



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**PROCESSO DE DECOMPOSIÇÃO DA SERRAPILHEIRA ATUANDO COMO
MECANISMO DE FACILITAÇÃO.**

Raul Mário da Silva Peixoto Neto

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Gislene Maria da Silva Ganade

Coordenador: Prof. Dr. Adrian Antônio Garda

Natal - RN

Mai de 2017.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE

CENTRO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Raul Mário da Silva Peixoto Neto

**PROCESSO DE DECOMPOSIÇÃO DA SERRAPILHEIRA ATUANDO COMO
MECANISMO DE FACILITAÇÃO.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (PGE/UFRN), como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de Mestre.

Área de concentração: Ecologia Terrestre

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Gislene Maria da Silva Ganade

Coordenador: Prof. Dr. Adrian Antônio Garda

Natal - RN

Mai de 2017.

Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN
Sistema de Bibliotecas - SISBI

Catálogo de Publicação na Fonte. UFRN - Biblioteca Setorial Prof. Leopoldo Nelson - Centro de Biociências - CB

Peixoto Neto, Raul Mario da Silva.

Processo de decomposição da serrapilheira atuando como mecanismo de facilitação / Raul Mario da Silva Peixoto Neto. - Natal, 2017.

49 f.: il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Ecologia.

Orientadora: Profa. Dra. Gislene Maria da Silva Ganade.

1. Biodiversidade - Dissertação. 2. Decomposição - Dissertação. 3. Serrapilheira - Dissertação. 4. Facilitação - Dissertação. 5. Nitrogênio - Dissertação. 6. Caatinga - Dissertação. I. Ganade, Gislene Maria da Silva. II. Universidade Federal do Rio Grande

AGRADECIMENTOS

Ao Senhor de toda ciência que nos capacita e desafia a compreender, produzir e compartilhar o conhecimento.

À Professora Dr^a. Gislene Maria da Silva Ganade por aceitar me orientar nesse projeto e por todo tempo e esforço dispensados. Também pela disponibilidade e paciência nas correções.

Ao Professor Dr. Adriano Caliman e ao Professor Dr. Alexandre Vasconcellos, por aceitarem o convite para participar da banca e pelas valiosas contribuições para a versão final dela.

A todo corpo docente do Programa de Pós-graduação em Ecologia da UFRN, pelo comprometimento e compartilhamento de conhecimento.

A toda a equipe do Laboratório de Ecologia da Restauração por me acolherem. Em especial à Marina Vergara Fagundes que disponibilizou dados fundamentais para esse projeto; ao Adler Santana de Medeiros e ao Eryhudson Pereira da Silva pela ajuda nas coletas e identificação das árvores; e também ao Felipe Marinho pela ajuda com as análises e gráficos.

A toda equipe profissional da FLONA de Açú pelo acolhimento e hospitalidade durante o período do experimento, em especial ao diretor da unidade, Antônio Mauro Guimarães dos Anjos, pela disponibilidade e informações adicionais.

Aos técnicos de laboratório do departamento de ecologia pela presteza e auxílio nas análises feitas em laboratório.

Aos meus colegas da pós-graduação que trilharam comigo essa jornada, pelos conhecimentos compartilhados e pelos trabalhos realizados em conjunto. Meus sinceros votos de sucesso a todos vocês.

Aos meus amigos Daiane Leite Ribeiro, José Jânio Moura Tavares Júnior e Gabriel Felipe Lima Costa pelo auxílio em toda montagem e monitoramento dos experimentos, além da companhia nas viagens à Açú-RN.

E a toda minha família que esteve ao meu lado em todos os momentos. Em especial a minha esposa, Simone Leite da Silva Peixoto, pelo incentivo e prestar a seleção e concluir a pós; a minha filha, Lis Leite Peixoto, que chegou ao meio do percurso, mas que me deu motivos pra sorrir nas horas mais difíceis e a minha mãe, Maria José Vieira de Lima, pela educação que me proporcionou. O maior mérito de eu chegar aqui é seu.

RESUMO

A Facilitação é uma interação na qual uma espécie exerce um efeito positivo sobre o desenvolvimento e sobrevivência de outras, através do aumento da disponibilidade de recursos ou provendo condições abióticas mais favoráveis. Espécies arbóreas podem facilitar o estabelecimento de outras espécies devido ao aporte de nutrientes abaixo de suas copas e em seu entorno. A decomposição da serrapilheira, folhas mortas que se acumulam sobre o solo de ecossistemas florestais, é a principal via de transferência de nutrientes da vegetação para o solo. Assim, a qualidade, biomassa produzida e taxa de decomposição das folhas de uma árvore podem ser determinantes para a fertilidade do solo e consequentemente a produtividade de plantas abaixo de sua copa. No entanto, fontes externas como animais, poeira atmosférica e lixiviações também contribuem para essa fertilidade. Apesar de reconhecerem sua importância, os estudos que investigam a facilitação via disponibilidade de nutrientes abaixo das copas das árvores não avaliam a atuação direta da decomposição da serrapilheira nesse tipo de interação. A decomposição da serrapilheira depende de fatores bióticos e abióticos, sendo a qualidade nutricional das folhas um dos mais determinantes para velocidade do processo. Entretanto, diversos estudos reportam efeitos da diversidade e riqueza de espécies sobre o mesmo. Em ecossistemas florestais com alta diversidade, as folhas de diversas árvores se misturam formando uma serrapilheira mista. Portanto é necessário também avaliar o efeito da riqueza sobre as taxas de decomposição. O presente estudo se propõe a investigar se a transferência de nutrientes de espécies arbóreas para o solo através da decomposição da serrapilheira é capaz de influenciar as interações de facilitação e inibição entre espécies. Quatorze espécies, abundantes e típicas da Caatinga foram classificadas como facilitadoras, neutras ou inibidoras, de acordo com o seu índice de interação interespecífica “INE” (Fagundes et. al., 2016). Foram medidas a taxa de queda no solo, o conteúdo nutricional (C e N) e a taxa de decomposição das folhas de cada espécie. O produto dessas três medidas foi considerado como o potencial de transferência de nitrogênio de cada espécie para o solo (PTN). Os resultados indicaram espécies facilitadoras tem maior potencial de transferência de nutrientes do que espécies inibidoras, indicando que o “PTN” pode ser um dos fatores que influenciam nas interações de facilitação entre plantas. Também foi realizado um experimento com folhas misturadas para avaliar o efeito da riqueza sobre a decomposição da serrapilheira composta com espécies facilitadoras ou inibidoras. As folhas foram misturadas em 04 diferentes níveis de riqueza (2, 4, 7 e 14), formando 15 composições distintas. A diferença entre as taxas de decomposição observadas e esperadas foi calculada para avaliar se houve efeito emergente da mistura de folhas nas diferentes composições. As composições contendo espécies facilitadoras apresentaram, no geral, efeito positivo sobre as taxas de decomposição, enquanto composições contendo espécies inibidoras apresentaram efeito negativo. Não houve efeito significativo do aumento da riqueza de espécies sobre o processo de decomposição da serrapilheira. Tais resultados indicam que o efeito da mistura das folhas sobre as taxas de decomposição depende das espécies presentes na serrapilheira e não da riqueza. A partir dos resultados obtidos no estudo conclui-se que é possível que o processo de decomposição da serrapilheira colabore diretamente com o mecanismo de facilitação entre espécies.

LITTER DECOMPOSITION PROCESS ACTING AS A FACILITATION MECHANISM

ABSTRACT

Facilitation is a interaction in which one plant species (nurse) has a positive effect on the development and survival of other plant species (target) by increasing resource availability or providing better abiotic conditions. Nurse tree species might facilitate other plants growing under their canopy by providing nutrient supply below and around their crown. Leaf litter decomposition, is the major nutrient transfer pathway from vegetation to soil. Thus, leaf quality, leaf biomass production and leaf decomposition rates can influence soil fertility and consequently plant productivity below nurse canopies. However, external sources such as animals, atmospheric dust and leaching also contribute to soil fertility. Although the studies that investigate plant facilitation through nutrient availability below tree canopies acknowledge the role of leaf litter decomposition, they do not assess how facilitation might act directly on litter decomposition. Leaf decomposition depends on biotic and abiotic factors, and leaf nutritional quality is one of the most determinant for defining the speed of decomposition. However, several studies report the effects of diversity and species richness on leaf litter decomposition. In forest ecosystems with high diversity, leaves of several trees form a mixed leaf litter layer. Therefore it is also necessary to assess the effects of leaf species richness on decomposition rates. The present study aims to investigate whether nutrient transfer from tree species to soil by leaf decomposition is able to influence facilitation and inhibition interactions between plant species. Fourteen typical and abundant Caatinga species were classified as facilitators, neutral or inhibitors, according to their interspecific interaction index "INE" (Fagundes et. al., 2016). Leaf fall rates, leaf nutritional content (C and N) and leaf decomposition rates of each species were measured. The product of these three measurements was considered as the nitrogen transfer potential from tree to the soil for each species (PTN). The results indicated that nurse species have a greater nutrient transfer potential than inhibitory species, indicating that "PTN" may be one of the factors that influence facilitation interactions between plants. A leaf mixed litter experiment using nurse or inhibiting species was also carried out to assess richness effects on decomposition. Leaves were mixed at 04 different richness levels (2, 4, 7 and 14), forming 15 different compositions. The species compositions containing nurse species showed a positive effect on decomposition rates, while species compositions containing inhibitory species had a negative effect. There was no significant effect of increasing species richness on leaf litter decomposition processes. These results indicate that leaf mixture effects on litter decomposition rates depend on the species present in the compositions and not on richness. From the results obtained in this study it is concluded that leaf litter decomposition might play an important role on the Facilitation process.

1. Introdução

A Facilitação é uma interação positiva, na qual uma espécie facilitadora (enfermeira) exerce um efeito positivo sobre o desenvolvimento e sobrevivência de outra(s) espécie(s) (alvo), através do aumento da disponibilidade de recursos ou provendo condições abióticas mais favoráveis (Hunter e Aarssen, 1988; Callaway 1995; Bruno, 2003). A interação pode ser considerada de inibição, quando uma planta afeta negativamente o desenvolvimento de outra(s) espécie(s), ao competir pelo mesmo recurso ou através de alelopatia, por exemplo (Williamson, 1990; Callaway 1996; Poulos et al, 2014; Loydi et al, 2014). O equilíbrio entre facilitação e inibição é reconhecido como modulador de estrutura das comunidades de plantas, influenciado também o processo de sucessão ecológica (Paterno et. al., 2016). Em ambientes com condições ambientais abióticas estressantes, a facilitação torna-se particularmente importante (Flores & Jurado 2003). Na Caatinga, por exemplo, a facilitação pode atuar como um modulador da assembleia de plantas (Carrion et. al., 2017)

Fagundes et. al. (2016) demonstrou que espécies arbóreas da Caatinga podem atuar como facilitadoras ou inibidoras do desenvolvimento de plantas abaixo de suas copas. As facilitadoras podem favorecer o estabelecimento e desenvolvimento de plantas alvo através da amenização da incidência de radiação solar, bloqueando parte dela com a sua copa; aumento da umidade solo, através da retenção ou bombeamento de água por suas raízes; e aumento da fertilidade do solo (Navarro-Cano et al, 2014; Martinkova, et al, 2014; Albrecht, et al 2015). A alta fertilidade do solo abaixo das copas das árvores provê um ambiente com menos limitação de nutrientes para outras plantas que tentam se estabelecer, aumentando suas produtividades (Callaway 1991; Walter, 1993; Abdallah e Chaieb, 2012). Apesar, de também haver contribuições de fontes externas, como dejetos trazidos por aves

e mamíferos, partículas atmosféricas carregadas pelo vento e lixiviação (Abdallah et al. 2008; Belsky 1994; Scholes, 1990), a deposição das folhas é principal fonte de nutrientes do solo abaixo do dossel em sistemas florestais (Singh, 1996). Assim, a produção primária líquida (PPL) de uma árvore é determinante para a fertilidade do solo em um ecossistema (Bossa e. al., 2005).

Na Caatinga, assim como em qualquer sistema florestal, a maior parte da biomassa da serapilheira é atribuída às folhas que caem das árvores (Sampaio, 2016; Bray and Gorham 1964), transferindo nutrientes como nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K) da parte aérea das plantas para o solo (Dantas, 2003; Santana 2005), sendo o N e o P apontados como os mais limitantes para o crescimento das plantas do bioma (Menezes et. al. 2012). Entretanto, para que esses nutrientes sejam disponibilizados para a absorção de outras plantas é necessário que o serrapilheira passe pelo processo de decomposição (Swift, 1979). A decomposição da serapilheira é considerada a maior via biológica de transferência de elementos da vegetação para o solo, fazendo desse processo, um dos principais vetores na ciclagem de nutrientes (Xu e Hirata, 2002). Logo, o aumento das taxas de decomposição implica em uma transferência mais rápida dos nutrientes provenientes da parte aérea das plantas para o solo, promovendo uma ciclagem de nutrientes mais eficiente (Vital et al, 2004; Ward et. al, 2015).

A velocidade do processo de decomposição é determinada por um conjunto de fatores. Os fatores abióticos englobam as condições climáticas locais, tais como: a temperatura, que influencia diretamente a velocidade das reações químicas e a atividade dos organismos decompositores (Berg Staaf, H. 1980; Jansson and Berg 1985; Coûteaux et al., 1995); os níveis de radiação solar, uma vez que diversos estudos vêm mostrando que a fotodegradação tem grande participação na volatilização de compostos e quebra de

estruturas do material em decomposição (Austin and Vivanco 2006; Henry et al. 2008; Costa, 2017); e a precipitação, que além de promover a quebra de estruturas do material através da ação mecânica dos pingos de água da chuva, influência diretamente na umidade do solo (Moorhead and Reynolds 1989; Bullock and Solis-Magallanes 1990; Costa, 2017). As características físico-químicas do solo também são fatores abióticos importantes para a determinação das taxas de decomposição. A granulometria, umidade e pH do solo influenciam diretamente a velocidade das reações químicas responsáveis pela degradação do material e a atividade e composição da comunidade decompositora (Lavelle et al., 1993). A riqueza e diversidade dos organismos que atuam sobre a serrapilheira degradando-a e mineralizando os nutrientes nela contidos é um dos fatores bióticos que determinam a velocidade da decomposição (Gessner et. al., 2010). Enquanto os organismos detritívoros integrantes da macro e mesofauna de solo quebram o substrato em pedaços menores, eles expõem uma maior área de superfície para a atuação de fungos e bactérias que decompõem o material quimicamente através de enzimas (Heemsbergen et. al., 2004; Zimmer et. al., 2005; de Boer et. al., 2005; Hector et. al., 2009). Quanto mais atrativo e palatável for o substrato, maior e mais eficiente é a atuação da comunidade decompositora sobre ele e isso depende a qualidade do material a ser decomposto. (Smith e Bradford, 2003; Bardgett, 2005).

A qualidade nutricional das folhas é determinada pela razão entre os nutrientes e os componentes recalcitrantes presentes nos tecidos (Ono, 2013). As concentrações de nitrogênio (N), carbono (C) e lignina, bem como as razões C:N e lignina:N são os principais indicadores de qualidade nos tecidos vegetais (Taylor et al. 1989; Finzi et al., 1998; Berg e Laskowski, 2006; Cornwell et al., 2008; Kamei et al., 2009). Rai et. al. (2016) demonstrou que em florestas de terras secas, a razão C:N é um melhor preditor da

velocidade do processo de decomposição da serrapilheira do que a razão lignina:N. De acordo com Myers, 1994, um substrato com razão C:N ≤ 25 é considerado de alta qualidade e libera o N mineral de forma mais rápida do que um de baixa qualidade, ou seja C:N ≥ 25 .

Outros fatores bióticos que têm sido apontados por diversos estudos como determinantes para o processo de decomposição da serrapilheira é a diversidade e riqueza de espécies das folhas que a compõem. Diversos estudos afirmam que os efeitos da biodiversidade sobre processos como produção de biomassa e ciclagem de nutrientes têm consequências diretas para o pleno funcionamento dos ecossistemas (Tilman, 1996; Stachová et. al., 2012; Cardinale et. al., 2013; Bruelheide et. al., 2015). Porém a relação entre o número de espécies presentes na serrapilheira e as taxas de decomposição ainda é uma questão controversa. Tardif e Shipley (2013) abordam a temática comparando duas hipóteses distintas: A *biomass-ratio hypothesis* (Grime, 1998) que afirma que o efeito da riqueza sobre as funções ecossistêmicas é resultado do somatório dos efeitos individuais cada espécie ponderados por suas abundâncias na comunidade; e a *Indiosyncratic hypothesis* (Lawron, 1994) que postula que o efeito da diversidade sobre as funções ecossistêmicas pode tomar direções imprevisíveis devido a variabilidade e complexidade dos papéis de cada espécie individualmente.

Hattenschwiler et. al, (2005) e Gartner e Cardon (2004), em suas revisões sobre os efeitos da biodiversidade de folhas sobre a decomposição da serrapilheira, relatam que os experimentos realizados com diferentes espécies decompondo-se juntas em vários níveis de riqueza apresentam três diferentes resultados: (I) efeito sinérgico, quando há um aumento nas taxas de decomposição; (II) efeito antagônico, quando há uma diminuição das taxas de decomposição e (III) efeito nulo, quando as taxas de decomposição permanecem

praticamente as mesmas independente do número de espécies. Esses efeitos variados estão relacionados à diversidade funcional de cada espécie, principalmente às características físico-químicas das folhas (Gessner et. al., 2010; Tardif e Shipley, 2013; Tardif e Shipley, 2014; Rai et. al., 2016). Misturas com espécies menos divergentes tendem a apresentar efeitos sinérgicos ou antagônicos, enquanto espécies com características mais divergentes tendem a anular o efeito umas das outras quando se decompõem juntas (Gartner e Cardon, 2004; Hattenschwiler et. al, 2005; Tardif et. al., 2014).

Em sistemas florestais com alta biodiversidade, as folhas de várias árvores se misturam no solo formando uma serapilheira com alto nível de riqueza e decompondo-se juntas. A Caatinga, apesar de estar localizada em uma região semiárida, tem uma vegetação altamente diversa com espécies arbóreas predominantemente decíduas, que dispõem suas folhas na estação seca (Leal, 2005), compondo uma serrapilheira composta por diversas espécies no solo, e sua decomposição disponibiliza nutrientes que podem ser utilizados pelas plantas na estação chuvosa seguinte. Porém esta biodiversidade encontra-se ameaçada pelo uso e ocupação do solo e supressão da vegetação para atividades agrícolas e pastagem, colocando esse bioma em risco de desertificação (Leal et. al. 2005; Ribeiro et. al., 2015; Marinho et. al. 20016).

Diversos estudos têm aplicado a abordagem de facilitação entre plantas para tentar restaurar a biodiversidade em áreas degradadas (Gomez-Aparicio et. al., 2004). A decomposição da serapilheira pode atuar como um mecanismo de facilitação, uma vez que a transferência de elementos de uma árvore para o solo, através da queda de suas folhas é determinante para o aumento ou diminuição da produtividade de plantas abaixo de sua copa (Belsky et al. 1993; Anderson et al., 2001; Abdallah et. al., 2008). Entender como o

processo de decomposição da serrapilheira atua nas interações interespecíficas entre plantas pode fornecer informações importantes para projetos de manejo e recuperação de áreas degradadas.

O presente estudo se propõe a investigar se a transferência de nutrientes de espécies arbóreas para o solo através da decomposição da serrapilheira é um mecanismo atuante nas interações de facilitação e inibição entre plantas. Para isso, pretende-se responder as seguintes questões: (I) Espécies consideradas facilitadoras têm maior potencial de disponibilizar nutrientes através da decomposição de suas folhas do que outras espécies? (II) A presença de folhas de espécies facilitadoras resulta em um efeito emergente que potencializa o processo de decomposição de uma serrapilheira diversa? (III) Como o número de espécies (riqueza) presentes na serrapilheira influencia esse efeito?

2. Materiais e Métodos

Para responder os questionamentos propostos foram realizados dois experimentos de campo, nos quais foram medidos a taxa de queda, as concentrações de carbono (C) e nitrogênio (N), as taxas de decomposição em monocultura e em 4 níveis de riqueza das folhas de 14 espécies nativas e abundantes da Caatinga (Tabela 1), classificadas como facilitadoras, neutras ou inibidoras. Foram identificados 05 indivíduos de cada espécie, totalizando 70 árvores, das quais todas as amostras e medidas utilizadas nos experimentos foram obtidas.

Tabela 1 – Lista das 14 espécies utilizadas no experimento.

Família	Nome Científico	Abreviatura	Classificação
Burseraceae	<i>Commiphora leptophloeos</i>	C.lep	Inibidora
Combretaceae	<i>Combretum leprosum</i>	C.lpr	Inibidora
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania macrocarpa</i>	S.mac	Inibidora
Fabaceae Caesalpimoideae	<i>Bauhinia cheilantha</i>	B.che	Inibidora
Anacardiaceae	<i>Spondias tuberosa</i>	S.tub	Neutra
Boraginaceae	<i>Cordia glazioviana</i>	C.gla	Neutra
Capparaceae	<i>Cynophalla hastata</i>	C.has	Neutra
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum nummularia</i>	E.num	Neutra
Euphorbaceae	<i>Croton blanchetianus</i>	C.bla	Neutra
Fabaceae Caesalpimoideae	<i>Poincianella gardneriana</i>	P.gar	Neutra
Fabaceae Momisoideae	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	P.mon	Facilitadora
Fabaceae Papilionoideae	<i>Amburana cearensis</i>	A.cea	Facilitadora
Fabaceae Caesalpimoideae	<i>Libidibia ferrea</i>	L.fer	Facilitadora
Fabaceae Caesalpimoideae	<i>Mimosa tenuiflora</i>	M.ten	Facilitadora

2.1. Seleção e Classificação das Espécies

As espécies foram selecionadas e classificadas de acordo com o seu "*Integrated Neighbor Effect*" (INE), calculado em estudo prévio no qual Fagundes et. al. (2016) classificou 20 espécies *enfermeiras* de acordo com a probabilidade de sobrevivência de espécies *alvo* abaixo de sua copa. Foram selecionadas as 04 espécies com os maiores índices de interação que foram consideradas “facilitadoras”, as 04 espécies com os menores índices que foram consideradas “inibidoras” e mais 06 espécies com índices próximos ao zero que foram consideradas neutras (Figura 1). As espécies *Piptadenia stipulacea* (P.sti) e *Anadenanthera colubrina* (A.col) não foram utilizadas no experimento devido ao tamanho diminuto de suas folhas, que faziam com que elas ultrapassassem com muita facilidade a malha de 2mm² dos sacos de serrapilheira e cestas dos coletores de folhas utilizados nos experimentos desse estudo. Essa perda de material poderia causar erros nas medidas estimadas.

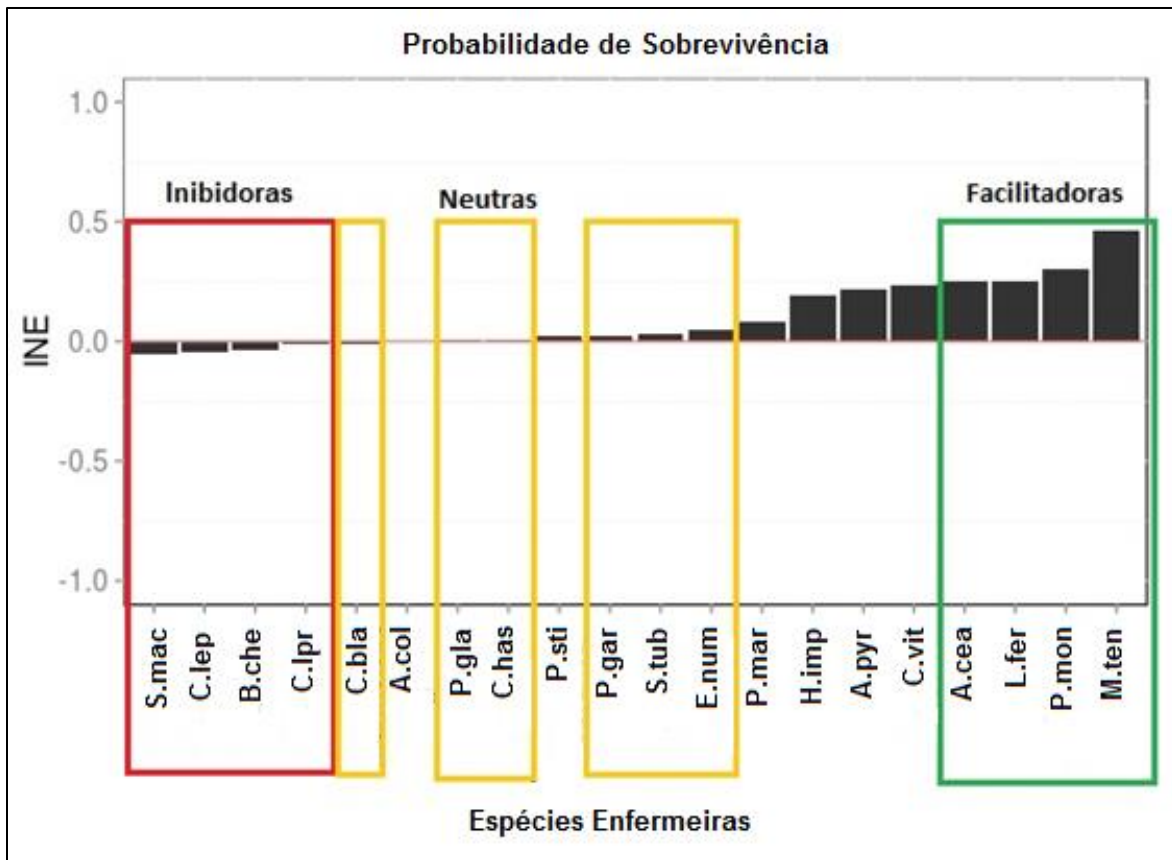


Figura 1- Ranking das espécies de acordo com o "Integrated Neighbor Effect" (INE). No quadrado vermelho, espécies consideradas inibidoras. No quadrado verde, espécies consideradas facilitadoras. Nos quadrados amarelos, espécies consideradas neutras. As demais espécies não foram utilizadas no experimento.

2.2. Área de Estudo

Os experimentos foram realizados em um importante remanescente de vegetação nativa de Caatinga localizada no município de Açu, região central do estado do Rio Grande do Norte. A Floresta Nacional de Açu (FLONA de Açu), possui uma área de 413,52 há entre as coordenadas 05°35'2''S e 36°56'42''O, e apresenta uma formação vegetal em grande parte preservada, predominantemente arbóreo-arbustiva densa (Miranda *et al.* 2007). Apesar disso é em uma área suscetível à desertificação, principalmente por apresentar alta incidência de secas. Entretanto, a formação vegetal que cobre a unidade encontra-se em grande parte preservada.

2.3. Potencial de Transferência de Nutrientes

Para verificar se espécies consideradas facilitadoras têm maior potencial de disponibilizar nutrientes, através da decomposição de suas folhas, do que as demais espécies, foi realizado um experimento para medir as taxas de queda e decomposição da biomassa das folhas. Também foram realizadas análises do conteúdo nutricional, afim de saber as concentrações de C e N contidos nas mesmas.

2.3.1. Estimativa da taxa de queda de folhas por espécie

Para a estimativa de queda de folhas por espécie, foram instalados 02 coletores de 0,4m de diâmetro cada, abaixo de cada um dos 5 indivíduos de cada espécie, totalizando uma área de coleta de 1m². Esses indivíduos estavam relativamente isolados de outras árvores, o que dificultou que detritos de outras espécies caíssem nos coletores. Ao todo, 140 coletores foram instalados. Os coletores foram confeccionados utilizando um aro de arame galvanizado de 2mm de espessura, e malha de nylon com abertura 2mm², formando um cesto, apoiado sobre um tripé confeccionado com canos de policloreto de polivinila (PVC) de 2,5cm de diâmetro e 50cm de comprimento, fixados no solo. Foram realizadas três coletas, uma após um mês da instalação dos coletores, quando a maior parte da biomassa de folhas caídas foi coletada; a segunda após 2 meses da primeira, quando foi coletada uma biomassa significativamente menor que na primeira, já que a maioria das espécies já tinham dispensando grande parte de suas folhas; e a terceira após 3 meses da segunda, quando a biomassa de folhas nos coletores foi bem diminuta, uma vez que poucas espécies ainda sustentavam alguma folhagem (Figura 2). O material foi triado para separar as folhas de galhos, partes reprodutivas, frutos e folhas de outras espécies que porventura caíram nos coletores. Após a triagem, as folhas foram secadas em estufa a 60° por 48 horas

(Joergensen et al., 2009) e pesadas para obter o peso seco de folhas dispensadas para cada espécie.

2.3.2. Estimativa de decomposição das folhas

As folhas foram coletadas dos mesmos 5 indivíduos de cada espécie amostrados para a estimativa de queda, armazenadas em sacos de papel e depois secadas em estufa a 60°, por 48 horas, para retirada da umidade. Em seguida foram pesadas e colocadas em sacos de náilon de 20cm x 20 cm, com abertura de malha de 2 mm², de forma que permitisse a interação da mesofauna decompositora (Gilbert e Bockock, 1964). A abertura de malha teve que ser limitada a 2mm² pois havia grande variabilidade de tamanhos de folhas entre as espécies, de modo que uma malha mais aberta poderia causar perda de material das espécies com folhas menores durante o período de exposição. Para cada espécie foram preparados 05 sacos de serrapilheira, contendo 14g de peso seco de folhas (peso inicial), totalizando 70 sacos. As folhas foram expostas para a decomposição em uma parcela única de 10m x 08m, dividido em 80 pontos, separados equitativamente por 01 metro de distância. A posição de cada um dos sacos dentro da parcela foi aleatorizada por sorteio. Ao final do tempo de exposição de 06 meses (de maio a outubro de 2016), os sacos foram recolhidos, as folhas foram novamente secadas, e a biomassa residual foi medida (peso final). A medida da biomassa decomposta foi calculada pela diferença entre o peso inicial e o peso final das folhas contidas nos sacos.

As estimativas de queda das folhas no solo, assim como de suas taxas de decomposição nesse experimento foram realizadas durante o período de maio de 2016 até o final de outubro de 2016 . Silva (2015), mostrou através de ferramentas de sensoriamento

remoto que historicamente, na porção interna do Bioma da Caatinga, a qual abrange a área de estudo utilizada para a realização dos experimentos aqui descritos, o EVI (*enhanced vegetation index*), índice utilizado como indicador de produtividade vegetal, sofre o maior declínio durante esse período do ano. Através desses dados foi possível inferir que as maiores taxas de queda de folhas na área de estudo ocorrem entre esses dois meses.

2.3.3. Análise de Nutrientes

Os dados das concentrações de nitrogênio (N) e carbono (C) nos tecidos foram obtidos de estudos anteriores realizados com os mesmos indivíduos de cada espécie utilizados nos experimentos aqui descritos. As amostras das folhas foram coletadas diretamente das árvores, secadas e enviadas para o laboratório da *University of California, Davis* - EUA, onde as concentrações dos elementos foram determinadas por análises em espectrômetro de massa. O cálculo da razão C:N foi realizado com base nos dados resultantes destas análises.

2.3.4. Cálculo do Potencial de transferência de nutrientes

As concentrações de nitrogênio transferidas das folhas da árvore para o solo (PTN, Potencial de Transferência de Nitrogênio) foram estimadas através do produto da taxa de decomposição da serrapilheira (D) em g/dia, da taxa de queda de folhas (F) em g/m²/dia e da concentração de N nas folhas (N) em mg/g de folha, de acordo com a seguinte fórmula:

$$\text{PTN} = \text{D} \times \text{F} \times \text{N}.$$

2.3.5. Análises estatísticas

Para comparar os valores das concentrações de C e N, da razão C:N, assim como os valores de PTN entre as espécies facilitadoras, inibidoras e neutras, foram utilizadas

análises de variância, ANOVA *one-way*, seguidas do teste Tukey. Também foi realizada uma regressão linear (lm) para verificar se houve correlação entre a razão C:N e as taxas de decomposição da serrapilheira. Todas as análises foram realizadas utilizando os pacotes “*vegan*” e “*agricolae*” do *software* R.

2.4. Avaliação do efeito da mistura das folhas

Para averiguar se houve algum efeito emergente quando as folhas de espécies facilitadoras e inibidoras foram misturadas às de outras espécies, e também o efeito do aumento da riqueza de espécies sobre a decomposição da serrapilheira, foi realizado um experimento com folhas misturadas (litter-mixer experimente) (Wardle e Lavelle, 1997).

2.4.1. Experimento de decomposição com folhas misturadas

Folhas dos 05 indivíduos de cada uma das 14 espécies foram coletadas, secadas em estufa a 60°C por 48 horas e expostas para decomposição em sacos de serrapilheira de 20cm x 20cm, confeccionados com malha de náilon com aberturas de 2mm². Cada saco continha 14g (peso inicial) de folhas secas. As folhas foram expostas para decomposição em monocultura e em mais 07 tratamentos com folhas misturadas em 04 diferentes níveis de riqueza (2, 4, 7 e 14 espécies), nos quais o conteúdo de folhas de cada espécie em g dentro dos sacos foi igual ao peso inicial (14g) dividido pelo nível de riqueza da composição (Tabela 02). Nas composições com nível de riqueza igual a 02, 04 ou 07 espécies, as facilitadoras e inibidoras foram misturadas às espécies neutras. A composição com 14 espécies continha folhas de todas as espécies utilizadas no experimento. Os tratamentos com misturas de espécies foram divididos da seguinte forma: 02 espécies com facilitadora e 02 espécies com inibidora, com 4 composições cada; 04 espécies com facilitadoras e 04

espécies com inibidoras, com 2 composições cada; 07 espécies com facilitadoras e 07 espécies com inibidoras, com 1 composição cada; e 14 espécies (Tabela 02). O tratamento de monocultura foi realizado com o intuito de através destes dados estimar a taxa de decomposição esperada para cada composição com folhas misturadas. Para cada composição foram feitas 05 repetições. As composições foram idealizadas de modo que as espécies facilitadoras e inibidoras não se repetissem nas composições com o mesmo nível de riqueza. Como haviam apenas 06 espécies neutras, foi inevitável que duas dessas espécies compusessem mais de uma mistura nas composições com 02 e 04 espécies. Para evitar tendências, as espécies a serem repetidas foram sorteadas dentre as demais neutras em cada caso (Tabela 02).

O período de exposição para decomposição dos sacos de serrapilheira foi de 06 meses, de agosto de 2015 a janeiro de 2016. Todos os sacos foram expostos em um plote único de 10m x 15m, dividido em 150 pontos separados equitativamente por 01 metro de distância. A posição de cada saco dentro do plote foi aleatorizada por sorteio. Ao final do período de exposição os sacos foram recolhidos, as folhas foram novamente secadas, e o conteúdo residual foi pesado (peso final). A medida da serrapilheira decomposta foi calculada pela diferença entre o peso inicial e o peso final das folhas contidas nos sacos.

2.4.2. Cálculo do efeito da mistura das folhas

O efeito da mistura das folhas (E) foi estimado através da diferença entre o valor observado de serrapilheira decomposta (obs) nas composições com folhas misturadas no experimento de campo e o valor esperado da serrapilheira decomposta (esp), de acordo com a seguinte fórmula:

$$E = \text{obs} - \text{esp}$$

Tabela 2 – Quadro demonstrativo das composições e do conteúdo em gramas de cada espécie dentro dos sacos de serrapilheira.

Composição	Tratamento	Facilitadoras	Neutras	Inibidoras	conteúdo/ espécie (g)	Repetições
S.mac	Monocultura	***	***	S.mac	14	5
C.lep	Monocultura	***	***	C.lep	14	5
B.che	Monocultura	***	***	B.che	14	5
C.lpr	Monocultura	***	***	C.lpr	14	5
C.has	Monocultura	***	C.has	***	14	5
E.num	Monocultura	***	E.num	***	14	5
S.tub	Monocultura	***	S.tub	***	14	5
C.gla	Monocultura	***	C.gla	***	14	5
P.gar	Monocultura	***	P.gar	***	14	5
C.bla	Monocultura	***	C.bla	***	14	5
M.ten	Monocultura	M.ten		***	14	5
A.cea	Monocultura	A.cea	***	***	14	5
P.mon	Monocultura	P.mon		***	14	5
L.fer	Monocultura	L.fer	***	***	14	5
2sp1	02 espécies c/ facilitadora	***	S.tub	C.lep	7	5
2sp2	02 espécies c/ facilitadora	***	P.gar	S.mac	7	5
2sp3	02 espécies c/ facilitadora	***	S.tub	C.lpr	7	5
2sp4	02 espécies c/ facilitadora	***	C.has	B.che	7	5
2sp5	02 espécies c/ inibidora	A.Cea	C.gla	***	7	5
2sp6	02 espécies c/ inibidora	L.fer	C.bla	***	7	5
2sp7	02 espécies c/ inibidora	P.mon	E.num	***	7	5
2sp8	02 espécies c/ inibidora	M.ten	E.num	***	7	5
4sp1	04 espécies c/ facilitadoras	***	C.bla; S.tub	C.lep; C.lpr	3,5	5
4sp2	04 espécies c/ facilitadoras	***	C.has; E.num	S.mac; B.che	3,5	5
4sp3	04 espécies c/ inibidoras	P.mon; L.fer	P.gar; C.gla	***	3,5	5
4sp4	04 espécies c/ inibidoras	M.ten; A.cea	E.num; P.gar	***	3,5	5
7sp1	07 espécies c/ facilitadoras	***	S.tub; P.gar C.gla	C.lep; C.lpr S.mac; B.che	2	5
7sp2	07 espécies c/ inibidoras	P.mon; L.fer M.ten; A.cea	C.has; E.num; C.bla	***	2	5
14sp	14 espécies	P.mon; L.fer M.ten; A.cea	C.has; E.num C.bla; S.tub; P.gar; C.gla	C.lep; C.lpr S.mac; B.che	1	5
Nº total de sacos =						145

O valor esperado da serrapilheira decomposta (esp) para cada composição com folhas misturadas, foi calculado através da soma das razões entre as taxas de decomposição de cada espécie medidas no tratamento de monocultura e o número de espécies contidas na composição, de acordo com a seguinte fórmula:

$$\text{esp} = \sum_{i=1}^S \frac{M_i}{S}$$

onde, “M” é a massa de serrapilheira decomposta da espécie “i” observado no tratamento de monocultura, e “S” é o número de espécies presentes na composição.

Para melhor observação e compreensão dos resultados do efeito da mistura das folhas sobre a decomposição, os valores da diferença entre as taxas de decomposição observadas e esperadas foram convertidos em porcentagem de acordo com a seguinte fórmula:

$$E = 100 \times ((\text{obs}_i - \text{esp}_i) / \text{esp}_i)$$

Se o valor foi positivo ($E > 0$), então o efeito foi sinérgico, ou seja, houve um aumento das taxas de decomposição. Se o valor foi negativo ($E < 0$), então o efeito foi antagônico, havendo redução das taxas de decomposição.

2.4.3. Análises estatísticas

Para verificar o efeito da riqueza, o efeito das folhas das espécies facilitadoras inibidoras sobre a decomposição nos tratamentos com folhas misturadas, assim como se houve variação conjunta dessas variáveis influenciando o efeito da mistura de folhas, foi utilizado um modelo linear generalizado (glm). Para comparar o efeito da mistura de folhas entre todas as composições com níveis de riqueza maior que 1 foram realizadas análises de

variância (ANOVA – *one way*) seguida do teste Tukey. Entre as composições que continham facilitadoras e as que continham inibidoras os valores do efeito da mistura de folhas também foram comparados através de análise de variância (ANOVA – *one way*). Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando os pacotes “*vegan*” e “*agricolae*” do *software* R.

3. Resultados

3.1. Potencial de transferência de nitrogênio

A *Mimosa tenuiflora* (M.ten) apresentou as maiores taxas de decomposição, com média de 0,056 g/dia (Figura 2a), porém ela é que deposita menos biomassa de folhas sobre o solo, apresentando média de taxa de queda de 0,07 g/m²/dia (Figura 2b). Os resultados das taxa de queda de folhas também apontaram *Amburana cearensis* (A.cea) como a espécie que deposita a maior biomassa sobre o solo, com média de 0,17 g/m²/dia (Figura 2b). As maiores concentrações de N foram medidas nas folhas da *Cynophalla hastata* (C.has), com média de 28,64 mg/g (Figura 2c). A *Combretum leprosum* (C.lpr), foi a espécie que apresentou os menores valores tanto das taxas de decomposição, com 0,006 g/dia em média (Figura 2a), quanto das concentrações de N, com média de 14,70 mg/g e (Figura 2c).

O potencial de transferência de nitrogênio (PTN), mostra que a *Amburana cearensis* (A.cea), com média de 0,0975 mg/m²/dia é a espécie com o maior potencial, enquanto a *Combretum leprosum* (C.lpr) tem o menor, com média de 0,0075 mg/m²/dia (Figura 2d). Observou-se também que espécies facilitadoras têm o PTN significativamente maior do que

as espécies inibidoras ($gl_1 = 2$, $gl_2 = 67$, $F = 5,609$, $p = 0,006$) e que não houve diferença significativa do potencial das espécies neutras em relação ao das facilitadoras e nem em relação ao das inibidoras (Figura 3).

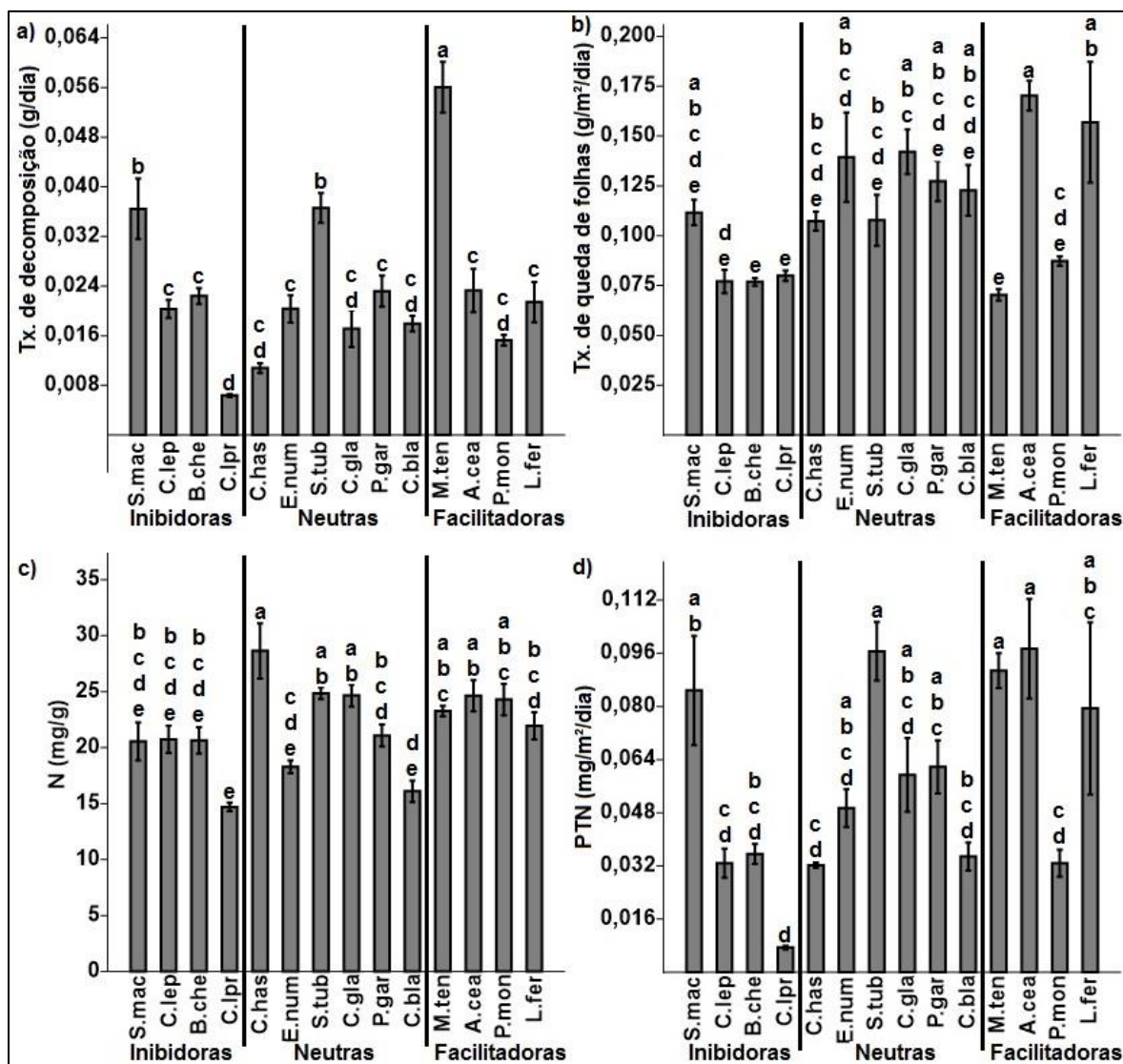


Figura 2 – a); Gráfico da ANOVA comparando as médias (\pm erro padrão) de serrapilheira decomposta por espécie; b) Gráfico da ANOVA comparando as médias (\pm erro padrão) de queda de folhas por espécie; c) Gráfico da ANOVA comparando as médias de concentração de N nas folhas por espécie (\pm erro padrão); d) Gráfico da ANOVA comparando as médias (\pm erro padrão) do PTN por espécie. Letras diferentes significam valores significativamente diferentes entre as espécies, de acordo com o teste de Tukey.

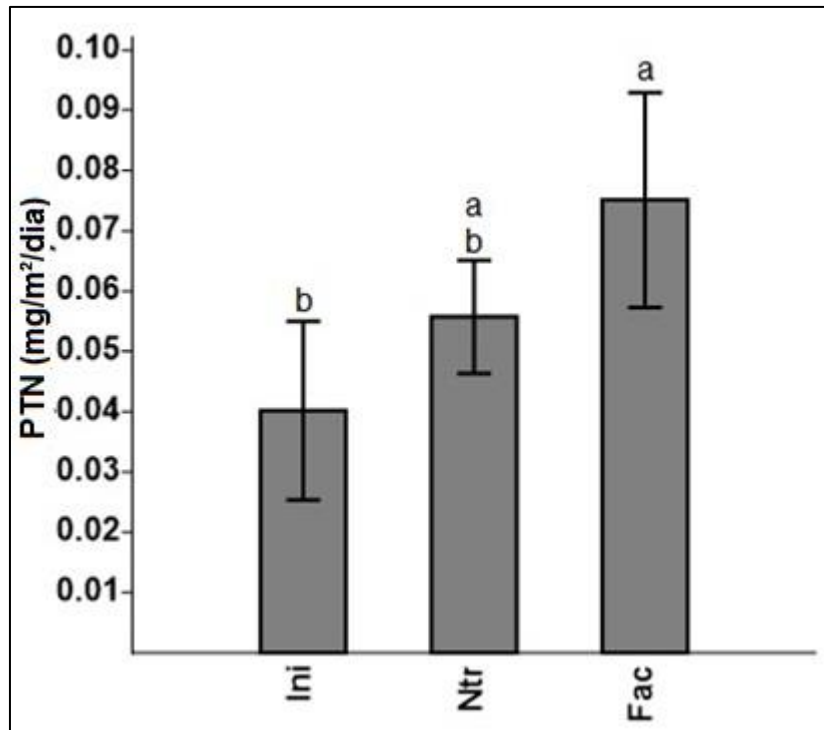


Figura 3 – Gráfico da ANOVA comparando as médias (\pm erro padrão) do PTN entre as espécies inibidoras, facilitadoras e neutras. Letras diferentes significam valores significativamente diferentes entre as classificações das espécies, de acordo com o teste de Tukey.

A razão C:N apresentou correlação negativa com as taxas de biomassa decomposta, ou seja, quanto maior a razão C:N do folhíço, menor é a sua taxa de decomposição (Figura 4). As médias da razão C:N foram significativamente menores nas espécies facilitadoras do que nas espécies inibidoras ($gl_1 = 2$, $gl_2 = 67$, $F = 4,092$, $p = 0,02$), enquanto as espécies neutras não apresentaram diferenças significativas em relação às facilitadoras nem em relação às inibidoras (Figura 5). As espécies facilitadoras e neutras apresentaram médias de concentração de N significativamente maiores do que as espécies inibidoras ($gl_1 = 2$, $gl_2 = 67$, $F = 6,173$, $p = 0,003$) (Figura 6).

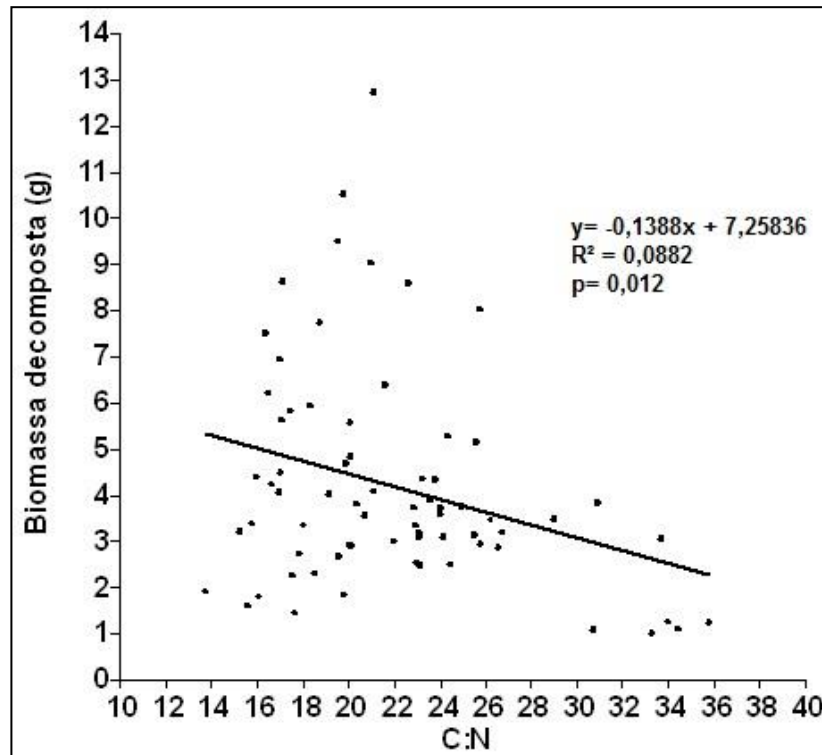


Figura 4 – Gráfico da correlação entre a biomassa decomposta de as razões C:N nas folhas.

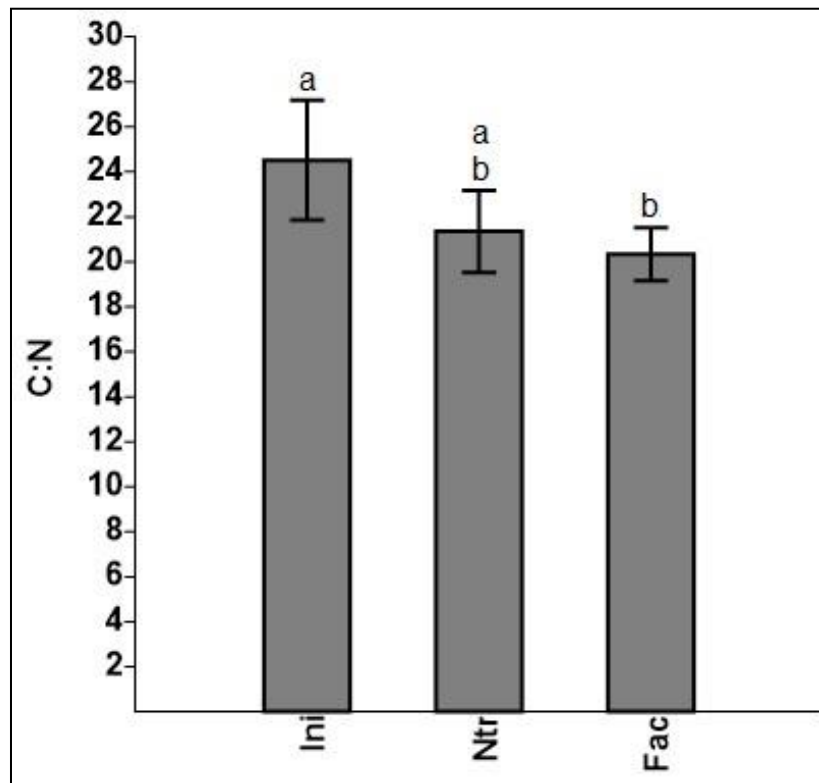


Figura 5 - Gráfico comparativo das médias (\pm erro padrão) das razões C:N entre espécies inibidoras, neutras e facilitadoras. Letras diferentes significam valores significativamente diferentes entre as classificações das espécies, de acordo com o teste de Tukey.

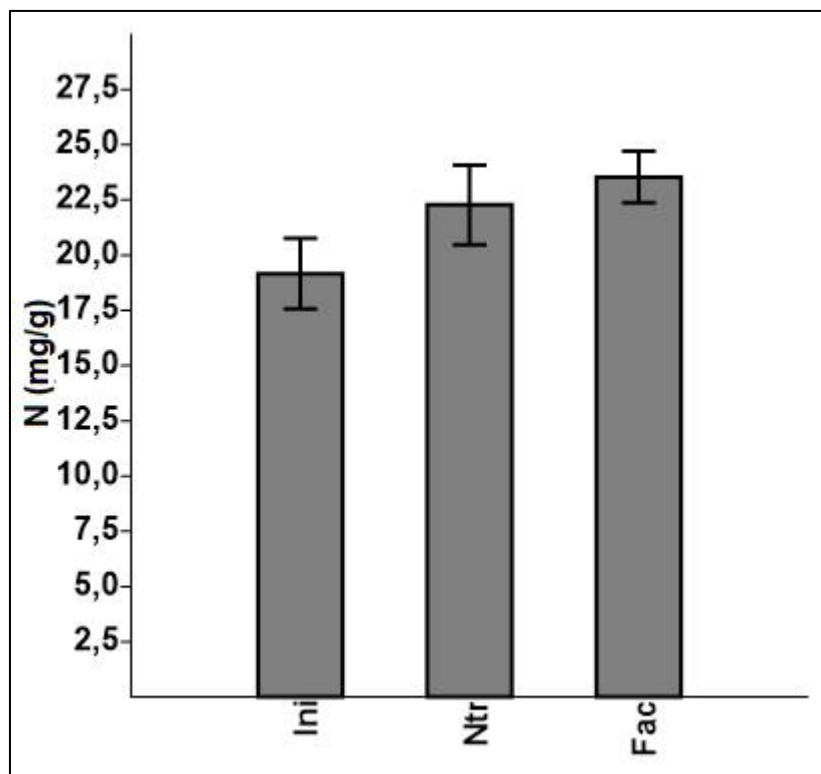


Figura 6 - Gráfico da ANOVA comparando as médias (\pm erro padrão) das concentrações de N entre espécies inibidoras, neutras e facilitadoras. Letras diferentes significam valores significativamente diferentes entre as classificações das espécies, de acordo com o teste de Tukey.

3.2. Efeito da mistura de espécies

A composição que apresentou os maiores efeitos positivos sobre as taxas de decomposição das folhas foi a 2sp8 (*Mimosa tenuiflora* e *Erythroxylum nummularia*) com média de 1,98g a mais de serrapilheira decomposta do que o esperado, ou seja uma diferença de 31,14% entre a decomposição observada e a esperada. Esta foi seguida da 4sp4 (*Mimosa tenuiflora*, *Amburana cearensis*, *Erythroxylum nummularia* e *Poincianella gardneriana*) com média de 0,99g a mais, ou seja 17,38% de diferença entre a decomposição observa e a esperada. A composição 2sp3 (*Spondias tuberosa* e *Combretum leprosum*) apresentou os efeitos mais negativos, com média de 1,11g a menos de serrapilheira decomposta do que o esperado, representando -20,89% de diferença entre a decomposição observa e a esperada; seguida da 2sp6 (*Libidibia ferrea* e *Croton*

blanchetianus) que decompôs 0,87g a menos que o esperado, equivalendo a -18,69% de queda na taxa de decomposição (Figura 7). A composição 4sp2 (*Cynophalla hastate*, *Erythroxyllum numulária*, *Sebastiania macrocarpa* e *Bauhinia cheilantha*) apresentou efeito praticamente nulo, com média de -0,002% de diferença entre as taxas de decomposição observadas e esperadas.

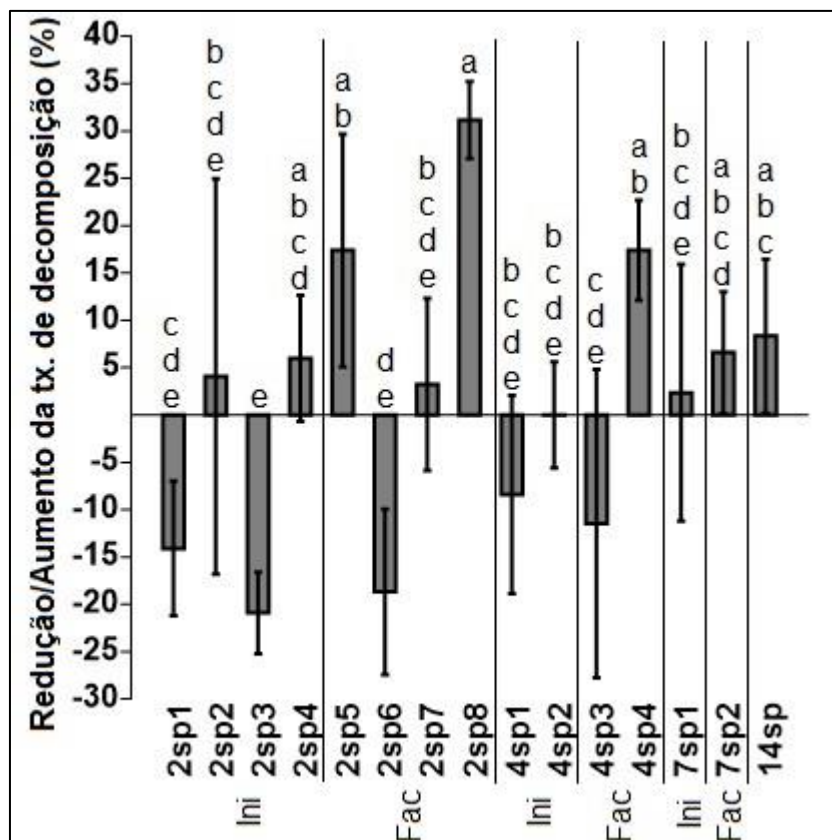


Figura 7 – Gráfico da ANOVA comparando as médias (\pm erro padrão) de redução ou aumento das taxas de decomposição da serrapilheira decorrente da mistura de espécies entre todas as composições. Letras diferentes significam valores significativamente diferentes entre as composições, de acordo com o teste de Tukey. **Ini**= composições com espécies inibidoras; **Fac**= composições com espécies facilitadoras.

Foi possível verificar que todas as composições contendo espécies inibidoras apresentaram pelo menos um valor indicando redução na decomposição da serrapilheira (2sp1, 2sp2, 2sp3, 2sp4, 4sp1, 4sp2, 7sp1). Já nas composições contendo espécies facilitadoras, apenas as composições compostas apenas pelas espécies *Libidibia ferrea* e a

Pityrocarpa monilliformis apresentaram valores negativos (2sp6, 2sp7 e 4sp3). Nos tratamentos com facilitadoras, todas as composições que continham folhas do *Amburana cearensis* e da *Mimosa tenuiflora* apresentaram apenas valores positivos, indicando aumento na decomposição da serrapilheira (2sp5, 2sp8, 4sp2 e 7sp2), incluindo o tratamento com 7 espécies que continha também folhas do *Libidibia ferrea* e da *Pityrocarpa monilliformis* (Figura 7).

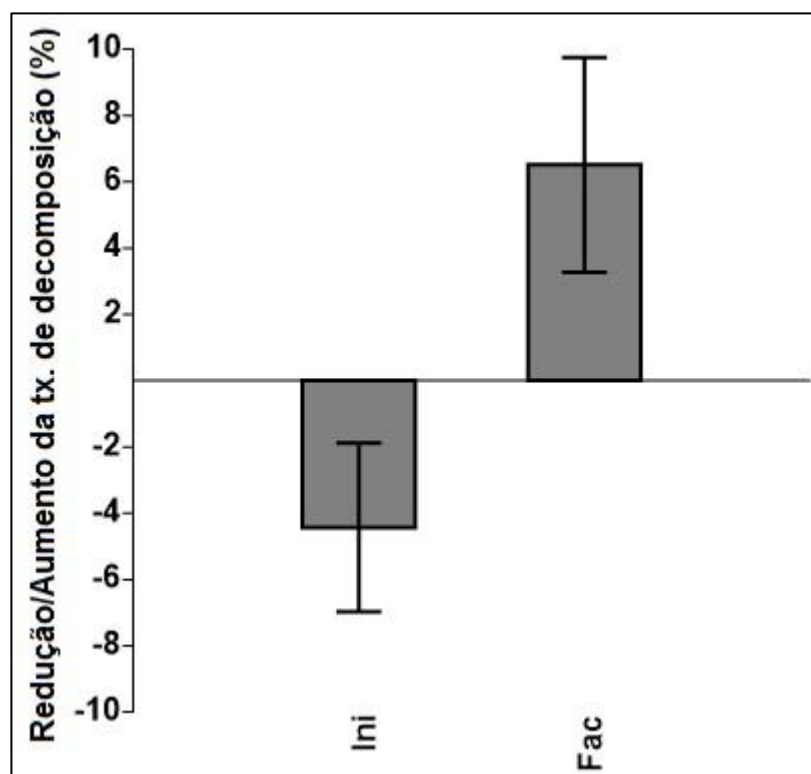


Figura 8 – Gráfico da ANOVA comparando as médias (\pm erro padrão) de redução ou aumento das taxas de decomposição da serrapilheira decorrente da mistura de espécies entre as composições contendo espécies facilitadoras (Fac) e contendo espécies inibidoras (Ini) (\pm erro padrão).

Os resultados da ANOVA demonstram que o efeito da mistura de folhas de diferentes espécies sobre o processo de decomposição do folhido foi significativamente diferente entre as composições contendo espécies facilitadoras e as composições contendo espécies inibidoras ($gl_1 = 1$, $gl_2 = 68$, $F = 7,05$, $p = 0,001$). No geral, os valores foram

positivos para as composições com espécies facilitadoras, indicando aumento das taxas de decomposição, e negativos para as com espécies inibidoras, o que indica que as taxas de decomposição foram reduzidas (Figura 8).

Não foi encontrada uma correlação significativa entre a riqueza e o efeito da mistura das espécies. No entanto, foi possível verificar que o efeito da mistura das folhas nas composições contendo espécies facilitadoras é diferente das que continham espécies inibidoras (Coef = -18,40; T= -2,13; p= 0.04) (Figura 9) confirmando os resultados da ANOVA (Figura 8).

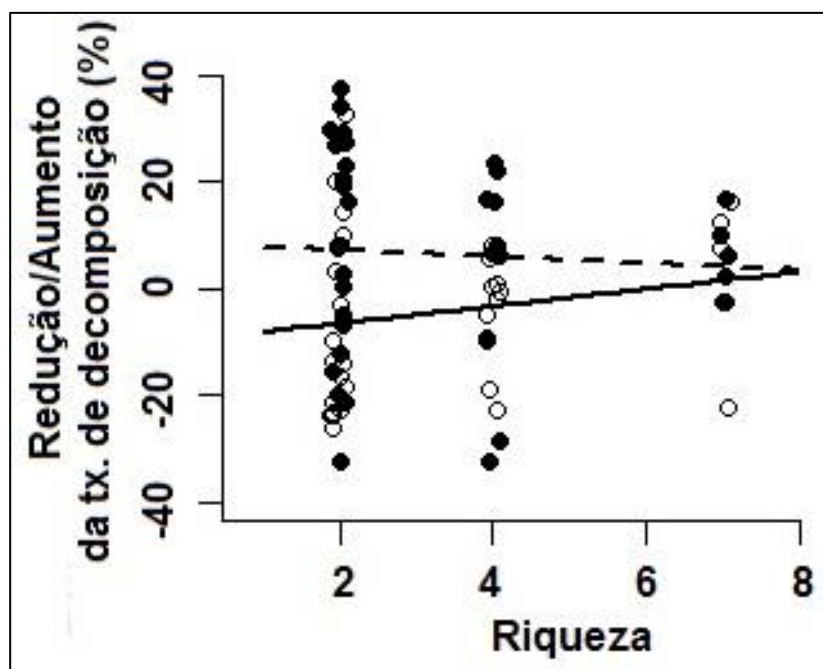


Figura 9 – Gráfico da correlação entre a riqueza e efeito da mistura de folhas das composições compostas com facilitadoras e das compostas por inibidoras. Os pontos pretos e a reta contínua representam as composições contendo espécies inibidoras; os pontos vazados e a reta tracejada representam as composições contendo espécies facilitadoras.

4. Discussão

No geral, os resultados do experimento mostraram que as espécies facilitadoras têm maior potencial de transferência de nitrogênio do que as espécies inibidoras. Swift et. al. (1979), explica que a quantidade de nutrientes transferidos de uma árvore para o solo

através da queda de suas folhas é resultado da produção, do conteúdo nutricional e de suas taxas de decomposição e que a mineralização dos nutrientes das folhas através do processo de decomposição contribui para a fertilidade do solo. Logo, se as espécies facilitadoras incrementam nutrientes no solo mais rapidamente, pode-se afirmar que elas são mais eficientes em disponibiliza-los para serem absorvidos por outras plantas.

Observando os valores do PTN, espécie por espécie, nota-se que a *Mimosa tenuiflora* e a *Amburana cearensis* apresentaram valores significativamente maiores do que os apresentados pela espécies inibidoras, com exceção da *Sebastiania Macrocarpa*. Isso indica que essas duas espécies são as principais responsáveis pelo valor do PTN nas espécies facilitadoras ser mais alto do que nas espécies inibidoras.

A *Sebastiania Macrocarpa*, apesar de ser considerada uma espécie inibidora, apresentou um dos maiores valores do PTN. A diminuta literatura publicada sobre a espécie não permite elucidar qual seria a razão do efeito negativo dela sobre o desenvolvimento das plantas abaixo de sua copa. Talvez, apesar de sua contribuição para a fertilidade do solo, essa espécie exerça uma forte pressão competitiva por água e nutrientes sobre as plantas com as quais ela interage ou haja também nos tecidos compostos que inibam o desenvolvimento de outras plantas através de alelopatia (Hättenschwiler e Vitousek, 2000; Coq et.al., 2010). Apesar de não terem sido encontrados dados publicados que respaldem a alelopatia por parte da espécie, a utilização de espécies do gênero *Sebastiania* pela indústria farmacêutica para a extração de compostos antifúngicos e antibacterianos, principalmente de seus caules e raízes, é bastante comum (De Godoy et. al., 1991; Lima et. al., 1995; Cechinel Filho et. al., 1996; Penna et. al., 2001). Se a *Sebastiania Macrocarpa* também contém alguns desses compostos, eles podem inibir a ação de fungos e bactérias

decompositores, diminuindo as taxas de decomposição e conseqüentemente a transferência de nutrientes para o solo abaixo de sua copa.

Já a *Pityrocarpa monilliformis* é uma espécie considerada facilitadora que apresentou baixo PTN. É possível que sua baixa contribuição de nutrientes através da decomposição se suas folhas seja compensado pela fixação de N através de suas raízes. A *Pityrocarpa monilliformis* é uma espécie leguminosa, e essas são conhecidas por fixarem N através de bactérias que interagem com suas raízes. Essas bactérias absorvem o N gasoso do ar e o transformam em formas absorvíveis pelas plantas e esse processo enriquece o solo abaixo de suas copas (Palm, 1995; Sprent, 2007).

O experimento com folhas misturadas, apresentou resultados que indicam que houveram efeitos sinérgicos, antagônicos e praticamente nulos da mistura de folhas sobre as taxas de decomposição. Esses 3 padrões distintos de efeitos da diversidade sobre as taxas de decomposição já foram documentados na literatura. Grande parte dos estudos que testam a relação entre a biodiversidade da serrapilheira e suas taxas de decomposição apontam a diversidade funcional, principalmente de características físico-químicas, como fator responsável pelos diferentes efeitos que emergem quando folhas de diferentes espécies se decompõem juntas (Gartner e Cardon 2004; Hattenschwiler et. al, 2005; Gessner et. al., 2010; Tardif e Shipley, 2013; Tardif e Shipley, 2014; Rai et. al., 2016). Tardif et. al., 2014, demonstrou que misturas compostas por espécies com folhas de características físico-químicas menos divergentes tendem a apresentar efeitos sinérgicos ou antagônicos, enquanto espécies com características mais divergentes tendem a anular o efeito umas das outras quando se decompõem juntas. Wardle et.al. (1997) também observou diferentes

efeitos do aumento de riqueza sobre o processo de decomposição da serrapilheira entre diferentes grupos funcionais de plantas.

As folhas das espécies facilitadoras e inibidoras se mostraram química diferentes, enquanto as folhas das espécies neutras não divergiram muito em relação aos outros dois tipos. As concentrações de N nas folhas das espécies facilitadoras foram, em geral, maiores que nas inibidoras. As concentrações deste elemento são um dos principais controles do processo de decomposição (Swift et. al., 1979; Melillo et. al., 1982; Taylor et. al., 1989). Altas concentrações de N também ajudam a diminuir a razão C:N. Um substrato com razão $C:N \leq 25$ é considerado de alta qualidade e libera o N mineral de forma mais rápida do que um de baixa qualidade, ou seja $C:N \geq 25$ (Meyers, 1994). Segundo essa afirmativa, as folhas das espécies inibidoras selecionadas neste estudo se mostraram de baixa qualidade, apresentando médias da razão C:N maiores que 25, enquanto as facilitadoras apresentaram médias por volta de 21, indicando que elas são de melhor qualidade. A correlação entre a razão C:N e a taxa de decomposição da biomassa nos dados obtidos nesse estudo mostraram que essas variáveis são inversamente proporcionais uma a outra, corroborando com o que relatado na maior parte da literatura publicada (Wardle, 1997; Hector, 2000; Tardif e Shipley, 2013; Tardif e Shipley, 2014; Rai et. al., 2016) . No entanto baixas razões C:N não significam necessariamente altas taxas de decomposição. Vários estudos mostram que a influência da razão C:N sobre as taxas de decomposição de folhas está associada a altas concentrações de N nos tecidos, de modo que folhas com baixas concentrações de N podem ter taxas de decomposição menores mesmo contendo baixas razões C:N (Finzi et al., 1998; Berg e Laskowski, 2006; Cornwell et al., 2008; Kamei et al., 2009; Rai et. al., 2016). Além disso, serrapilheiras com altas concentrações de N podem conter compostos

secundários como taninos e alcaloides, que diminuem a sua qualidade, suprimem recursos da comunidade microbiana e detêm o pastejo da fauna de solo (Coq et. al., 2010).

Por serem mais ricas em nutrientes, as folhas das espécies facilitadoras podem ter aumentado a qualidade da serrapilheira, provocando um efeito sinérgico, o que fez com que as composições em que estavam presentes apresentassem taxas de decomposição acima do esperado. Wardle et. al. (1997), demonstrou que a transferência de elementos de uma serrapilheira rica em nutrientes para uma pobre provoca um efeito sinérgico aumentando as taxas de decomposição. Isso ocorre porque folhas de melhor qualidade são mais atrativas à comunidade decompositora, desta forma, ao serem atraídos por elas, os organismos decompositores também atacam as folhas de espécies menos palatáveis. Hättenschwiler e Bretscher (2001), e Vos (2011) relatam efeitos da preferência e seleção de alimentos dos organismos decompositores alterando as taxas de decomposição da serrapilheira. Além disso, os nutrientes adicionados por uma espécie em uma serrapilheira pobre podem amenizar a limitação desses recursos para a comunidade decompositora, aumentando a decomposição das folhas como um todo (Chapman et al. 1988, Blair et al. 1990, Wardle et al. 1997). Por outro lado compostos como alcaloides e polifenóis, compostos recalcitrantes e estruturas morfológicas difíceis de quebrar presentes nas folhas podem dificultar o acesso e a ação da comunidade decompositora, tornando mais lento o processo de decomposição (Hättenschwiler e Vitousek, 2000). Isso pode explicar o efeito antagônico das espécies inibidoras nas composições em que estavam presentes. Seastadt (1984), que sugere que folhas de maior qualidade tendem a aumentar a decomposição de outras de menor qualidade quando estão misturadas, porém, folhas de baixa qualidade, com componentes inibidores, também podem provocar o efeito inverso.

Como todos os sacos de serrapilheira foram expostos sob as mesmas condições ambientais, pode-se concluir que a diferença dos efeitos da mistura de folhas sobre as taxas de decomposição entre as composições que continham facilitadoras e as que continham inibidoras foi consequência apenas de fatores bióticos. Entretanto, a mistura de diferentes espécies também pode alterar as condições físico-químicas da serrapilheira em pequena escala. Folhas com diferentes formas, tamanhos e estruturas misturadas podem alterar variáveis como temperatura e pH, formando microambientes entre as folhas que podem favorecer ou não o processo de decomposição (Hobbie et. al., 1999; Hector et. al., 2000).

Alguns estudos também mostram que as folhas de algumas espécies tem a capacidade de absorver o orvalho e o vapor de água da atmosfera, aumentando a umidade da serrapilheira. Essa capacidade favorece o processo de decomposição e é extremamente relevante em ambientes com limitações hídricas (Dirks et. al., 2010; Jacobson et. al., 2015). Gliksman (2017), afirma que em ambientes áridos e semiáridos, como é o caso da área onde foram desenvolvidos os experimentos deste estudo, a umidade absorvida por folhas com essa capacidade auxilia na ação de organismos decompositores durante a noite, provendo condições para que eles atuem sobre as estruturas do detrito que foram quebradas durante o dia através de mecanismos abióticos como temperatura e fotodegradação. Isso resulta em um *feedback* positivo no processo de decomposição da serrapilheira. Dados ainda não publicados, produzidos pelo Laboratório de Ecologia da Restauração (LER) da UFRN, mostram que as folhas da *Mimosa tenuiflora*, espécie presente na composição que demonstrou maior efeito sinérgico entre todas as composições (2sp8), tem a capacidade de absorver vapor de água da atmosfera. A *Mimosa tenuiflora* também estava presente em todas as composições que apresentaram apenas valores positivos do efeito da mistura de

folhas sobre as taxas de decomposição, juntamente com a *Amburana cearenses*, que também apresentou apenas valores positivos na composição com 2 espécies. Isso leva a crer que essas duas espécies foram as principais responsáveis pelo efeito sinérgico demonstrado pelas espécies facilitadoras no comparativo com as espécies inibidoras.

Apesar da mistura de folhas ter provocado um efeito sinérgico nas composições com facilitadoras e antagônico nas composições com inibidoras, esses efeitos não foram nem potencializados, nem diminuídos com o aumento do número de espécies. Esses resultados reforçam a ideia de que o tipo de efeito decorrente da mistura de espécies não depende de quantas, mas sim de quais espécies compõem a serrapilheira (Chapman, 1998; Wardle, 1997; Rai, 2016; Naeem et al. 1994; Wardle e Nicholson 1996). Tardif e Shipley (2013), demonstraram que quanto mais se aumenta o número de espécies na serrapilheira, maior é a probabilidade de se ter espécies mais divergentes decompondo-se juntas, o que pode ocasionar um efeito de anulação das influências de cada uma delas para o processo de decomposição, e denominaram esse efeito “*idiosyncratic annulment*”, baseando-se na “*idiosyncratic hypothesis*” (Lawton, 1994). Os resultados deste experimento também dão suporte a esta hipótese, já que a *biomass-ratio hypothesis* (Grime, 1998) se mostrou ineficiente em prever as taxas de decomposição das composições com folhas misturadas.

5. Conclusões

Os resultados do presente estudo mostram que algumas espécies arbóreas podem exercer um efeito positivo sobre o estabelecimento e desenvolvimento de outras espécies abaixo de sua copa através da transferência de nutrientes de suas folhas para o solo através

da decomposição. Também que algumas espécies podem potencializar esse *input* de nutrientes através de seu efeito sinérgico, acelerando a decomposição de folhas de outras espécies que se decompõem juntamente com as delas. Logo, podemos concluir que a decomposição da serrapilheira desempenha um papel importante nas interações de facilitação entre espécies de plantas e deve ser levado em conta ao se tratar dos mecanismos atuantes nessas interações.

As informações levantadas aqui podem ser aplicadas a projetos de recuperação de solos e áreas florestais degradadas, auxiliando na composição de espécies para replantio ou composição do folhiço a ser utilizado para cobrir o solo das áreas a serem restauradas. A utilização de espécies com maior eficiência na transferência de nutrientes ou que potencializem a decomposição de outras espécies pode melhorar a fertilidade do solo e aumentar a eficiência na ciclagem dos nutrientes.

6. Referências Bibliográficas

- Abdallah, F., Noumi, Z., Touzard, B., Belgacem, A.O., Neffati, M. e Chaieb, M. - The influence of *Acacia tortilis* (Forssk.) subsp. *raddiana* (Savi) and livestock grazing on grass species composition, yield and soil nutrients in arid environments of South Tunisia. *Flora*, v. 203, p. 116–125, 2008.
- Abdallah F. e Chaieb M. - The influence of trees on nutrients, water, light availability and understorey vegetation in an arid environment. *Applied Vegetation Science*, v.15, p. 501–512, 2012
- Aerts, R. - Biomass and nutrients dynamics of dominant plant species in heathlands. Em: Aerts, r., Heil, G.W. (Eds.), *Heathlands, Patterns and Processes, Changing Environment*. Kluwer, p. 51–84, 1993.
- Albrecht J., Bohle V., Berens D. G., Jaroszewicz B., Selva N e Farwig N. - Variation in neighbourhood context shapes frugivore-mediated facilitation and competition among co-dispersed plant species. *Journal of Ecology*, v. 103, p. 526–536, 2015.
- Anderson, L.J., Brumbaugh, M.S. e Jackson, R.B. - Water and tree understorey interactions: a natural experiment in a savanna with oak wilt. *Ecology*, v. 82, p. 33-49, 2001.
- Austin A.T., Vivanco L. - Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, v. 442, p. 555–558, 2006.

- Bardgett, R.D. - *The Biology of Soil: A Community and Ecosystem Approach*, Oxford University Press, Oxford e New York, 2005.
- Belsky, A.J. - Influences of trees on savanna productivity: test of shade, nutrients, and tree–grass competition. *Ecology*, v. 75, p. 922–932, 1994.
- Belsky, A.J., Mwonga, S.M. e Duxbury, J.M. - Effects of widely spaced trees and livestock grazing on understory environments in tropical savannas. *Agroforestry Systems*, v 24, p. 1–20, 1993.
- Berg B., Berg M.P., Bottner P., Box E., Breymeyer A., et al. - Litter mass loss rates in pine forests of Europe and eastern United States: some relationship with climate and litter quality. *Biogeochemistry*, v. 20, p. 127–59, 1993.
- Berg, B. e Laskowski, R. - Litter decomposition: a guide to carbon and nutrient turnover. *Advances in Ecological Research*, p. 38, 2006.
- Blair, J. M., Parmelee, R. W. e Beare, M. H. – Decay rates, nitrogen fluxes, and decomposer communities of single- and mixed-species foliar litter. *Ecology*, v. 71, p. 1976–1985, 1990.
- Bossa, J.R., Adams, J.F., Shannon, D.A., Mullins, G.L. - Phosphorus and potassium release pattern from *Leucaena* leaves in three environment of Haiti. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, v.73, p. 25–35, 2005.
- Bruehlheide, H., Nadrowski, K., Assmann, T., et al. - Designing forest biodiversity experiments: general considerations illustrated by a new large experiment in subtropical China. *Methods In Ecology and Evolution*, v. 5, p. 74-89, 2014.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J.J. e Bertness M.D. - Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, v.18, p. 119-125, 2003.
- Bullock S.H., Solis-Magallanes J.A. - Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, v 22, p. 22–35, 1990.
- Cadish G. e Giller K.E. - *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. Wallingford: CAB Int. p. 432, 1997.
- Cadotte, M. W. - Phylogenetic diversity and productivity: gauging interpretations from experiments that do not manipulate phylogenetic diversity. *Functional Ecology*, p. 1365-2435, 2015.
- Callaway, R. M., DeLucia, E. H., Moore, D., Nowak, R. e Schlesinger, W. H. - Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on *Pinus ponderosa* and *P. monophylla*. *Ecology*, v. 77, p. 2130-2141, 1996.
- Callaway, R.M., Nadkarni, N.M. e Mahall, B.E. - Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understorey productivity in Central California. *Ecology*, v.72, p. 1484–1499, 1991.
- Callaway, R. M. - Positive interactions among plants. *Botanical Review*, v. 61, p. 306–349, 1995.
- Cardinale, B. J. et al. - Biodiversity loss and impact of humanity. *Nature*, v. 486, p. 59-67, 2012.
- Carrion et. al. - Facilitation as a driver of plant assemblages in Caatinga. *Journal of Arid Environments*, v. 30, p. 1 – 9, 2017.
- Cechinel Filho, V., Lima, E. O., Morais, V. M. F., Gomes, S. T. A., Miguel, O. G. e Yunes, R. A.; J. Fungicide and fungistatic effects of xanthoxyline. *Ethnopharmacol*, v. 53, p. 171-173, 1996.

- Chapin, F.S., Matson, P. e Vitousek, P.M. - Decomposition and ecosystem carbon budgets. Em: Chapin F.S., Matson P., Vitousek P.M. (Eds.), Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer, New York, p. 183 - 228, 2011.
- Coq, S. et al. - Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rainforest of French Guiana. *Ecology*, v. 91, p. 2080-2091, 2010.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O. et al. - Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, v. 11, p. 1065–1071, 2008.
- Cornu, S., Luizão, F., Rouiller, J. e Lucas, Y. - Comparative study of litter decomposition and mineral element release in two Amazonian Forest ecosystems: Litter bag experiments. *Pedobiologia*, v.41, p.456-471, 1997.
- Costa U. O. - Efeitos da precipitação e da exposição à radiação solar na decomposição da serrapilheira em um ecossistema no semiárido brasileiro. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal, RN, 2016.
- Coûteaux M., Bottner, P. e Berg, B. - Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 10, p.63–66, 1995.
- Dantas, JS. - Dinâmica da produção e decomposição de folheto e ciclagem de nutrientes em um ecossistema de caatinga arbórea no Agreste da Paraíba. Monografia de Graduação em Agronomia. Universidade Federal da Paraíba, Areia, PB, 2003.
- de Boer, W. et al. - Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiol.* v. 29, p. 795–811, 2005.
- de Godoy, G. F., Miguel, O. O. e Moreira, E. A. - Antibacterial activity of xanthoxylene, constituents of *Sebastiania schottiana*. *Fitoterapia*, v. 58, p. 269-70, 1991.
- Dirks, I., Navon, Y., Kanas, D., Dumbur, R., Greunzweig, J. M. - Atmospheric water vapor as driver of litter decomposition in Mediterranean shrubland and grassland during rainless seasons. *Global Change Biology*, v. 16, p. 2799–2812, 2010.
- Fagundes, M.V., Weisser W., Paterno, G., Mazzochini, G., Ganade, G. Integrated neighbor effect (INE): an index for restoration and plant community studies. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Centro de Biociências. Natal, RN, 2016.
- Finzi, A.C., Van Breeman, N. e Canham, C.D. - Canopy trees oil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Applications*, v. 8, p. 440–446, 1998.
- Flores, J. e Jurado, E. - Are nurse-prot_eg_e interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, v. 14, p. 911–916, 2003.
- Garnier, E. et al. - Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. – *Ecology*, v. 85, p. 2630–2637, 2004.
- Gartner, T. B. e Cardon, Z. G. - Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, v. 104, p. 230–246, 2004.
- Gessner - Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution*, v.25, p. 372 – 380, 2010.

- Gilbert, O. e Bockock, K.L. Changes in the leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. II. Changes in the nitrogen content of oak and ash litter. *Journal of Soil Science*, v. 11, p. 10–19, 1960.
- Gliskman, D. et al. - Biotic degradation at night, abiotic degradation at day: positive feedbacks on litter decomposition in drylands. *Global Change Biology*, v. 23, p. 1564–1574, 2017.
- Gomez-Aparicio, L. et al. - Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, v. 14, p. 1128–1138, 2004.
- Grime, J.P. - Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, v. 86, p. 902–910, 1998.
- Hättenschwiler, S. e Bretscher, D. - Isopod effects on decomposition of litter produced under elevated CO₂, N deposition and different soil types. *Global Change Biology*, v. 7, p. 565–579, 2001.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V. e Scheu, S. – Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v.36, p. 191–218, 2005.
- Hättenschwiler, S. e Vitousek, P. M. - The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 15, p. 238–243, 2000.
- Hector, A., Beale, A. J., Minns, A., Otway S. J. e Lawton J. H. - Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos*, v. 90, p. 357–371, 2000.
- Hector, A. et al. - The analysis of biodiversity experiments: from pattern toward mechanism. Em Naeem, S. et al. (Eds.), *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*. Oxford University Press. Oxford, p. 105–120, 2009.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C. - Plant diversity and productivity experiments in european grasslands. *Science*, v. 286, p. 1123–1127, 2009.
- Heemsbergen, D.A. et al. - Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, v. 306, p. 1019–1020, 2004.
- Henry A.L., Brizgys K., Field C.B. - Litter decomposition in a California annual grassland: Interactions between photodegradation and litter layer thickness. *Ecosystems*, v. 11, p. 545–554, 2008.
- Hobbie, S. E., Shevtsova, A. e Chapin, F. S. I. - Plant responses to species removal and experimental warming in Alaskan tussock tundra. *Oikos*, v. 84, p. 417–434, 1999.
- Hunter, A.F. e Aarssen, L.W. - Plants helping plants. *Bioscience*, v. 38, p. 34–40, 1988.
- Kamei, J., Pandey, H. N. e Barik, S. K. Tree species distribution and its impact on soil properties, and nitrogen and phosphorus mineralization in a humid subtropical forest ecosystem of North eastern India. *Canadian Journal Forest Research*, v. 39, p. 36–47, 2009.
- Jacobson, K. et al. - Non-rainfall moisture activates fungal decomposition of surface litter in the Namib Sand Sea. *PLoS One*, v. 10, e0126977, 2015.
- Joergensen, R.G., Scholle, G.A. e Wolters V. - Dynamics of mineral components in the forest floor of an acidic beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. *European Journal Soil Biology*, v. 45, p. 285–289, 2009.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S., Spain, A., Toutan, F., Barois, I. e Schaefer, R. - A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, v.25, p.130–150, 1993.

- Lawton, J. H. - What do species do in ecosystems? *Oikos*, v. 71, p. 367–374, 1994.
- Leal, I.R., Da Silva, J., Cardoso, M., Tabarelli, M. e Lacher, T.E.,. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. *Conservation Biology*, v. 19, p. 701-706, 2005.
- Lima, E. O., Morais, V. M. F., Gomes, S. T. A., Cechinel Filho, V., Miguel, O. G. e Yunes, R. A. – Evaluación preliminar de actividade antifúngica de la xantolina. *Acta Farmaceutica Bonaerense*, v. 14, p. 213-216, 1995.
- Loydi, A., Donath, T. W., Otte, A. e Eckstein, R. L. - Negative and positive interactions among plants: effects of competitors and litter on seedling emergence and growth of forest and grassland species. *Plant Biology*, v. 17, p. 667-675, 2015.
- Manhães, A. P., Mazzochini, G. G., Oliveira-Filho, A. T., Ganade, G. e Carvalho, A. R. - Spatial associations of ecosystem services and biodiversity as a baseline for systematic conservation planning. *Diversity and Distributions*, p. 1-12, 2016.
- Marinho, F. P., Mazzochini, G. G., Manhães, A. P., Weisser, W. W. e Ganade, G. - Effects of past and present land use on vegetation cover and regeneration in a tropical dryland forest. *Journal of Arid Environments*, v. 132, p. 26-33, 2016.
- Martinkova, Z., Honek, A. e Pekař S. – The Role of Nurse Plants in Facilitating the Germination of Dandelion (*Taraxacum officinale*) Seeds. *Weed Science*, v. 62, p. 474-482, 2014.
- Melilo, J.M., Aber, J.D., e Muratore, J.F. - Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, v. 63, p. 621-626, 1982.
- Mishra, A. e Sharma, S.D. - Influence of forest tree species on reclamation of semiarid sodic soils. *Soil Use Management*, v. 26, p. 445-454, 2010.
- Moorhead D., Reynolds J. - Mechanisms of surface litter mass loss in the northern Chihuahuan desert: a reinterpretation. *Journal of Arid Environments*, v. 16, p. 157 – 163, 1989.
- Mulder, C. P.H, Uliassi, D. D. e Doak, D. F. - Physical stress and diversity-productivity relationships: The role of positive interactions. *PNAS*, v. 98, p. 6704-6708, 2001.
- Myers, R.J.K., Palm, C.A., Cuevas, E., Gunatilleke, I.U.N. e Brossard, M. - The synchronization of nutrient mineralization and plant nutrient demand. Em: Wooster, P.L., Swift, M.J. (Eds.), *The Biological Management of Tropical Soils Fertility*. A Wiley-Sayce Publication, Chichester, p. 81-116, 1994.
- Navarro-Cano, J. A., Goberna, M., Valiente-Banuet, A. et al. - Plant phylodiversity enhances soil microbial productivity in facilitation-driven communities. *ECOLOGIA*, v. 174, p. 909-920, 2014.
- Naeem, S. et al. - Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, v. 368, p.734-737, 1994.
- Ono, K., Hiradate, S., Morita, S. e Hirai, K. - Fate of organic carbon during decomposition of different litter types in Japan. *Biogeochemistry*, v. 112, p.7-21, 2013.
- Palm, C.A.- Contribution of agroforestry trees to nutrient requirements of intercropped plants. *Agroforestry Systems*, v. 30, p. 105-124, 1995.
- Paterno, G. B., Siqueira Filho, J. A. e Ganade, G. - Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession. *Journal of Vegetation Science*, v. 27, p. 606–615, 2016.

- Penna, C. et. al. - Antimicrobial activity of Argentine plants used in the treatment of infectious diseases. Isolation of active compounds from *Sebastiania brasiliensis*. *Ethnopharmacol.*, v. 77, p.37-40, 2001.
- Poulos, J. M., Rayburn, A. P. e Schupp, E. W. - Simultaneous, independent, and additive effects of shrub facilitation and understory competition on the survival of a native forb (*Penstemon palmeri*). *Plant Ecology*, v. 215, p.417-426, 2014.
- Rai, A., Singh, A. K., Ghosal, N. e Singh, N. - Understanding the effectiveness of litter from tropical dry forests for the restoration of degraded lands. *Ecological Engineering*, v. 93, p. 76 – 81, 2016.
- Santana, J.A.S. - Estrutura fitossociológica, produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes em uma área de caatinga no Seridó do Rio Grande do Norte. Tese (Doutorado em Agronomia). Universidade Federal da Paraíba, Areia, PB, 2005.
- Scholes, R.J. - The influence of soil fertility on the ecology of Southern African savannas. *Journal of Biogeography*, v. 17, p. 415-419, 1990.
- Seastadt, T. R. - The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology*, v. 29, p. 25-46, 1984.
- Silva, K. S. T. - Influência das condições ambientais no verdor da vegetação da caatinga frente as mudanças climáticas. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal, RN, 2015.
- Singh, B. - Influence of forest litter on reclamation of semiarid sodic soils. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, v. 10, p. 201-211, 1996.
- Singh, B., Garg, V.K., Singh, P.K. e Tripathi, K.P. - Diversity and productivity effect on the amelioration of afforested sodic soils. *Indian Forester*, v. 130, p. 14–26, 2004.
- Smith, V.C. e Bradford, M.A. - Litter quality impacts on grassland litter decomposition are differently dependent on soil fauna across time. *Applied Soil Ecology*, v.24, p.197-203, 2003.
- Sprent, J.I. e James, E.K. - Legume evolution: where do nodules and mycorrhizas fit in? *Plant Physiology*, v. 144, p.575-581, 2007.
- Stachová, T., Fibish, P. e Leps, J. - Plant density affects measures of biodiversity effects. *Journal of Plant Ecology*, v. 06, p. 1-11, 2012.
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M. - *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell, Oxford, 1979.
- Tardif, A. et. al. - Can the biomass-ratio hypothesis predict mixed-species litter decomposition along a climatic gradient. *Annals of Botany*, v. 113, p. 843–850, 2014.
- Tardif, A. e Shipley, B. - Using the biomass-ratio and idiosyncratic hypotheses to predict mixed-species litter decomposition. *Annals of Botany*, v. 111, p. 135-141, 2013.
- Tardif, A. e Shipley, B. - The relationship between functional dispersion of mixed-species leaf litter mixtures and species' interactions during decomposition. *Oikos*, v. 124, p. 1050-1057, 2014.
- Taylor, B.R., Parkinson, D. e Parsons, W.F.J. - Nitrogen and lignin as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, v. 70, p. 97-107, 1989.

- Tilman, D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, v. 77, p. 350-363, 1996.
- Tripathi, K.P. e Singh, B. - The role of revegetation for rehabilitation of sodic soils in semiarid subtropical forest, India. *Restoration Ecology*, v. 13, p. 29-38, 2005.
- Vital, A.T., Guerrini, I.A., Franken, W.K. e Fonseca, R.C.B. - Produção De Serapilheira E Ciclagem De Nutrientes de uma Floresta Estacional Semidecidual Em Zona Ripária. *Revista Árvore*, v.28, n.6, p.793-800, 2004.
- Vos, V.C.A. et al. - Macro-detritivore identity drives leaf litter diversity effects. *Oikos*, v. 120, p. 1092-1098, 2011.
- Walter, D., Willms Sean, M., Mcginn, J. e Dormaar, F.- Influence of litter on herbage production in the mixed prairie. *Journal of Range Management*, v. 46, p. 320-324, 1993.
- Wardle, D. A. e Lavelle P. - Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition. Em: Cadich, G. and Giller, K. E. (eds), *Driven by nature? – Plant litter quality and decomposition*. CAB International, Wallingford, p. 102 – 124, 1997.
- Wardle, D. A. e Nicholson, K. S. - Synergistic effects of grassland plant-species on soil microbial biomass and activity – implications for ecosystem-level effects of enriched plant diversity. – *Functional Ecology*, v. 10, p. 410-416, 1996.
- Wardle, D. A. et al. - Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, v. 79, p. 247–258, 1997.
- Ward, S. E. et al. - Vegetation exerts a greater control on litter decomposition than climate warming in peatlands. *Ecology*, v. 96, p. 113–123, 2015.
- Williamson, G. B. - Allelopathy, Koch's postulates, and the neck riddle. Em: J. B. Grace and D. Tilman, editors. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, New York, New York, USA, Pages 43–162, 1990.
- Xu, X.N. e Hirata, E. - Forest floor mass and litterfall in *Pinus luchuensis* plantations with and without broad-leaved trees. *Forest Ecology and Management*, v.157, p.165-173, 2002.
- Zimmer, M. et al. - Do woodlice and earthworms interact synergistically in leaf litter decomposition? *Functional Ecology*, v. 19, p. 7–16, 2005.

Material Suplementar

Tabela Suplementar 1 – Dados do experimento para avaliar o potencial de transferência de nitrogênio (PTN).

sp	Class	Dec(g/d)	Qd(g/m ² /d)	C(mg/g)	N(mg/g)	CN	PTN
S.mac	ini	0,039	0,0911	422,340	24,837	17,00	0,087
S.mac	ini	0,048	0,1191	417,294	24,406	17,10	0,139
S.mac	ini	0,029	0,1161	441,421	18,155	24,31	0,062
S.mac	ini	0,022	0,1043	442,451	18,815	23,52	0,042
S.mac	ini	0,045	0,1273	426,442	16,579	25,72	0,094
C.lep	ini	0,021	0,0994	422,721	20,806	20,32	0,044
C.lep	ini	0,017	0,0779	430,951	19,622	21,96	0,026
C.lep	ini	0,025	0,0676	432,821	25,446	17,01	0,043
C.lep	ini	0,021	0,0681	440,881	19,308	22,83	0,027
C.lep	ini	0,018	0,0721	427,973	18,553	23,07	0,024
B.che	ini	0,019	0,0787	443,073	16,885	26,24	0,026
B.che	ini	0,026	0,0705	446,722	22,467	19,88	0,041
B.che	ini	0,022	0,0804	444,117	23,190	19,15	0,042
B.che	ini	0,020	0,0744	448,881	21,682	20,70	0,032
B.che	ini	0,024	0,0801	441,890	19,028	23,22	0,037
C.lpr	ini	0,006	0,0744	487,922	14,651	33,30	0,006
C.lpr	ini	0,006	0,0762	493,090	16,047	30,73	0,007
C.lpr	ini	0,007	0,0881	494,085	13,807	35,79	0,008
C.lpr	ini	0,007	0,0841	498,454	14,663	33,99	0,009
C.lpr	ini	0,006	0,0768	495,031	14,369	34,45	0,007
C.has	ntr	0,010	0,1184	484,374	24,477	19,79	0,030
C.has	ntr	0,010	0,1021	501,059	31,185	16,07	0,032
C.has	ntr	0,011	0,0917	479,717	34,921	13,74	0,034
C.has	ntr	0,009	0,1100	486,314	31,220	15,58	0,031
C.has	ntr	0,014	0,1143	495,241	21,420	23,12	0,034
E.num	ntr	0,017	0,1479	467,467	18,339	25,49	0,047
E.num	ntr	0,021	0,1119	452,658	18,147	24,94	0,043
E.num	ntr	0,016	0,2197	451,760	16,988	26,59	0,059
E.num	ntr	0,029	0,1299	449,732	17,602	25,55	0,065
E.num	ntr	0,019	0,0877	467,546	20,395	22,92	0,033
S.tub	ntr	0,043	0,0955	435,868	23,280	18,72	0,096
S.tub	ntr	0,034	0,0870	431,400	26,193	16,47	0,079
S.tub	ntr	0,031	0,0968	433,752	25,417	17,07	0,077
S.tub	ntr	0,042	0,1013	414,671	25,359	16,35	0,107
S.tub	ntr	0,032	0,1582	419,805	24,063	17,45	0,124
C.gla	ntr	0,013	0,1286	400,326	22,855	17,52	0,037
C.gla	ntr	0,023	0,1088	437,195	25,788	16,95	0,064
C.gla	ntr	0,024	0,1668	382,996	23,048	16,62	0,091

C.gla	ntr	0,019	0,1391	441,174	27,998	15,76	0,073
C.gla	ntr	0,008	0,1667	415,693	23,581	17,63	0,032
P.gar	ntr	0,031	0,1028	471,047	23,495	20,05	0,075
P.gar	ntr	0,017	0,1076	476,485	20,669	23,05	0,038
P.gar	ntr	0,027	0,1332	465,912	23,207	20,08	0,083
P.gar	ntr	0,020	0,1577	456,302	19,015	24,00	0,060
P.gar	ntr	0,021	0,1356	456,303	19,014	24,00	0,053
C.bla	ntr	0,018	0,1208	453,183	16,921	26,78	0,036
C.bla	ntr	0,019	0,0811	467,012	16,088	29,03	0,025
C.bla	ntr	0,021	0,1558	459,087	14,846	30,92	0,050
C.bla	ntr	0,017	0,1409	454,870	13,496	33,70	0,032
C.bla	ntr	0,014	0,1151	468,531	19,172	24,44	0,031
M.ten	fac	0,071	0,0649	492,459	23,370	21,07	0,107
M.ten	fac	0,050	0,0668	489,479	23,351	20,96	0,078
M.ten	fac	0,053	0,0753	464,819	23,792	19,54	0,095
M.ten	fac	0,048	0,0789	486,166	21,501	22,61	0,081
M.ten	fac	0,059	0,0652	480,286	24,320	19,75	0,093
A.cea	fac	0,019	0,1718	461,709	25,629	18,02	0,082
A.cea	fac	0,023	0,1767	467,216	22,156	21,09	0,089
A.cea	fac	0,015	0,1528	473,978	24,245	19,55	0,055
A.cea	fac	0,024	0,1939	469,904	29,444	15,96	0,140
A.cea	fac	0,036	0,1558	469,770	21,763	21,59	0,121
P.mon	fac	0,018	0,0936	433,239	28,404	15,25	0,048
P.mon	fac	0,015	0,0798	457,083	25,618	17,84	0,031
P.mon	fac	0,016	0,0897	458,522	22,812	20,10	0,033
P.mon	fac	0,013	0,0838	457,173	24,687	18,52	0,027
P.mon	fac	0,014	0,0894	458,425	19,967	22,96	0,025
L.fer	fac	0,024	0,1547	486,585	20,491	23,75	0,077
L.fer	fac	0,017	0,0858	484,851	20,093	24,13	0,030
L.fer	fac	0,016	0,2428	506,384	19,669	25,74	0,078
L.fer	fac	0,016	0,0964	472,841	23,612	20,03	0,037
L.fer	fac	0,033	0,2048	473,687	25,891	18,30	0,175

sp= Espécie; **Class** = Classificação (ini = inibidora, ntr = neutra, fac = facilitadora); **Dec(g/d)** = taxa de decomposição diária das folhas em gramas; **Qd(g/m²/d)** = Taxa de queda de folhas diária em gramas por metro quadrado; **C(mg/g)** = Concentração de carbono nas folhas em microgramas por grama de folha; **N(mg/g)** = Concentração de nitrogênio nas folhas em microgramas por grama de folha; **CN** = razão entre as concentrações de carbono e nitrogênio das folhas; **PTN** = Potencial de transferência de nitrogênio, calculado pelo produto entre Dec(g/d), Qd(g/d/m²) e N(mg/g).

Tabela Suplementar 2 – Dados dos tratamentos de monocultura utilizados nos cálculos de biomassa decomposta esperada.

sp	Class	Pi(g)	Pf(g)	Decomp (g)	Decomp (%)
S.mac	ini	14	8,09	5,91	42,24
S.mac	ini	14	6,91	7,09	50,64
S.mac	ini	14	6,20	7,80	55,71
S.mac	ini	14	6,11	7,89	56,36
S.mac	ini	14	5,59	8,41	60,05
C.lep	ini	14	8,40	5,60	40,01
C.lep	ini	14	7,69	6,31	45,05
C.lep	ini	14	7,58	6,42	45,89
C.lep	ini	14	6,55	7,45	53,2
C.lep	ini	14	6,32	7,68	54,84
B.che	ini	14	10,46	3,54	25,31
B.che	ini	14	10,00	4,00	28,55
B.che	ini	14	9,96	4,04	28,84
B.che	ini	14	9,53	4,47	31,91
B.che	ini	14	8,22	5,78	41,26
C.lpr	ini	14	10,77	3,23	23,09
C.lpr	ini	14	10,70	3,30	23,57
C.lpr	ini	14	10,01	3,99	28,51
C.lpr	ini	14	9,78	4,22	30,14
C.lpr	ini	14	9,67	4,33	30,94
C.has	ntr	14	8,17	5,83	41,67
C.has	ntr	14	8,03	5,97	42,66
C.has	ntr	14	7,67	6,33	45,21
C.has	ntr	14	7,46	6,54	46,69
C.has	ntr	14	7,37	6,63	47,35
E.num	ntr	14	9,69	4,31	30,81
E.num	ntr	14	9,67	4,33	30,94
E.num	ntr	14	9,56	4,44	31,68
E.num	ntr	14	9,36	4,64	33,16
E.num	ntr	14	9,04	4,96	35,41
S.tub	ntr	14	9,00	5,00	35,74
S.tub	ntr	14	8,73	5,27	37,61
S.tub	ntr	14	6,51	7,49	53,5
S.tub	ntr	14	5,90	8,10	57,86
S.tub	ntr	14	5,66	8,34	59,56
C.gla	ntr	14	9,82	4,18	29,87
C.gla	ntr	14	9,76	4,24	30,28
C.gla	ntr	14	9,62	4,38	31,3
C.gla	ntr	14	9,54	4,46	31,84
C.gla	ntr	14	9,54	4,46	31,89

P.gar	ntr	14	11,48	2,52	17,99
P.gar	ntr	14	10,92	3,08	22,02
P.gar	ntr	14	9,72	4,28	30,57
P.gar	ntr	14	9,63	4,37	31,2
P.gar	ntr	14	9,22	4,78	34,14
C.bla	ntr	14	10,31	3,69	26,34
C.bla	ntr	14	9,32	4,68	33,43
C.bla	ntr	14	8,60	5,40	38,59
C.bla	ntr	14	7,58	6,42	45,86
C.bla	ntr	14	7,38	6,62	47,32
M.ten	fac	14	9,38	4,62	33,01
M.ten	fac	14	5,85	8,16	58,25
M.ten	fac	14	5,41	8,59	61,35
M.ten	fac	14	5,13	8,87	63,36
M.ten	fac	14	3,45	10,55	75,36
A.cea	fac	14	8,10	5,90	42,16
A.cea	fac	14	8,07	5,93	42,33
A.cea	fac	14	7,82	6,18	44,14
A.cea	fac	14	7,66	6,34	45,29
A.cea	fac	14	7,12	6,88	49,12
P.mon	fac	14	12,12	1,88	13,43
P.mon	fac	14	12,00	2,00	14,27
P.mon	fac	14	11,76	2,24	16,01
P.mon	fac	14	11,66	2,34	16,74
P.mon	fac	14	11,57	2,43	17,37
L.fer	fac	14	10,81	3,19	22,76
L.fer	fac	14	10,08	3,92	27,99
L.fer	fac	14	10,04	3,96	28,26
L.fer	fac	14	9,78	4,22	30,12
L.fer	fac	14	9,53	4,47	31,9

sp = Espécies; **Class** = Classificação (ini = inibidora, ntr = neutra, fac = facilitadora); Pi(g) = peso inicial da biomassa de folhas em gramas; Pf(g) = peso final da biomassa de folhas em gramas; Decomp.(g) = Biomassa de folhas decomposta em gramas durante o tempo de exposição do experimento; Decomp. (%) = porcentagem da biomassa decomposta durante o tempo de exposição do experimento.

Tabela Suplementar 3 – Dados do experimento com folhas misturadas.

Comp	Class	Nsp	Obs	Esp	Dif.	Efeito
2sp1	ini	2.00	5.34	6.77	-1.43	-21.10
2sp1	ini	2.00	5.23	6.77	-1.54	-22.70
2sp1	ini	2.00	6.10	6.77	-0.66	-9.82
2sp1	ini	2.00	5.83	6.77	-0.93	-13.77
2sp1	ini	2.00	6.56	6.77	-0.21	-3.10
2sp2	ini	2.00	4.30	5.61	-1.32	-23.48
2sp2	ini	2.00	4.68	5.61	-0.93	-16.62
2sp2	ini	2.00	6.06	5.61	0.44	7.91
2sp2	ini	2.00	6.73	5.61	1.12	19.94
2sp2	ini	2.00	7.45	5.61	1.83	32.68
2sp3	ini	2.00	3.95	5.33	-1.38	-25.91
2sp3	ini	2.00	4.07	5.33	-1.26	-23.60
2sp3	ini	2.00	4.10	5.33	-1.22	-22.96
2sp3	ini	2.00	4.34	5.33	-0.98	-18.48
2sp3	ini	2.00	4.61	5.33	-0.72	-13.52
2sp4	ini	2.00	5.01	5.31	-0.30	-5.65
2sp4	ini	2.00	5.50	5.31	0.18	3.44
2sp4	ini	2.00	5.72	5.31	0.41	7.77
2sp4	ini	2.00	5.83	5.31	0.52	9.78
2sp4	ini	2.00	6.08	5.31	0.77	14.45
2sp5	fac	2.00	4.94	5.30	-0.35	-6.67
2sp5	fac	2.00	6.32	5.30	1.02	19.36
2sp5	fac	2.00	6.41	5.30	1.11	21.02
2sp5	fac	2.00	6.53	5.30	1.24	23.36
2sp5	fac	2.00	6.87	5.30	1.58	29.80
2sp6	fac	2.00	3.14	4.66	-1.51	-32.47
2sp6	fac	2.00	3.68	4.66	-0.98	-21.00
2sp6	fac	2.00	3.74	4.66	-0.92	-19.66
2sp6	fac	2.00	3.94	4.66	-0.72	-15.42
2sp6	fac	2.00	4.43	4.66	-0.23	-4.88
2sp7	fac	2.00	2.96	3.36	-0.40	-11.84
2sp7	fac	2.00	3.38	3.36	0.02	0.58
2sp7	fac	2.00	3.45	3.36	0.10	2.84
2sp7	fac	2.00	3.64	3.36	0.28	8.27
2sp7	fac	2.00	3.91	3.36	0.55	16.34
2sp8	fac	2.00	8.09	6.35	1.74	27.43
2sp8	fac	2.00	8.74	6.35	2.39	37.70
2sp8	fac	2.00	8.05	6.35	1.71	26.91
2sp8	fac	2.00	8.52	6.35	2.17	34.18
2sp8	fac	2.00	8.22	6.35	1.87	29.51
4sp1	ini	4.00	4.40	5.68	-1.28	-22.52

4sp1	ini	4.00	4.61	5.68	-1.07	-18.80
4sp1	ini	4.00	5.40	5.68	-0.28	-4.90
4sp1	ini	4.00	5.58	5.68	-0.10	-1.77
4sp1	ini	4.00	6.02	5.68	0.34	5.98
4sp2	ini	4.00	5.10	5.65	-0.54	-9.59
4sp2	ini	4.00	5.62	5.65	-0.03	-0.45
4sp2	ini	4.00	5.68	5.65	0.04	0.69
4sp2	ini	4.00	5.70	5.65	0.06	1.02
4sp2	ini	4.00	6.11	5.65	0.47	8.31
4sp3	fac	4.00	2.41	3.57	-1.16	-32.40
4sp3	fac	4.00	2.55	3.57	-1.02	-28.54
4sp3	fac	4.00	3.23	3.57	-0.33	-9.37
4sp3	fac	4.00	3.80	3.57	0.23	6.42
4sp3	fac	4.00	3.81	3.57	0.24	6.62
4sp4	fac	4.00	6.15	5.69	0.46	8.14
4sp4	fac	4.00	6.62	5.69	0.94	16.46
4sp4	fac	4.00	6.64	5.69	0.96	16.81
4sp4	fac	4.00	6.94	5.69	1.25	21.97
4sp4	fac	4.00	7.02	5.69	1.34	23.53
7sp1	ini	7.00	4.14	5.33	-1.18	-22.23
7sp1	ini	7.00	5.19	5.33	-0.14	-2.57
7sp1	ini	7.00	5.74	5.33	0.41	7.76
7sp1	ini	7.00	6.00	5.33	0.67	12.56
7sp1	ini	7.00	6.19	5.33	0.87	16.24
7sp2	fac	7.00	5.11	5.24	-0.13	-2.51
7sp2	fac	7.00	5.37	5.24	0.13	2.44
7sp2	fac	7.00	5.57	5.24	0.33	6.33
7sp2	fac	7.00	5.77	5.24	0.52	9.99
7sp2	fac	7.00	6.12	5.24	0.88	16.71
14sp	ntr	14.00	5.12	5.28	-0.16	-3.12
14sp	ntr	14.00	5.34	5.28	0.06	1.07
14sp	ntr	14.00	5.86	5.28	0.57	10.81
14sp	ntr	14.00	5.98	5.28	0.70	13.18
14sp	ntr	14.00	6.33	5.28	1.04	19.75

Comp = Composições; **Class** = Classificação (ini = inibidora, ntr = neutra, fac = facilitadora); **Nsp** = Número de espécies da composição; **Obs** = Biomassa decomposta observada no experimento; **Esp** = Biomassa decomposta esperada calculada a partir dos resultados da decomposição nos tratamentos com monocultura; **Dif** = Diferença entre a biomassa decomposta observada e a esperada; Efeito = Porcentagem de biomassa decomposta acima (números positivos) ou abaixo (números negativos) do esperado.



Figura Suplemenar 1 – Coletor utilizado no experimento para a estimativa da taxa de queda das folhas.



Figura Suplementar 2 – Coletores instalados abaixo de um indivíduo de *Poincianella gardneriana* (catingueira).



Figura Suplementar 3 – Sacos de serrapilheira utilizados para estimativa das taxas de decomposição no experimento com folhas misturadas.



Figura Suplementar 4 – Sacos de serrapilheira expostos no campo, aleatorizados dentro da parcela única.