Nova Odessa, SP: Editora Plantarum.
- LOUZADA, J. N. C.; SCHOEREDER, J. H. & DE MARCO, P. Jr. 1997. Litter decomposition in semideciduous forest and *Eucalyptus* spp. crop in Brazil: a comparison. **Forest ecology and Management**, 94: 31-36.
- LÜTTGE, U. 1997. Tropical Forests. In: \_\_\_\_\_ **Physiological ecology of tropical plants**, pp. 37-138. Springer-Verlag, Germany.

- LUIZÃO, F. J. & SCHUBART, H. O. R. 1987. Produção e decomposição de liteira em florestas de terra firme da Amazônia central . **Acta limnologica Brasilica**, 1: 575-600.
- MALAVOLTA, E; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. 1997. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. Piracicaba: Associação Brasileira para Pesquisa da potassa e do fosfato.
- MASON, C. F. 1980. **Decomposição**. Trad. CAMARGO, O. A. São Paulo: EPU: Editora da Universidade de São Paulo.
- McCLAUGHERTY, C. A.; PASTOR, J.; ABER, J. D. & MELILLO. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. **Ecology**, 66 (1): 266-275.
- MEENTEMEYER, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. **Ecology**, 59: 465-472.
- MEGURO, M.; VINUEZA, G. N. & DELITTI, W. B. C. 1980. Ciclagem de nutrientes minerais na mata mesófila secundária – São Paulo. III – Decomposição do material foliar e liberação dos nutrientes minerais. **Boletim de Botânica**, 8: 7-20.
- MELILLO, J. M.; ABER, J. D. & MURATORE, J. F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. **Ecology**, 63 (3): 621-626.
- MESQUITA, R. C. G.; WORKMAN, S.W. & NEELY, C. L. 1998. Slow litter decomposition in a cecropia-dominated secondary forest of central amazonia. **Soil Biology and Biochemistry**, 30 (2): 167-175.

- MONTAGNINI, F. & JORDAN, C. 2002. Reciclaje de nutrientes. In: GUARIGUATA, M. R. & KATTAN, G. H. (Ed.). **Ecologia y conservación de bosques neotropicales**. Cartago: Ediciones LUR, Cap. 23, p. 591-623.
- MORAES, R. M.; STRUFFALDI-DE VUONO, Y. & DOMINGOS, M. 1995. Aspectos da decomposição da serapilheira em florestas tropicais preservada e sujeita à poluição atmosférica, SP. **Hoenea**, 22 (1/2): 91-100.
- MORELLATO, L. P. C. 1992. Nutrient cycling in two south-east Brazilian forests. I Litterfall and litter standing crop. **Journal of Tropical Ecology**, 8: 205-215.
- MOORE, T. R.; TROFYMOW, J. A.; TAYLOR, B.; PRESCOTT, C.; CAMIRE, C.; DUSCHENE, L.; FYLES, J.; KOZAK, L.; KRANABETTER, M.; MORRISON, I.; SILTANEN, M.; SMITH, S.; TITUS, B.; VISSER, S. & WEIN, R. & ZOLTAL, S. 1999. Litter decomposition rates in Canadian forests. **Global Change Biology**, 5: 75-82.
- MUNIZ, M. R. A. 2004. **Estudo do regime de luz nas quatro principais formações fitogeográficas no Estado de São Paulo durante o inverno do ano de 20003**. 185p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas.
- MURPHY, K. L.; KLOPATEK, J. M. & KLOPATEK, C. C. 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. **Ecological Applications**, 8 (4): 1061-1071.
- NEGREIROS, O. C. 1982. **Características fitossociológicas de uma floresta latifoliada pluviosa tropical visando ao manejo do palmito, *Euterpe edulis* Mart**. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba.

- NEGREIROS, O. C.; CUSTÓDIO-FILHO, A.; DIAS, A.C.; FRANCO, G. A. D. C.; COUTO, H. T. Z.; VIEIRA, M. G. L.; MOURA NETTO, B. V. 1995. Análise estrutural de um trecho de Floresta Pluvial Tropical, Parque Estadual Carlos Botelho, Núcleo Sete Barras (SP – Brasil). **Revista do Instituto Florestal**, 7(1): 1-33.
- NEPSTAD, D. C.; CARVALHO, C. R.; DAVIDSON, E. A.; JIPP, P. H.; LEFEBVRE, P. A.; NEGREIROS, G.H.; SILVA E. D.; STONE, T. A.; TRUMBORE, S. E.; VIEIRA, S. 1994. The role of deep roots in the carbon cycles of Amazonian forests and pastures. **Nature**, 372: 666-669.
- OLSON, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. **Ecology**, 44: 322-331.
- PFEIFFER, R. M., NOFFS, M. S. & SILVA, D. A. 1989. Correlação de características do meio biofísico do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. **Revista do Instituto Florestal**, 1: 39-49.
- PIRES, L. A. 2000. **Aspectos da ciclagem de nutrientes em uma formação de restinga na Ilha do Mel, Paranaguá, PR**. 187p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro da Universidade Estadual Paulista, São Paulo.
- PROJETO PARCELAS PERMANENTES. In: **Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal** - Esalq/USP. 2001. Disponível em <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parcelas>>. Acessado em junho de 2005.
- RANTALAINEN, M; KONTIOLA, L; HAIMI, J. FRITZE, H. & SETÄLÄ, H. 2004. Influence of resource quality on the composition of soil decomposer community in fragmented and continuous habitat. **Soil Biology & Biochemistry**, 36: 1983-1996.

- REBELO C. F. 1994. **Ciclagem de nutrientes minerais em floresta pluvial tropical de encosta e em floresta sobre restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo: decomposição da serapilheira.** 133p. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- REICH, B. P. & OLEKSYN, J. 2004. Global patterns of plant leaf N and P relation to temperature and latitude. **Proceedings of the National Academy of Science**, 101 (30): 11001-11006.
- RIZZINI, C. T. 1963. A flora do cerradão – análise florística das savanas centrais. In: FERRI, M. G. **Simpósio sobre cerrado.** São Paulo: Edgard Blucher; EDUSP.
- RUGGIERO, P. G. C.; BATALHA, M. A.; PIVELLO, V. R. & MEIRELLES, S. T. 2002. Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. **Plant Ecology**, 160: 1-16.
- SAMPAIO, D. 2003. **Levantamento das espécies arbóreas de uma parcela permanente em floresta de restinga do parque Estadual da Ilha do Cardoso, município de Cananéia/São Paulo.** 161p. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Agroecossistemas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo.
- SANTOS, P. F. & RODRIGUES, G. S. 1982. Avaliação dos métodos para estimativa da decomposição do folheto em ecossistema de cerrado (Corumbataí-SP). **Ciência e Cultura**, 34 (7): 559-560.
- SANTOS, R. F. & WHITFORD, W. G. 1981. The effects of microarthropods on litter decomposition in a Chihuahuan desert ecosystem. **Ecology**, 62 (3): 654-663.

- SCHEU, S.; ALBERS, D.; ALPHEI, J.; BURYN, R.; KLAGES, U; MIGGE, S.; PLATNER, C. & SALAMON, J. 2003. The soil fauna community in pure and mixed stands of beech and spruce of different age: trophic structure and structuring forces. **Oikos**, 101: 225-238.
- SCOTT, D. A.; PROCTOR, J. & THOMPSON, J. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. II. Litter and nutrient cycling. **Journal of Ecology**, 80: 705-717.
- SEASTEDT, T. R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. **Annual review of entomology**, 29: 25-46.
- SETZER, J. 1946. **Contribuição para o estudo do clima do Estado de São Paulo**. Escolas Profissionais Salesianas, São Paulo.
- SHARON, R.; DEGANI, G. & WARBURG, M. 2001. Comparing the soil macro-fauna in two oak-wood forests: does community structure differ under similar ambient conditions. **Pedobiologia**, 45: 355-366.
- SILVER, W. L.; NEFF, J.; MCGRODDY, M.; VELDKAMP, E.; KELLER, M. & COSME, R. 2000. Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland amazonian forest ecosystem. **Ecosystems**, 3: 193-209.
- SILVER, W. L. & MIYA, R. K. 2001. Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. **Oecologia**, Berlin, v.129, p.407-419.
- SOMBROEK, W. G.; NACHTERGAELE, F. O. P. & HEBEL. 1993. A. Amounts, Dynamics and Sequestering of Carbon in Tropical and Subtropical Soils. **Ambio**, 22 (7): 417-426.

- ST. JOHN, T. V. 1980. Influence of litterbags on growth of fungal vegetative structures. **Oecologia**, 46: 130-132.
- SUGIYAMA, M. 1998. Estudo de florestas de restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Botânica**, 11: 119-159.
- SWIFT, M. J.; HEAL, O. W. & ANDERSON, J.M. 1979. **Decomposition in terrestrial ecosystems**. Oxford, Blackwell.
- TANNER, E. V. J. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forests. **Journal of Ecology**, 69: 263-275.
- TAYLOR, B. R.; PARKINSON, D.; PARSONS, W. F. J. 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. **Ecology**, 70 (1): 97-104.
- TRUMBORE, S. E.; CHADWICK, O. A.; AMUNDSON, R. 1996. Rapid exchange between soil carbon and atmospheric carbon dioxide driven by temperature change. **Science**, 272: 393-396.
- VARJABEDIAN, R. & PAGANO, S. N. 1988. Produção e decomposição de folheto em um trecho de Mata Atlântica de encosta no município do guarujá, SP. **Acta Botânica Brasilica**, 1 (2): 243-256.
- VELOSO, H. P. 1992. Sistema fitogeográfico. In: IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Série Manuais Técnico em Geociências v.1, Rio de Janeiro.
- VITOUSEK, P. M. & SANFORD, Jr. R. L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual review of ecology and systematics**, 17: 137-167.

- VITOUSEK P. M.; TURNER, D. R.; PARTON, W. J. & SANFORD, R. 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: patterns, mechanisms, and models. **Ecology**, 75(2): 418-429.
- WALTER, H. 1986. **Vegetação e zonas climáticas: tratado de ecologia global**. São Paulo, editora EPTU.
- WIEDER, R. K. & LANG, G. E. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. **Ecology**, 63 (6): 1636-1642.
- WIEDER, R. K. & WRIGHT, S. J. 1995. Tropical forest litter dynamics and dry season irrigation on Barro Colorado Island, Panama. **Ecology**, 76, (6): 1971-1979.
- WITKAMP, M. & OLSON, J. S. 1963. Breakdown of confined and nonconfined oak litter. **Oikos**, 14: 138-147.

## 7. AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos que colaboraram para a realização deste trabalho, em especial:

- À CAPES pela bolsa concedida no período de agosto de 2003 à julho de 2005.
- À FAPESP, em especial ao Projeto Parcelas Permanentes, pelo apoio logístico na realização das etapas de campo.
- Aos amigos Forga, Gustavo, Lézio, Aninha e Gandolfi por debruçarem-se no chão das florestas em busca de folhas recém caídas. Aos motoristas Chico e Viti pelas agradáveis viagens ao campo. À Mariana e Rose pela gentileza e disposição para que minhas viagens ao campo fossem realizadas com sucesso.
- Ao Prof. Plínio Camargo pelas análises de carbono e nitrogênio e também pelas palavras de incentivo.
- Ao queridíssimo Tio Leal por transformar habilmente um simples tecido em perfeitas bolsas de serapilheira.
- Ao Prof. Paulo De Marco pela competência de mostrar-me os fantásticos ensinamentos de Fisher e colaborar decididamente nas análises de dados.
- A minha grande amiga Thamara Leal pela grande virtude de ouvir e apoiar Sempre.
- A querida amiga Vânia pela revisão dos textos e seus sábios conselhos para uma escrita mais clara e elegante.
- E por fim, ao meu mestre Prof. Alexandre Adalardo de Oliveira, pelas notáveis e prolongadas discussões, essenciais não apenas para o trabalho que aqui se encerra, mas para minha formação como pesquisadora crítica e imensamente encantada com tamanha complexidade biológica.