

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE – UFRN**  
**DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA - DECOL**  
**PROGRAMA DE PÓS- GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA – PPGECO**

**A IMPORTÂNCIA DE TRAÇOS FUNCIONAIS E DO POSICIONAMENTO DO  
DETRITO NA SERRAPILHEIRA COMO MECANISMOS MEDIADORES DOS  
EFEITOS DA INTERAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE DE DETRITOS E FOTO-  
OXIDAÇÃO NA DECOMPOSIÇÃO**

André Yuri Santos Portiole Belo  
Orientador: Adriano Caliman Ferreira da Silva

**NATAL-RN**

**2019**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE – UFRN**  
**DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA - DECOL**  
**PROGRAMA DE PÓS- GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA – PPGECO**

Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN  
Sistema de Bibliotecas - SISBI  
Catalogação de Publicação na Fonte. UFRN - Biblioteca Central Zila Mamede

Belo, André Yuri Santos Portiole.

A importância de traços funcionais e do posicionamento do detrito na serrapilheira como mecanismos mediadores dos efeitos da interação entre diversidade de detritos e foto-oxidação na decomposição / André Yuri Santos Portiole Belo. Natal/RN - 2019.

45 f.: il.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Natal, RN, 2019.

Orientador: Prof. Dr. Adriano Caliman Ferreira da Silva.

1. Decomposição - Dissertação. 2. Diversidade funcional do detrito - Dissertação. 3. Contexto ambiental - Dissertação. 4. Fotodegradação - Dissertação. I. Silva, Adriano Caliman Ferreira da. II. Título.

RN/UF/BCZM

CDU 574.4

**A IMPORTÂNCIA DE TRAÇOS FUNCIONAIS E DO POSICIONAMENTO DO  
DETRITO NA SERRAPILHEIRA COMO MECANISMOS MEDIADORES DOS  
EFEITOS DA INTERAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE DE DETRITOS E FOTO-  
OXIDAÇÃO NA DECOMPOSIÇÃO**

Dissertação de mestrado apresentada ao  
Programa de Pós-graduação em Ecologia  
– PPGE – da Universidade Federal do  
Rio Grande do Norte – UFRN – para  
obtenção de título de Mestre.

André Yuri Santos Portiole Belo  
Orientador: Prof. Dr. Adriano Caliman Ferreira da Silva

NATAL-RN  
2019

André Yuri Santos Portiole Belo

**A IMPORTÂNCIA DE TRAÇOS FUNCIONAIS E DO POSICIONAMENTO DO  
DETRITO NA SERRAPILHEIRA COMO MECANISMOS MEDIADORES DOS  
EFEITOS DA INTERAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE DE DETRITOS E FOTO-  
OXIDAÇÃO NA DECOMPOSIÇÃO**

Dissertação de mestrado apresentada ao  
Programa de Pós-graduação em Ecologia  
– PPGE – da Universidade Federal do  
Rio Grande do Norte – UFRN – para  
obtenção de título de Mestre.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Dr. José Luiz Alves da Silva  
(Membro Convidado Externo – UFRN)

---

Dra. Luciana Silva Carneiro  
(Membro Convidado Interno)

---

Dr. Adriano Caliman Ferreira da Silva  
(Orientador)

## AGRADECIMENTOS

Esta talvez seja uma parte difícil de escrever em minha dissertação, pois merece uma profunda reflexão de minha trajetória durante esses dois anos de formação acadêmica e possa ser que eu me esqueça de alguém que se deparou comigo para melhorar minha formação nessa jornada. Então, primeiramente fica aqui um agradecimento geral a todos que participaram dessa minha formação.

Agradeço a meu orientador Dr. Adriano Caliman Ferreira da Silva, que me proporcionou discussões e um aprendizado impagável, e também por ser uma pessoa com ideais firmes políticos e científicos, coisa que admiro bastante. A sua visão científica de mundo me inspira professor Caliman.

Agradeço a todos os professores da pós, inclusive aqueles que participaram de minha qualificação e defesa, a Dra. Luciana Silva Carneiro, ao Dr. José Luiz Silva e ao Dr. Alexandre Fadigas de Souza, pois dedicam suas vidas de trabalho para responder perguntas sobre o universo natural com o método científico, como também formar novos integrantes desse campo de estudo maravilhoso, e assim ajudar a melhorar nossa sociedade tão desigual a adotar políticas públicas que melhorem a qualidade de vida de todos.

Agradeço a todos meus companheiros(as) e amigos(as) do laboratório que faço parte (LAPEB), por juntos, com nossos tropeços e acertos, estarmos aprendendo sempre como trabalhar em equipe e como fazer ciência. Agradeço de verdade a vocês!

Agradeço também a meus familiares e amigos em geral que de forma indireta ou indireta, mesmo não sabendo o que estavam fazendo, me apoiaram em minha jornada. Dentre os familiares agradeço em especial, a minha esposa por ter me ajudado a trilhar uma jornada de vida de aprendizados e também minha mãe que a considero uma batalhadora que, mesmo com uma vida dura e desigual, venceu e vence as adversidades e criou três filhos sozinha. Parabéns mulher guerreira!

Agradeço as políticas públicas que ampliaram a universidade pública em que estudei e que dessa forma me proporcionou o uso de equipamentos, salas e outros bens materiais e imateriais que sem isso não conseguiria desenvolver minha pesquisa.

Por fim, esses anos de formação representam para mim não só um título de mestre (seria muito pequeno reduzir todo um aprendizado a um título). Isso representa uma formação de melhor qualidade que me ajudará a observar o mundo de modo mais

profundo e formar pessoas com qualidade, ensinando-as a aprender como se faz ciência.  
Obrigado a todos e Carpe Diem, viva o AGORA!

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b>	01
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b>	06
2.1 Local de estudo	06
2.2 Desenho experimental	07
2.2.1 Experimento 1	07
2.2.2 Experimento 2	09
2.3 Estimativas das taxas de decomposição	11
2.4 Métricas de efeitos não-aditivos da diversidade	11
2.5 Análise dos dados	13
2.5.1 Experimento 1	13
2.5.2 Experimento 2	13
<b>3. RESULTADOS</b>	14
3.1 Variáveis ambientais	14
3.2 Experimento 1	15
3.2.1 Padrões de decomposição do detrito	15
3.2.2 Importância da diversidade e identidade funcional de detritos sobre efeitos não-aditivos na decomposição em diferentes contextos ambientais	17
3.2.3 Efeito Relativo da Espécie (ERSP)	20
3.3 Experimento 2	21
3.3.1 Visão geral da massa remanescente entre os tratamentos	21
3.3.2 Efeito relativo da mistura (ERM)	22
<b>4. DISCUSSÃO</b>	24
<b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	26
<b>6. REFERÊNCIAS</b>	28
<b>7. ANEXOS</b>	34

## **A IMPORTÂNCIA DE TRAÇOS FUNCIONAIS E DO POSICIONAMENTO DO DETRITO NA SERRAPILHEIRA COMO MECANISMOS MEDIADORES DOS EFEITOS DA INTERAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE DE DETRITOS E FOTO-OXIDAÇÃO NA DECOMPOSIÇÃO**

**RESUMO:** Estudos ao longo das duas últimas décadas têm apontado para um importante papel da diversidade e identidade de detritos, sobretudo a funcional, como um fator determinante na decomposição. Até o momento, sabe-se que os mecanismos pelos quais a diversidade de detritos afeta a decomposição decorrem de mecanismos bióticos mediados pelas interações entre a fauna decompositora e o detrito. Entretanto, fatores abióticos, tais como, a fotodegradação, também exercem efeitos diretos sobre a decomposição, sobretudo em regiões ou habitats com alta incidência de radiação UV. Desta forma, conjectura-se que efeitos não-aditivos da diversidade de detritos na decomposição devam ser fracos ou inexistentes sob condições ambientais que não favoreçam a decomposição via mecanismos bióticos. Neste trabalho, testamos esta hipótese através de dois experimentos de campo realizados sob contextos ambientais distintos em uma restinga no Estado do Rio Grande do Norte. No primeiro experimento (Exp. 1) verificamos se e como efeitos não-aditivos da miatura e da diversidade funcional de detritos variam em magnitude e direção entre um habitat mais propício à decomposição mediada por decompositores (i.e. solo sob a vegetação) e outro em que a decomposição mediada pela foto-degradação assume maior relevância (i.e. solo nu exposto a radiação solar direta). No segundo experimento (Exp. 2), verificamos apenas no habitat com elevada exposição solar se e como a sobreposição (i.e. detritos sobrepostos ou não entre si) e a posição com que o detrito se encontra verticalmente na serrapilheira (i.e. em contato com o solo, ou na superfície da serrapilheira) mediam efeitos da diversidade de detritos na decomposição. No Exp. 1, detritos de quatro espécies apresentando valores discrepantes de área foliar específica (AFE) foram colocados para decompôr em monoculturas e todas as possíveis biculturas ao longo de 6 meses em litterbags. No Exp. 2 a decomposição também foi avaliada em litterbags ao longo de 6 meses, mas apenas para monoculturas e misturas formadas por duas espécies que apresentavam valores discrepantes de AFE, a *Erythrina velutina* e a *Sterculia chicha*. O Exp. 1 mostrou que a taxa de decomposição em locais expostos à ação direta da fotodegradação foi em média 34% maior do que a observada em locais sombreados sob a vegetação. Não houve efeito significativo da mistura de espécies na decomposição em nenhum dos contextos ambientais, indicando que em média, a decomposição das misturas de detrito podem ser previstas através da decomposição de suas monoculturas. Entretanto, este efeito não foi homogêneo entre as biculturas. Não houve efeito de dissimilaridade funcional em nenhum dos contextos ambientais e para nenhuma mistura, contudo houve efeitos em misturas pontuais, o que mostra a um efeito de identidade funcional entre determinadas misturas. De forma geral, combinações de detritos foliares com maior discrepância nos valores de AFE, apresentaram decomposição mais lenta em biculturas do que suas correspondentes monoculturas. Tal resultado foi mediado por um trade-off entre efeito e resposta dos detritos das diferentes

espécies ao sombreamento. Espécies com maior AFE foram mais sensíveis ao sombreamento, enquanto espécies com menor AFE tiveram maior efeito de sombreamento. Além disso, no Exp. 2 observamos que a sobreposição e o posicionamento vertical do detrito também modificaram os efeitos da diversidade sobre a decomposição. Efeitos da diversidade de detritos na decomposição ocorreram apenas nos tratamentos com detritos sobrepostos. Porém, os efeitos foram significativos apenas para a espécie *S. chicha*, cuja a decomposição na bicultura tanto próximo ao solo (menos exposto ao sol) quanto na superfície (mais exposto ao sol) diferiram da sua decomposição observada na monocultura (i.e. maior e menor respectivamente). Contrário as nossas expectativas, mecanismos abióticos oriundos da fotodegradação determinaram efeitos não-aditivos da diversidade funcional de detritos que retardam consistentemente a decomposição em ambientes expostos ao sol, mas tais efeitos se mostraram dependentes da posição vertical do detrito na serrapilheira. Conjuntamente, os resultados mostram que a diversidade funcional do detrito bem como fatores que determinem a posição vertical do detrito na serrapilheira (i.e. padrão fenológico) podem agir como importantes mecanismos de retenção de carbono no solo em regiões, ecossistemas ou habitats com elevada exposição solar.

**PALAVRAS-CHAVE:** Decomposição, diversidade funcional do detrito, contexto ambiental, fotodegradação.

**Abstract:** Studies over the last two decades have pointed to an important role of the litter diversity, especially the functional one, as a determinant of decomposition rates. So far, it has been known that the mechanisms by which the diversity of litter affects decomposition results from biotic mechanisms mediated by the interactions between the decomposing fauna and the detritus. However, abiotic factors such as photodegradation also have a direct effect on decomposition rates in many ecosystems, especially in regions or habitats with a high incidence of UV radiation. In this way, it is conjectured that non-additive effects of the debris diversity in the decomposition should be weak or nonexistent under environmental conditions that do not favor the decomposition through biotic mechanisms. In this work, we tested this conjecture through two field experiments carried out under distinct environmental contexts, in a restinga in the State of Rio Grande do Norte. In the first experiment (Exp. 1), we verified whether and as non-additive effects of the richness and functional diversity of litter vary in magnitude and direction between a habitat more conducive to decay-mediated decomposition (ie soil under vegetation) and another where Photo-degradation-mediated decomposition assumes greater relevance (ie soil exposed to direct solar radiation). In the second experiment (Exp. 2), we observed only in the habitat with high solar exposure if and as the overlap (ie overlapping or not between) and the position with which the litter is vertically in the litter (ie in contact with the soil, or on the litter surface) measured the effects of the diversity of debris on decomposition. In the Exp. 1 litter of four species, presenting discrepant values of specific leaf area (AFE) were placed to decompose in monocultures and all possible bicultures over 6 months in litterbags. In Exp. 2 the decomposition was also evaluated in litterbags over 6 months, but only for

monocultures and mixtures formed by two species that presented more discrepant values of AFE, *Erythrina velutina* (Ev) and *Sterculia chicha* (Sc). The results of Exp. 1 showed that the rate of decomposition at sites exposed to the direct action of photodegradation was on average 34% higher than that observed in shaded sites under vegetation. There was no significant effect of species richness on decomposition in any of the environmental contexts, indicating that on average the decomposition of the detritus mixtures can be predicted through the decomposition of their monocultures. However, this effect was not homogeneous among the bicultures. The functional dissimilarity between the bicultures had a significant effect on the decomposition, but only in the environment exposed to the sun. In general, combinations of foliar litter with greater discrepancy in the AFE values presented slower decomposition in bicultures than in monocultures. This result was mediated by a trade-off between effect and response of the debris of different species to shade. Species with higher AFE were more sensitive to shading, while species with lower AFE had a greater shading effect. In addition, in Exp. 2 we observed that the overlap and vertical positioning of the detritus also modify the effects of diversity on decomposition. Effects of the debris diversity on decomposition occurred only in the treatments with overlapping litter. However, the effects were significant only for the *S. chicha* (Sc) species, whose decomposition in the near-soil (less exposed to the sun) and surface (more exposed to the sun) differed from their monoculture decomposition (ie major and minor respectively ). Contrary to our expectations, abiotic mechanisms from photodegradation determine non-additive effects of the functional diversity of debris that consistently retard decomposition in environments exposed to the sun, but such effects have been shown to be dependent on the vertical position of the debris in the litter. Together, the results show that the functional diversity of the detritus, as well as factors that determine the vertical position of the debris in the litter (ie phenological pattern) can act as important mechanisms of carbon retention in the soil in regions, ecosystems or habitats, with high exposure solar.

**KEYWORDS:** Decomposition, functional diversity of the litter, environmental context, photodegradation.

1 **A IMPORTÂNCIA DE TRAÇOS FUNCIONAIS E DO POSICIONAMENTO DO**  
2 **DETRITO NA SERRAPILHEIRA COMO MECANISMOS MEDIADORES DOS**  
3 **EFEITOS DA INTERAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE DE DETRITOS E FOTO-**  
4 **OXIDAÇÃO NA DECOMPOSIÇÃO**

5 **1. INTRODUÇÃO**

6 O processo de decomposição é o mecanismo pelo qual os nutrientes e carbono em  
7 suas formas inorgânicas retornam da matéria orgânica morta ou detrito para o ambiente  
8 (Schlesinger and Andrews 2000, Schmidt et al. 2011). Esse processo garante que  
9 nutrientes e carbono possam ser reintegrados a base da cadeia alimentar, através da  
10 produção primária realizada por organismos fotossintetizantes e quimiossintetizantes  
11 (King et al. 2012). Conseqüentemente, o processo de decomposição tem importantes  
12 conseqüências para o balanço de carbono e aquecimento global, visto que seus  
13 principais produtos, o dióxido e o monóxido de carbono são considerados gases  
14 causadores do efeito estufa (Panel et al. n.d.). Na biosfera, a maior quantidade de  
15 carbono se encontra imobilizado na forma de detritos, superando o montante existente  
16 na atmosfera ou na biota (Couteaux et al. 1995, Schmidt et al. 2011). Nos ecossistemas  
17 terrestres, como as florestas, a maior parte da produção primária anual não é consumida  
18 por herbívoros e adentra o estoque de detritos em sua maior parte representada por  
19 folhas que se acumulam na superfície do solo formando a serrapilheira (Gessner et al.  
20 2010, Schmidt et al. 2011, Cebrian 1999). Por essa razão, a maioria dos trabalhos que  
21 tentam entender os fatores reguladores da dinâmica do processo de decomposição, o  
22 fazem tendo como base a decomposição de detritos foliares (Cornwell and Johannes  
23 2009, Prieto et al. 2017).

24 Os fatores que afetam a decomposição da serrapilheira variam desde variáveis  
25 abióticas (temperatura, umidade, disponibilidade de nutrientes, radiação solar, etc.) a  
26 bióticas associadas à quantidade e diversidade de decompositores e a qualidade e  
27 heterogeneidade do detrito (i.e. razão estequiométrica de múltiplos constituintes do  
28 detrito) (Gartner and Cardon 2012, Aerts 1997, Bachega et al. 2016). Ao longo das  
29 últimas duas décadas, uma crescente atenção vem sendo dada à importância da  
30 diversidade funcional de detritos e seus mecanismos atuantes, sobre o processo de  
31 decomposição (Hättenschwiler et al. 2005a, Gessner et al. 2010, Giebelmann et al.  
32 2010, Gartner and Cardon 2004, Patoine et al. 2017). Uma revisão feita por Gartner &  
33 Cardon (2004) mostrou que em geral a dinâmica de decomposição observada em

34 serrapilheiras constituídas por detritos oriundos de diversas espécies, geralmente  
35 diferem significativamente das espécies em monoculturas. Em outras palavras, efeitos  
36 não-aditivos (provenientes da interação entre detritos de diferentes espécies são  
37 prováveis de ocorrer dentro de uma serrapilheira mais diversa. Os mecanismos  
38 atribuídos à ocorrência de tais efeitos não-aditivos podem ser classificados em duas  
39 classes: efeitos de complementaridade e de seleção (Hättenschwiler et al. 2005). Em  
40 geral, efeitos de complementaridade na decomposição ocorrem quando uma serapilheira  
41 mais diversa promove maior partição de nicho entre decompositores (Heemsbergen et  
42 al. 2004) ou quando um detrito de melhor qualidade (i.e. menor razão C:nutrientes) ou  
43 maior capacidade de retenção de umidade (Makkonen et al. 2013) “facilita” a  
44 decomposição de um detrito de pior qualidade, via mecanismos de transferência  
45 alóctone de nutrientes (Hector et al. 2000a, Leppert et al. 2017). Já os efeitos de seleção,  
46 ocorrem quando a decomposição da serapilheira é influenciada desproporcionalmente  
47 pela decomposição de uma espécie em particular (Vos et al. 2013, Wardle et al. 2019).

48 Entender como a diversidade de detritos afeta a taxa de decomposição teve como  
49 base principal a manipulação da riqueza de espécies e a composição de detritos  
50 provenientes de diferentes espécies (Srivastava et al. 2009, Gartner and Cardon 2004).  
51 Contudo, o acúmulo de evidências experimentais tem demonstrado que é mais comum  
52 observar efeitos não-aditivos ocorrendo de forma independente da riqueza de espécies  
53 ou, em outras palavras, de forma idiossincrática em relação à composição de espécies  
54 (Gartner and Cardon 2004, Hättenschwiler et al. 2005a, Ball et al. 2008, Srivastava et  
55 al. 2009). Tais resultados têm sugerido que os efeitos não-aditivos da diversidade de  
56 detritos na decomposição devam ser muito mais atribuídos a dissimilaridades  
57 funcionais, relativas a diferenças na composição química e física entre os diferentes  
58 detritos na serapilheira do que a diferenças quanto ao número de espécies em si (Naeem  
59 and Wright 2003, Petchey and Gaston 2006, Coq et al. 2011a, 2011b). Em outras  
60 palavras, os mecanismos de complementaridade respondem de forma mais previsível às  
61 diferenças funcionais entre as espécies do que a diferença taxonômica da serapilheira  
62 (riqueza de espécies) (Naeem and Wright 2003, Vos et al. 2013). Além disso, vários  
63 estudos têm também demonstrado que efeitos não-aditivos da diversidade de detritos  
64 são em muitos casos, dependentes do contexto ambiental, ou seja, a magnitude e mesmo  
65 a direção dos efeitos não-aditivos que ocorrem em uma dada mistura de detritos pode  
66 variar dependendo das condições bióticas e abióticas do habitat (Cardinale et al. 2008,  
67 García-Palacios et al. 2016). Esses resultados reforçam a ideia de que os efeitos da

68 diversidade de detritos não são exclusivamente dependentes da dissimilaridade  
69 funcional do detrito, mas da interação da dissimilaridade funcional entre os detritos com  
70 fatores relacionados à estrutura da comunidade de decompositores e das condições  
71 abióticas do ambiente (Cardinale et al. 2008, Gartner and Cardon 2004).

72 Até o momento, todos os mecanismos descritos acima, assumem a importância  
73 da interação entre mecanismos bióticos, tais como a abundância e diversidade de  
74 decompositores e a dissimilaridade funcional dos detritos (Hector et al. 2000b, Petchey  
75 and Gaston 2006, Vos et al. 2013), muito embora, o processo de decomposição em  
76 algumas circunstâncias, pode ser largamente determinado de forma direta via  
77 mecanismos abióticos, como por exemplo, a lixiviação ou a fotodegradação (Tranvik et  
78 al. 2001, Austin and Vivanco 2006, Austin et al. 2016, Almagro et al. 2017, Huang et  
79 al. 2017, Bing et al. 2018). Entretanto, pelo fato da decomposição via mecanismos  
80 bióticos também depender indiretamente de umidade, os efeitos da decomposição via  
81 mecanismos bióticos e via lixiviação tendem a se confundir. Por outro lado, em geral,  
82 ambientes terrestres com alta exposição solar anual, apresentam baixos valores de  
83 precipitação e umidade do solo, e em geral, configuram também ambientes pouco  
84 hospitaleiros para a grande parte da comunidade de macro e micro decompositores,  
85 devido a efeitos ionizantes de raios UV e das altas temperaturas (King et al. 2012,  
86 Huang et al. 2017). Nesse cenário comumente encontrado em regiões áridas e  
87 semiáridas ao redor do planeta, os mecanismos bióticos que intermediam os efeitos da  
88 diversidade de detritos na decomposição devem ser ou muito fracos, ou inexistentes  
89 comparados a contextos ambientais mais benignos à atuação da fauna de  
90 decompositores (Patoine et al. 2017b). Em outras palavras, efeitos da diversidade de  
91 detritos devem variar em magnitude (i.e. perder força) ao longo de gradientes  
92 ambientais que expressem o aumento da importância relativa de efeitos diretos da  
93 fotodegradação (i.e. mecanismo abiótico) na decomposição. Além do mais, é importante  
94 também considerar que estudos recentes têm demonstrado que a importância relativa da  
95 fotodegradação do detrito é bastante correlacionada a alguns atributos funcionais  
96 foliares, tal como a área foliar específica (AFE) (Pan et al. 2015b, Liu et al. 2015,  
97 2018), fato que levanta a possibilidade da existência de possíveis interações não-aditivas  
98 na decomposição de detritos com discrepantes valores de AFE. Contudo, embora os  
99 efeitos da diversidade de detritos já tenham sido avaliados em diversos contextos  
100 ambientais (Handa et al. 2014) e a fotodegradação seja um mecanismo importante para  
101 a decomposição em sistemas áridos e semi-áridos (Austin and Vivanco 2006), nenhum

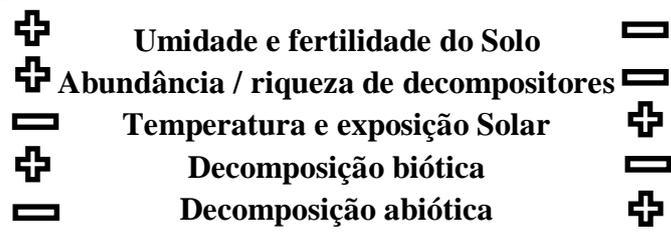
102 estudo ainda buscou avaliar a importância relativa da diversidade de detritos entre  
103 cenários ambientais que apresentem elevado contraste em relação às condições que  
104 favoreçam a decomposição via mecanismos bióticos e via fotodegradação.

105 A existência de contextos ambientais que apresentem regiões com elevada  
106 exposição solar em contraste a regiões mais sombreadas, com temperatura e umidade do  
107 solo mais amenas e maior presença de macro e micro-decompositores, pode ocorrer em  
108 diversas escalas espaciais dentro de um mesmo ecossistema. Por exemplo, em  
109 vegetação de dunas ou áreas onde a vegetação se distribui em moitas, tais fatores variam  
110 consideravelmente entre áreas sob a vegetação e áreas abertas diretamente expostas a  
111 radiação solar (Figura 1). Entretanto, tal variação espacial em relação aos mecanismos  
112 atuantes na decomposição pode ocorrer também em escalas espaciais menores, e dentro  
113 de um mesmo ambiente. Por exemplo, a deposição vertical de detritos na serrapilheira  
114 permite que mesmo em condições de elevada exposição solar exista considerável  
115 sobreposição e, portanto, sombreamento de parte da camada de detritos (Tan et al.  
116 2013). Além disso, o detrito mais próximo do solo, além de mais sombreado e menos  
117 exposto a fotodegradação, é também mais susceptível à atuação decomposição  
118 microbiana (Liu et al 2015, Chapin F. S., Matson P.A. 2002).

119 Com base no exposto, testamos através de dois experimentos de campo, se e  
120 como os efeitos da diversidade de detritos variam em magnitude e direção entre  
121 contextos ambientais opostos no que diz respeito à importância da fotodegradação e da  
122 decomposição biológica do detrito. No primeiro experimento, testamos os efeitos da  
123 diversidade funcional de detritos na decomposição em áreas sob a vegetação (i.e. mais  
124 favoráveis à decomposição biológica) e em áreas sem cobertura vegetal e totalmente  
125 expostas ao sol (i.e. mais favoráveis à fotodegradação) (**fig 1**). No segundo experimento,  
126 testamos se e como a magnitude e direção dos efeitos da diversidade de detritos  
127 variavam em função da sobreposição e posicionamento do detrito na serrapilheira. Pelo  
128 fato dos efeitos da diversidade de detritos estarem mais relacionados à diversidade  
129 funcional do detrito do que necessariamente ao número de espécies, os experimentos  
130 priorizaram a diversidade funcional em detrimento da riqueza de espécies de detritos.  
131 Considerando que os efeitos da diversidade de detritos podem variar consideravelmente  
132 entre as espécies individualmente (i.e. dependem da variação interespecífica de atributos  
133 funcionais do detrito), os efeitos foram testados avaliando a decomposição tanto em  
134 nível de mistura (i.e. decomposição de todo o detrito da mistura de forma integrada)

135 quanto em nível espécie-específico (i.e. decomposição de espécies individuais na  
136 mistura), em ambos os experimentos. Como hipóteses gerais nós esperamos que:

- 137 1) Os efeitos da diversidade funcional de detritos variem entre os contextos  
138 ambientais estudados e tendam a aumentar a decomposição de maneira  
139 sinérgica em ambientes onde exista maior favorecimento a decomposição  
140 via mecanismos bióticos (i.e. área sob a vegetação).
- 141 2) A sobreposição bem como o posicionamento vertical do detrito na  
142 serrapilheira mediam os efeitos da diversidade de detritos na decomposição.



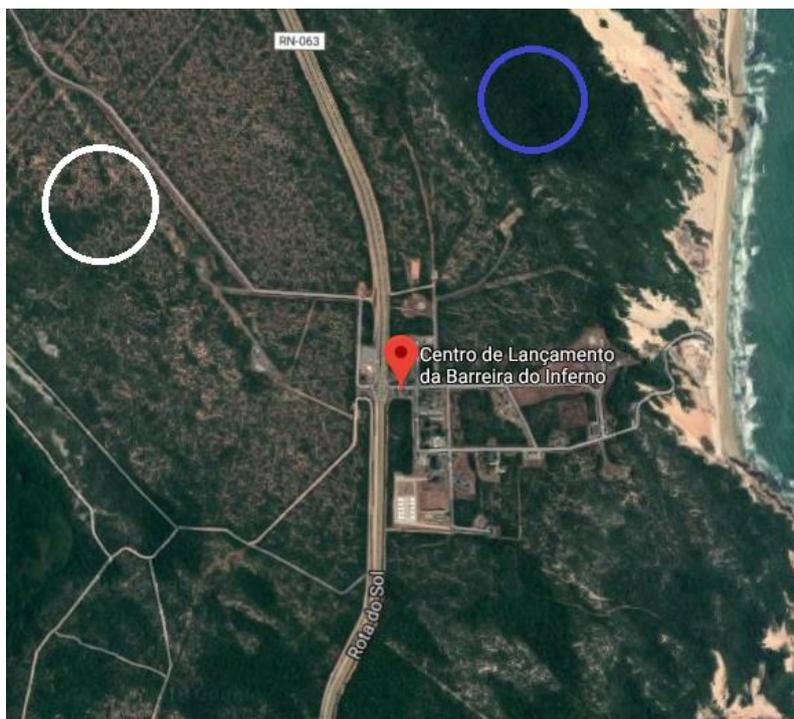
**Fig. 1:** Esquema demonstrando os contextos ambientais nos quais os efeitos da diversidade de detrito foram avaliados. À esquerda, habitat sob a vegetação florestal favorecendo maior

umidade, fertilidade do solo, temperatura mais amena, menor incidência de radiação UV, maior abundância e riqueza de decompositores (Wildung, Garland, & Buschbom, 1975, A'Bear et al., 2014), e, portanto, maior importância relativa da decomposição via mecanismos bióticos. À direita, habitat exposto à radiação solar com menor umidade, fertilidade do solo, temperaturas elevada, alta exposição à radiação UV e conseqüentemente menor abundância e riqueza de decompositores (Austin and Vivanco 2006), determinando o aumento da importância relativa da fotodegradação na decomposição. Ambos os cenários constituem áreas naturais que ocorrem próximas dentro do mesmo ecossistema de restinga, variando apenas em relação as suas características de micro-habitat, e, portanto submetidas ao aporte de detritos das mesmas espécies.

## 143 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 144 2.1) Local de estudo

145 O estudo foi realizado em um ecossistema de restinga, localizada no Centro de  
146 Lançamento da Barreira do Inferno (CLBI) – Parnamirim, RN. Essa região é um local  
147 de proteção militar, em que a vegetação permanece protegida de impactos humanos. O  
148 local é caracterizado por um clima tropical com períodos prolongados de estações secas  
149 (Peel et al. 2007), com temperatura média anual de 26 °C e pluviosidade média anual de  
150 1746 mm, tendo suas maiores taxas entre março e agosto (Silva et al. 2015). O local tem  
151 vegetação tipicamente de restinga, sendo a maior parte representada por vegetação  
152 arbustivo-arbórea (Oliveira Filho, 2009). O experimento 1 foi feito nas duas regiões (i.e.  
153 sob vegetação e exposto à radiação solar), já o experimento 2 foi feito apenas na região  
154 de alta exposição solar (**fig. 2**).



155

156 **Fig. 2.** Localização geográfica da área de estudo, destacando os locais experimentais com menor  
157 e maior exposição solar (círculo azul e branco, respectivamente). As zonas mais escuras da  
158 imagem representam formações arbóreas fechadas e as zonas mais claras formações arbustivas  
159 abertas.

## 160 2.2) Desenho e montagem dos experimentos

### 161 2.2.1) Experimento 1

162 Folhas senescentes das espécies *Sterculia chicha* (**Sc**), *Ficus benjamina* (**Fb**),  
163 *Bauhinia forficata* (**Bf**) e *Erythrina velutina* (**Ev**) foram coletadas no período entre  
164 Outubro de 2016 a Fevereiro de 2017. Nem todas essas espécies são encontradas no  
165 ambiente de restinga, a exemplo das espécies *B. forficata* e *F. benjamina*. Entretanto,  
166 suas escolhas tiveram como base o fato das mesmas apresentarem uma ampla diferença  
167 em alguns traços funcionais considerados importantes na determinação da  
168 decomposição, como conteúdo de nitrogênio, fósforo, lignina e compostos fenólicos.  
169 Este último atributo, é reconhecidamente importante como um fator atenuante dos  
170 efeitos da fotodegradação (Austin et al. 2016). Além disso, folhas senescentes dessas  
171 espécies também apresentam considerável variação em relação a valores médios de área  
172 foliar específica (AFE) tais como 62,0 cm<sup>2</sup>/g, 79,5 cm<sup>2</sup>/g, 178,4 cm<sup>2</sup>/g e 328,3 cm<sup>2</sup>/g  
173 para as espécies *S. Chicha*, *F. Benjamina*, *E. Velutina* e *B. Forficata*, respectivamente.  
174 Tal característica representa a superfície de exposição solar por unidade de massa foliar  
175 de detrito de cada espécie (Pan et al. 2015a, Liu et al. 2018). As folhas coletadas foram

176 armazenadas em sacos de papel e secas em estufa a 40°C por 72h, e em seguida foram  
177 armazenadas em sacos plásticos pretos e lacradas. Para a determinação da AFE do  
178 detrito foliar das espécies estudadas, 10 folhas senescentes e previamente secas de cada  
179 espécie foram escaneadas e em seguida pesadas com balança de precisão de 0,0001 g. A  
180 área foliar foi estimada utilizando o software ImageJ v2.0. Os valores de AFE para cada  
181 espécie foram calculados dividindo a massa foliar pela área foliar.

182 O desenho experimental consistiu de 10 tratamentos, sendo estes divididos em 4  
183 monoculturas (i.e. detritos de cada espécie individualmente) e 6 bi-culturas (i.e. pares  
184 formados por todas as possíveis combinações entre as quatro espécies utilizadas). a  
185 escolha em utilizar um desenho experimental com apenas dois níveis de riqueza de  
186 espécies se deve ao fato de que combinações entre pares de espécies permitem calcular  
187 a maior amplitude de dissimilaridade funcional entre um dado conjunto de espécies  
188 (Barantal et al. 2011). Cada tratamento foi replicado 12 vezes, sendo que metade das  
189 réplicas de cada tratamento foram colocadas no ambiente sob a vegetação e a outra  
190 metade no ambiente exposta ao sol (**anexo 1a-b**). Desta forma, o desenho experimental  
191 completo foi constituído de 120 *litterbags*, 60 em cada contexto ambiental. Cada  
192 *litterbag* foi confeccionado com malha de 5 mm de abertura e área de 0,04 m<sup>2</sup> - 0,2m x  
193 0,2m, e recebeu 4g de detrito, sendo este total representado por detrito de uma única  
194 espécie nas monoculturas e 2g para cada espécie nas bi-culturas. Antes da colocação dos  
195 *litterbags* no campo, estes foram umidificados e acondicionados em sacos *ziplock* para  
196 evitar a fragmentação mecânica e possível perda de material no transporte até o local de  
197 implantação do experimento. Experimentos com *litterbags* têm sido criticados devido  
198 ao efeito de exclusão de parte da macrofauna ao detrito, o que pode selecionar  
199 decompositores e influenciar na perda de massa do detrito foliar (Gessner et al. 2010).  
200 Para atenuar esse possível artefato experimental, uma argola plástica de 3 cm de  
201 diâmetro foi fixada na abertura de cada *litterbag*, de forma a permitir o acesso de  
202 organismos de maior porte ao interior do *litterbag* (**anexo 1c**). Uma réplica de cada um  
203 dos 10 tratamentos foi fixada aleatoriamente em 12 estruturas retangulares (1,80m x  
204 0,40m) de PVC para mantê-los presos e em contato com o solo de cada contexto  
205 ambiental. Os *litterbags* ficaram em campo durante 6 meses, do período de Junho de  
206 2017 até Dezembro de 2017. Para avaliar a premissa de que os dois locais experimentais  
207 agregam indicadores ambientais que favorecem diferentemente a decomposição via  
208 mecanismos bióticos e abióticos, amostras mensais da macrofauna do solo, da  
209 temperatura do ar e do solo, da umidade do solo e da incidência luminosa foram

210 coletadas. A temperatura do ar e do solo foi medida com termômetros digitais sendo as  
211 medições realizadas nas duas regiões com intervalo de tempo menor que 1h, sempre em  
212 regiões aleatórias em que o experimento foi colocado. A temperatura do ar foi estimada  
213 mantendo o termometro a 1 metro de altura enquanto que para a medida de temperatura  
214 do solo o termômetro foi enterrado no solo a 10 cm de profundidade. A taxa de  
215 luminosidade foi medida em regiões aleatórias nos dois habitats em que os  
216 experimentos foram instalados utilizando o aplicativo “lux-o-meter”, que foi instalado  
217 na câmera de um smartphone. Esse aplicativo mede a taxa de luminosidade que chega  
218 nas lentes da câmera do aparelho em que foi instalado. Esta medida foi utilizada como  
219 um proxy da quantidade de luminosidade que atinge o solo em cada local do  
220 experimento. A coleta de solo para medir a taxa de umidade foi extraída mensalmente  
221 de três pontos aleatórios dentro das regiões. Para isso, amostras de solo compreendendo  
222 um perfil de profundidade de 30 cm foram coletadas com o auxílio de um cano. As  
223 amostras foram imediatamente integradas e homogeneizadas em um saco plástico, e,  
224 que uma única amostra de solo foi coletada em um frasco de 100 ml e imediatamente  
225 fechados para conservar a umidade até a pesagem em laboratório. Em seguida, as  
226 amostras de solo foram secas em estufa por 72h a 50°C, sendo após este período o peso  
227 seco do solo estimado. A umidade relativa do solo foi estimada pela razão entre o peso  
228 seco e o peso úmido do solo. Finalmente, a estimativa da biomassa da macrofauna em  
229 cada local do experimento foi estimada através de armadilhas tipo *pitfalls*. Em cada  
230 local e em cada mês 4 armadilhas contendo 100 ml de álcool 70% foram instaladas  
231 aleatoriamente e mantidas por 48h. Após esse período o material era coletado e levado  
232 ao laboratório para triagem, seco em estufa por 72h a 40°C e posteriormente pesado.

### 233 2.2.2) Experimento 2

234 No experimento 2 utilizamos o mesmo detrito coletado para o experimento 1 e  
235 também mantido os mesmos procedimentos como descrito anteriormente, no entanto,  
236 foram utilizadas apenas duas espécies, a *S. chicha* (**Sc**) e a *E. velutina* (**Ev**). A escolha  
237 em utilizar apenas este par de espécies dentre os demais utilizados no experimento 1, foi  
238 em razão ao fato de termos grande quantidade de detrito em laboratório estocado e das  
239 mesmas apresentarem uma grande dissimilaridade funcional em relação aos valores de  
240 AFE, sendo os valores iguais a 62,0 cm<sup>2</sup>/g e 178,4 cm<sup>2</sup>/g para *S. chicha* e *E. velutina*,  
241 respectivamente. O experimento 2 foi realizado unicamente na área de alta exposição

242 solar (**fig. 2**), pois as diferenças relativas nas condições que favorecem mecanismos  
243 bióticos e abióticos da decomposição foram assumidas variar verticalmente entre a  
244 superfície da serrapilheira e o contato com o solo. Para testar a hipótese proposta os  
245 tratamentos foram elaborados quanto a variação no número de espécies (i.e. 2  
246 monoculturas e 1 bi-cultura), a disposição horizontal do detrito foliar no interior dos  
247 litterbags (i.e. folhas sobrepostas ou não sobrepostas) e a disposição vertical do detrito  
248 foliar entre as espécies nas bi-culturas (i.e. *E. velutina* abaixo próximo ao solo e *S.*  
249 *chicha* acima na superfície da serrapilheira **Ev↑Sc↓** e o padrão contrário **Ev↓Sc↑**). Este  
250 desenho resultou em 7 tratamentos, sendo 4 monoculturas (duas por espécie) onde  
251 metade foi representada por detrito sobreposto e metade não-sobreposto  
252 horizontalmente, duas bi-culturas com posições alternadas de sobreposição vertical  
253 entre os detritos e uma bi-cultura com detritos não sobrepostos horizontalmente. Para  
254 manter a posição de sobreposição vertical do detrito foliar no interior dos *litterbags*  
255 inalterada, as folhas de detrito foram sobrepostas conforme o seu respectivo tratamento  
256 e presas entre si e na malha do litterbag com o auxílio de um alfinete (**anexo 2**). Este  
257 desenho experimental permitiu testar se e como a ordem do posicionamento vertical  
258 das espécies de detrito na serrapilheira (i.e. variação da atuação de mecanismos bióticos e  
259 abióticos na decomposição das espécies) interage com a diversidade de detritos  
260 comparando as taxas de decomposição (tanto a nível espécie-específico quanto a nível  
261 de mistura) das biculturas com diferentes posições do detrito entre si e destas com as  
262 monoculturas. Além disso, comparando as taxas de decomposição observadas nas  
263 monoculturas e biculturas compostas com detritos sobrepostos e não-sobrepostos  
264 horizontalmente, é possível verificar se e como a sobreposição horizontal afeta  
265 diferentemente a decomposição das espécies a nível espécie-específico e de mistura nas  
266 monoculturas e bi-culturas. Assim como no experimento 1, cada tratamento foi  
267 replicado dez vezes totalizando setenta *litterbags*, e as réplicas de cada tratamento  
268 foram fixadas aleatoriamente ao longo de 10 estruturas retangulares (1,80m x 0,40m) de  
269 pvc. Além disso, também como adotado no experimento 1, argolas plásticas de 3cm de  
270 diâmetro foram colocadas na abertura de cada *litterbag* para permitir acesso à  
271 macrofauna ao detrito no interior do *litterbag*. O experimento foi mantido em campo  
272 por seis meses, de Junho de 2018 à Dezembro 2018.

## 273 2.3) Estimativas das taxas de decomposição

274 Ao final dos experimentos, os *litterbags* foram cuidadosamente coletados no  
275 campo, acondicionados individualmente em sacos plásticos, colocados em uma caixa de  
276 isopor e transportados ao laboratório. No laboratório, cada *litterbag* teve seu conteúdo  
277 despejado em uma bandeja e foi cuidadosamente limpo para remover partículas de solo  
278 aderidas. O detrito das espécies constituintes das biculturas foi identificado conforme a  
279 sua cor, textura, estrutura da folha e padrões de nervuras originais (Hattenschwiler e  
280 Gasser 2005). Em seguida, os detritos de cada espécie referente aos tratamentos de  
281 monoculturas e biculturas foram secos separadamente em estufa a 60°C por três dias até  
282 atingirem peso constante e então pesados. O processo de decomposição do detrito em  
283 ambos experimentos foi estimado pela perda de peso ao longo do experimento e foi  
284 expresso como massa remanescente, calculado como a diferença percentual de peso  
285 seco de detrito entre o final e início do experimento em cada *litterbag*. Nos *litterbags*  
286 referentes as biculturas, o percentual de massa remanescente do detrito foi calculado  
287 tanto a nível espécie-específico quanto para a mistura das duas espécies conjuntamente.

## 288 2.4) Métricas de efeitos não-aditivos da diversidade e 289 estimativa de dissimilaridade funcional

290 Para quantificar os efeitos não-aditivos das misturas de detritos, em ambos os  
291 experimentos foi calculado o Efeito Relativo da Mistura (ERM) como sendo a diferença  
292 relativa entre o percentual de massa remanescente observado nas biculturas e o  
293 percentual de massa remanescente médio calculado entre suas respectivas monoculturas  
294 dentro de cada contexto ambiental (veja abaixo). No experimento 1, os valores de ERM  
295 foram calculados entre as biculturas e monoculturas dentro de um mesmo habitat e no  
296 experimento 2 os cálculos de ERM foram feitos entre misturas e monoculturas de  
297 tratamentos sobrepostos e não sobrepostos, bem como entre monoculturas e biculturas  
298 com diferentes posicionamentos verticais das espécies na serrapilheira. O ERM foi  
299 calculado tanto para estimar os efeitos da interação entre detritos na decomposição das  
300 espécies individualmente dentro de cada bicultura bem como para a mistura de detritos  
301 como um todo. Para efeito de distinção, os valores de ERM respectivos às espécies  
302 individualmente serão chamados de ERMS. Os valores de ERM em ambos os  
303 experimentos foram calculados para todas as combinações possíveis entre valores  
304 observados em cada *litterbag* referente a uma dada bicultura e os valores esperados

305 calculados entre todas as réplicas das respectivas monoculturas constituintes (ver  
306 abaixo).

307 O cálculo do Efeito Relativo da Mistura se dá conforme abaixo:

$$308 \text{ERM (\%)} = ((Esp - Obs) / (Esp)) \times 100$$

309 Onde:

310 *Esp* é o percentual de massa remanescente esperado para a mistura de detrito em uma  
311 dada bicultura (i.e. assumindo a não existência de interação entre os detritos) calculado  
312 como a média entre o percentual de massa remanescente para a mistura de detritos entre  
313 todas as possíveis combinações pareadas de *litterbags* referentes às monoculturas  
314 constituintes daquela bicultura. Por exemplo, no experimento 1 para uma dada bicultura  
315 em um contexto ambiental, existem duas monoculturas constituintes, cada uma  
316 composta por 6 *litterbags*. Logo, neste caso, 36 valores possíveis de percentual de massa  
317 remanescente esperado foram calculados.

318 *Obs* é o percentual de massa remanescente observado para mistura de detrito em cada  
319 *litterbag* daquela bicultura (i.e. assumindo a existência de interação). Seguindo o  
320 exemplo dado acima, para uma dada bicultura em um dado contexto ambiental do  
321 experimento 1 existem 6 réplicas. Logo 6 valores de percentual de massa remanescente  
322 observado.

323 Desta forma, para cada bicultura, no experimento 1 foi possível calcular 216 (36  
324 x 6) valores de ERM, sendo esta distribuição utilizada para estimar o ERM médio bem  
325 como sua variância. Para as estimativas de ERMS, os valores *Esp*, não foram calculados  
326 através das médias entre as monoculturas, mas representados pelos valores de  
327 percentual de massa remanescente da espécie observado em cada *litterbags* daquela  
328 monocultura. Neste caso, os valores de *Obs*, foram considerados como os valores de  
329 percentual de massa remanescente da espécie nos *litterbags* daquela bicultura.

330 A dissimilaridade funcional entre as 6 biculturas do experimento 1 foi estimada  
331 através do cálculo da distância euclidiana entre valores de AFE das espécies. A AFE foi  
332 utilizada como único traço funcional do detrito neste estudo devido ao fato deste  
333 atributo em geral ser correlacionado tanto à variáveis do detrito que regulam a  
334 decomposição microbiana (Cornelissen J. H. C.; Thompson K. 1997, Santiago 2007)  
335 como a concentração relativa entre nutrientes (i.e. N e P) e compostos estruturais (i.e.  
336 lignina), quanto a sensibilidade do detrito foliar à fotodegradação (Pan et al. 2015a).  
337 Desta forma, a AFE é um traço funcional integrador do detrito capaz de capturar a  
338 sensibilidade da decomposição do detrito tanto a mecanismos bióticos quanto abióticos.

## 339 2.5) Análise de dados

### 340 2.5.1) Experimento 1

341 Análises de variância bi-fatorial (Two-way ANOVA) foram utilizadas para  
342 testar os efeitos individuais e interativos da diversidade de detritos e do contexto  
343 ambiental sobre a decomposição, tanto em nível de mistura quanto espécie-específico.  
344 Para atendimento dos pressupostos da análise de variância, os dados de percentual de  
345 massa remanescente foram transformados através da função Logit [ $\text{Log}(x/1-x)$ ], onde  $x$   
346 é o valor de percentual de massa remanescente de cada réplica. Para avaliar os efeitos  
347 não-aditivos da dissimilaridade funcional do detrito sobre a decomposição, regressões  
348 lineares foram feitas para avaliar a variação do ERM e ERMS em função da  
349 dissimilaridade funcional do detrito dentro de cada contexto ambiental. Além disso,  
350 para avaliar a significância de efeitos não-aditivos da dissimilaridade funcional do  
351 detrito em biculturas particulares (i.e. identidade funcional), valores de intervalos de  
352 confiança de 95% foram calculados para as diferentes combinações de biculturas em  
353 cada contexto ambiental. Intervalos de confiança de 95% para os valores de ERM e  
354 ERMS relativo a cada bicultura foram calculados através de bootstrapping com 999  
355 aleatorizações. A análise da significância dos ERS e ERSP foram feitas através da  
356 comparação dos  $\pm 95\%$  IC.

### 357 2.5.2) Experimento 2

358 Análises de variância simples (ANOVA) foram utilizadas para avaliar os efeitos  
359 da diversidade e do posicionamento vertical do detrito na serrapilheira ao longo dos  
360 tratamentos de detritos sobrepostos e não-sobrepostos. Pós Teste de Tukey foi utilizado  
361 no experimento com detritos sobrepostos para identificar se as diferenças significativas  
362 ocorreram entre monoculturas e biculturas ou se entre biculturas com diferentes  
363 posicionamentos verticais das espécies na serrapilheira. Estas análises foram feitas para  
364 valores de massa remanescente tanto a nível de mistura quanto espécie-específicos. A  
365 exemplo do realizado no experimento 1, valores de percentual de massa remanescente  
366 do detrito também foram transformados através da função Logit [ $\text{Log}(x/1-x)$ ] para  
367 atender os pressupostos das análises de variância. Comparações entre os valores de  
368 ERM e ERMS para biculturas com detritos sobrepostos diferentemente entre si e destas  
369 com bicultura de detritos não-sobrepostos foram feitas comparando os intervalos de  
370 confiança de 95% calculados conforme descrito no item anterior. Todas as análises de  
371 variância foram feitas utilizando o software STATISTICA versão 10.0, com o índice de

372 significância de 0,05. Regressões lineares foram feitas usando o Software GraphPad  
 373 Prism, V 7.0.

### 374 3. RESULTADOS

#### 375 3.1) Diferença abiótica entre habitats com e sem vegetação

376 Os dois tipos de habitats estudados demonstraram diferenças abióticas  
 377 consideráveis (**tabela 1**), tendo a área sob a vegetação menor temperatura do ar e do  
 378 solo e menor taxa de incidência luminosa chegando ao solo, porém, com maior taxa de  
 379 umidade do solo e maior biomassa de macrofauna decompositora, sendo o oposto  
 380 observado para o habitat sem vegetação e alta exposição solar.

381 **Tabela 1:** Sumário dos dados referentes às medições das variáveis ambientais monitoradas nas  
 382 áreas sob a vegetação e diretamente exposta à radiação solar ao longo do experimento 1.

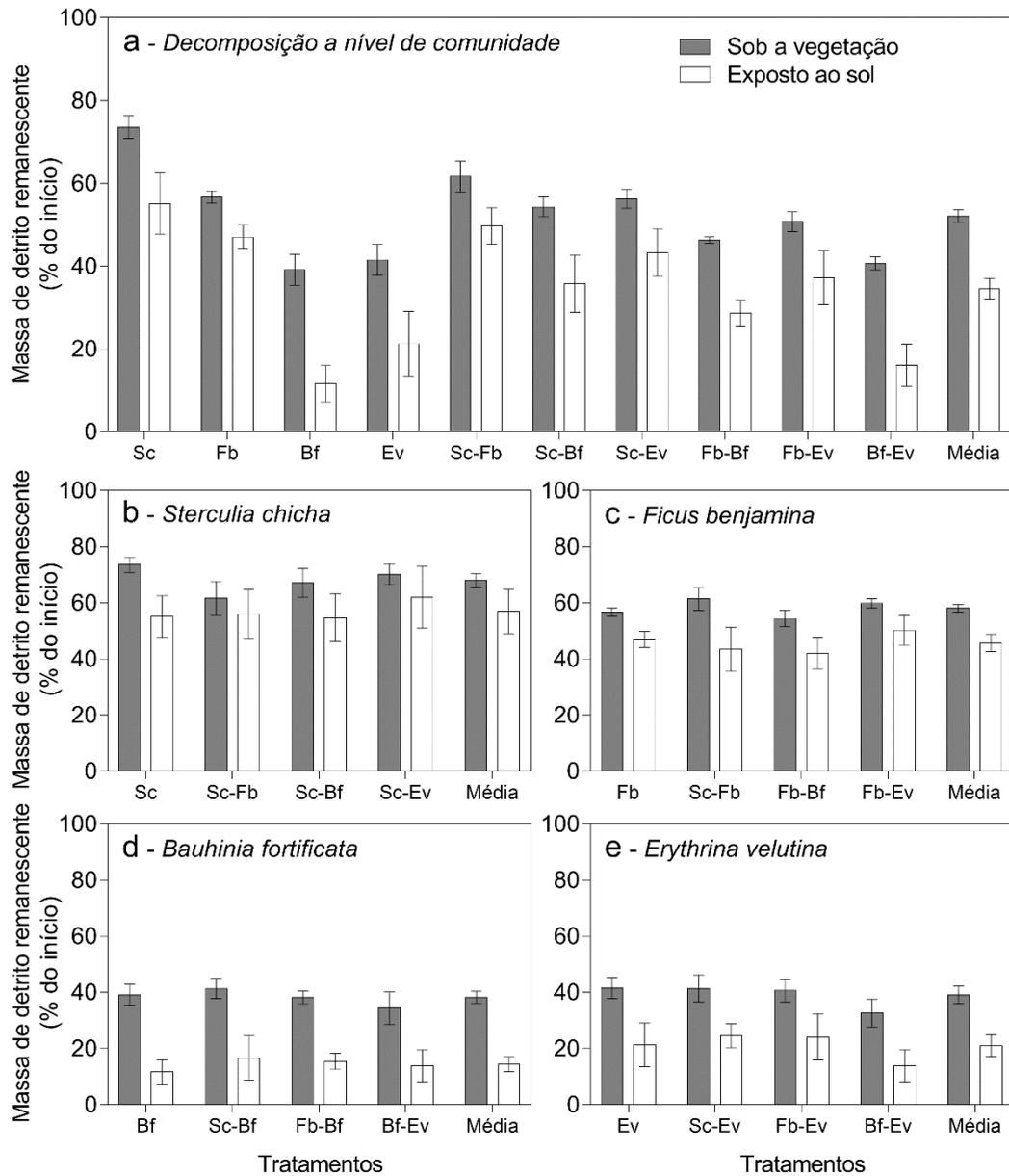
Área	Variável Ambiental	Média ( $\bar{x}$ )	Desvio Padrão	Máximo	Mínimo
<i>Sob a vegetação Exposto ao Sol</i>	Temperatura do Ar (°C)	27,73	± 2,62	30,8	24,3
		33,42	± 3,92	37,5	26,6
<i>Sob a vegetação Exposto ao Sol</i>	Temperatura do Solo (°C)	25,67	± 1,17	27,2	24,1
		31,82	± 3,37	36,2	27,4
<i>Sob a vegetação Exposto ao Sol</i>	Umidade do Solo (%)	17,42	± 7,06	22,2	3,62
		8,62	± 5,47	18,4	2,9
<i>Sob a vegetação Exposto ao Sol</i>	Luminosidade (lx)	1.130,2	± 954,75	1.935	44
		101.559	± 21.280,66	111.076	63.491
<i>Sob a vegetação Exposto ao Sol</i>	Biomassa da macrofauna (g)	3,77	± 2,01	6,47	1,68
		0,35	± 0,18	0,57	0,14

## 383 3.2) Experimento 1

### 384 3.2.1) Padrões de decomposição do detrito

385 A quantidade de massa remanescente tanto a nível de mistura quanto a nível  
386 espécie-específico, variaram consideravelmente entre as monoculturas e as bi-culturas  
387 (**Figura 3**). Entretanto, não foram observados efeitos significativos da mistura de  
388 detritos, nem da sua interação com o contexto ambiental, sobre a decomposição do  
389 detrito em nível de mistura e espécie-específico (**Fig 3; tab 2**). Em geral, espécies com  
390 maiores áreas foliares específicas apresentaram maiores taxas de perda de massa para  
391 ambos os habitats. As espécies *B. forficata* e *E. velutina* (folhas mais lábeis)  
392 apresentaram maior velocidade de decomposição em média, enquanto a espécie *S.*  
393 *chicha* apresentou a taxa de decomposição mais lenta, seguida da espécie *F. benjamina*  
394 (folhas mais refratárias) (**Fig. 3a**). De maneira geral, a decomposição foi  
395 significativamente maior no ambiente exposto à ação da radiação solar, sendo em média  
396 o percentual de massa remanescente do detrito, no nível de mistura no ambiente exposto  
397 ao sol 20% menor do que na condição sombreada sob a vegetação (**fig. 3a; tab. 2**). Esse  
398 padrão ocorreu de forma semelhante para a decomposição a nível espécie-específico,  
399 tanto nas monoculturas quanto para bi-culturas, exceto pelo fato de que a magnitude do  
400 efeito à exposição solar foi relativamente mais forte sobre as espécies de decomposição  
401 mais rápida, como a *B. forficata* e a *E. velutina* (**Figura 3b-e; tabela 2**).

402



403  
404  
405  
406  
407  
408  
409  
410  
411  
412  
413  
414  
415  
416  
417  
418  
419  
420

**Fig. 3:** Massa remanescente de detrito foliar após o final do experimento (a) a nível de mistura e (b-e) a nível de espécies individuais nas monoculturas e biculturas nos dois contextos ambientais. Valores menores indicam maior taxa de decomposição. “Média” foi calculada entre todas as réplicas submetidas a cada contexto ambiental independente do tratamento. Valores são média (n=6) ± desvio padrão. Abreviações significam: Sc = *Sterculia chicha*; Fb = *Ficus benjamina*; Bf = *Bauhinia forficata*; Ev = *Erythrina velutina*.

421 **Tabela 2:** Sumário da análise de variância bi-fatorial sobre os efeitos individuais e interativos  
 422 da mistura de detritos e do contexto ambiental na massa remanescente do detrito a nível de  
 423 comunidade e para espécies individualmente. Nota: Gl = graus de liberdade; MQ = média dos  
 424 quadrados. Valores de P em negrito denotam efeitos significativos.

Fator	Gl	MQ	F	P
<i>Massa remanescente comunidade</i>				
Mistura (M)	1	0,5	0,002	0,96
Contexto ambiental (CA)	1	9083,2	35,39	<b>&lt;0,0001</b>
M × CA	1	43,1	0,17	0,68
Resíduo	116	256,7		
<i>Massa remanescente Sterculia chicha (Sc)</i>				
Mistura (M)	1	52,5	0,18	0,67
Contexto ambiental (CA)	1	1665,6	5,77	<b>0,02</b>
M × CA	1	213,7	0,74	0,39
Resíduo	44	288,4		
<i>Massa remanescente Ficus benjamina (Fb)</i>				
Mistura (M)	1	0,04	0,0003	0,98
Contexto ambiental (CA)	1	1194,8	10,16	<b>0,002</b>
M × CA	1	29,66	0,25	0,61
Resíduo	44	117,57		
<i>Massa remanescente Bauhinia forficata (Bf)</i>				
Mistura (M)	1	13,38	0,10	0,75
Contexto ambiental (CA)	1	5654,41	42,93	<b>&lt;0,0001</b>
M × CA	1	53,64	0,40	0,52
Resíduo	44	131,70		
<i>Massa remanescente Erythrina velutina (Ev)</i>				
Mistura (M)	1	30,29	0,15	0,69
Contexto ambiental (CA)	1	3190,56	16,71	<b>&lt;0,0001</b>
M × CA	1	17,94	0,09	0,76
Resíduo	44	190,90		

425

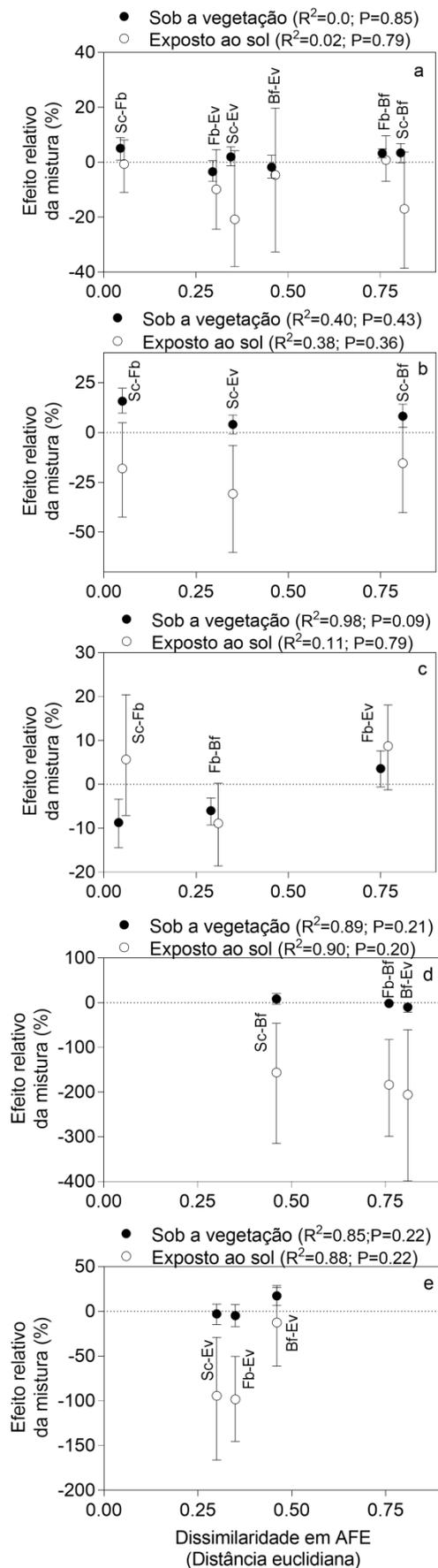
### 426 3.2.2) Importância da diversidade e identidade funcional de 427 detritos na decomposição

428 De forma geral, os valores de ERM foram negativos quando expostos ao sol (i.  
 429 e. em torno de 33% no sol e 11% no ambiente sob a vegetação) e tenderam a valores  
 430 ligeiramente positivos quando sob a vegetação (i. e. em torno de 27,7%). Não houve  
 431 efeito de diversidade funcional em nenhum dos dois contextos ambientais, tanto a nível  
 432 de mistura (**fig. 4a**), quanto para espécie-específico (**fig. 4 b-e**). Contudo, foi observado  
 433 um efeito de identidade funcional positivo na decomposição entre Sc-Bf e Sc-Fb no  
 434 ambiente sombreado, a nível de mistura (**fig. 4a**). Também foi observado efeitos a nível

435 de espécie-específico de identidade funcional negativos no contexto do ambiente com  
436 alta taxa de radiação solar para Sc-Ev (**fig. 4b**), Bf-Sc, Bf-Fb, Bf-Ev (**fig. 4d**), Ev-Sc e  
437 Ev-Fb (**fig. 4e**). Já no contexto ambiental sombreado a nível de espécie-específico,  
438 houve um efeito positivo idiosincrático para Sc-Bf, Sc-Fb (**fig. 4b**) e Ev-Bf (**fig. 4e**) e  
439 negativo para Fb-Sc, Fb-Bf (**fig. 4c**). A maior parte dos efeitos não-aditivos (RMES)  
440 significativos foram no ambiente exposto ao sol e em geral ocorreram para as biculturas  
441 de maior dissimilaridade funcional quanto aos valores de AFE. A mesma tendência em  
442 nível espécie-específico não foi observada para o ambiente sob a vegetação.

443

444



**Fig. 4:** Efeito da diversidade funcional de detritos sobre os efeitos relativos da mistura (ERM) na decomposição do detrito no nível de mistura (a) e de espécies individualmente (b-e) nos dois contextos ambientais. Valores são média  $\pm$  intervalo de confiança de 95% ( $\pm$ IC 95%). Valores positivos indicam que a mistura acelerou a decomposição e negativos indicam o oposto. Efeitos não aditivos da mistura são significativos se os valores  $\pm$ IC 95% do tratamento não cruzam o valor zero (linha pontilhada). Tratamentos diferem significativamente entre si se seus  $\pm$ IC 95% não se sobrepõem. Valores de  $R^2$  e  $P$  em negrito referem-se as regressões lineares dos tratamentos sob a vegetação e valores de  $R^2$  e  $P$  sem destaque referem-se as regressões lineares dos tratamentos expostos ao sol. Linhas de tendência são mostradas apenas para regressões significativas. Valor de  $\alpha=0,10$ . Quadros laterais relacionam os tratamentos aos valores de diversidade funcional. Abreviações significam: *Sterculia chicha* = Sc; *Ficus benjamina* = Fb; *Bauhinia forficata* = Bf; *Erythrina velutina* = Ev.

### 3.2.3) Efeito Relativo da Espécie (ERSP)

445

446

447

448

449

450

451

452

453

454

455

456

457

458

459

460

461

462

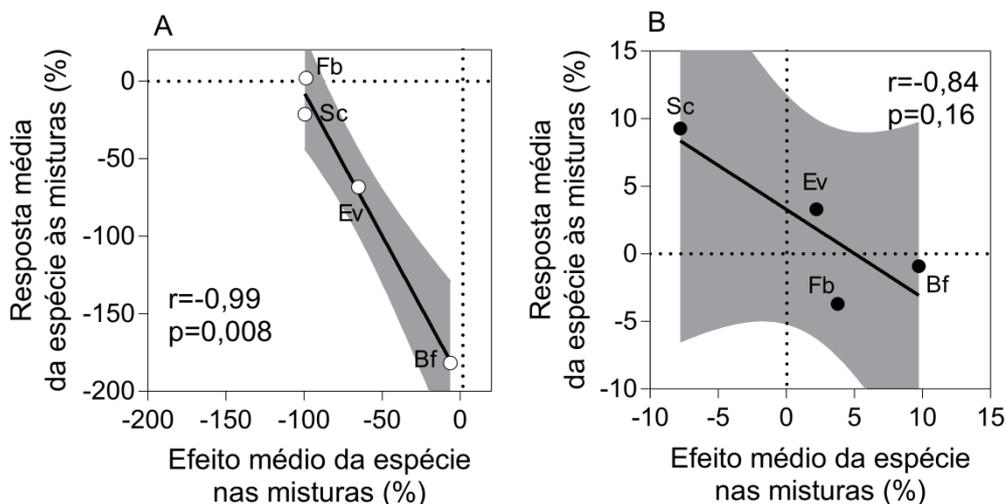
463

464

465

466

Encontramos uma relação negativa entre o efeito e a resposta média da decomposição das espécies nas biculturas para o ambiente exposto ao sol, e  $\frac{3}{4}$  das espécies tanto responderam quanto afetaram negativamente a decomposição quando em biculturas, exceto a Fb (**Fig. 5a**), o que significa que tanto retardaram a decomposição das espécies quando estavam em mistura, quanto tiveram sua decomposição retardada na presença das outras espécies. Além disso, a correlação entre o efeito e a resposta da espécie à mistura se deu de forma sistemática aos valores de AFE. Espécies com maiores valores de AFE (*E. velutina* e *B. fortificata*) tiveram em geral, respostas mais fortes à mistura, mas efeitos mais fracos sobre elas. O contrário foi observado para as espécies com menor AFE, tendo estas apresentado valores próximos de zero em relação as suas respostas médias à mistura, porém valores mais negativos em relação aos seus efeitos na decomposição das misturas. No ambiente sombreado, não houve relação significativa entre os valores de efeito e resposta médio das espécies à mistura (**Fig. 5b**). De forma geral, no ambiente exposto ao sol as espécies de decomposição mais lenta (i.e. *S. chicha* e *F. benjamina*), tiveram sua decomposição mais beneficiada quando em mistura do que as espécies de decomposição mais rápida (i.e. *E. velutina* e *B. foficata*). Contudo, as espécies mais refratárias prejudicam muito mais a decomposição das outras, do que as espécies mais lábeis. Além disso, a magnitude dos efeitos tanto em relação aos valores de efeito e resposta foram bem menores em relação aos observados no ambiente exposto ao sol (note diferença nas escalas dos eixos).



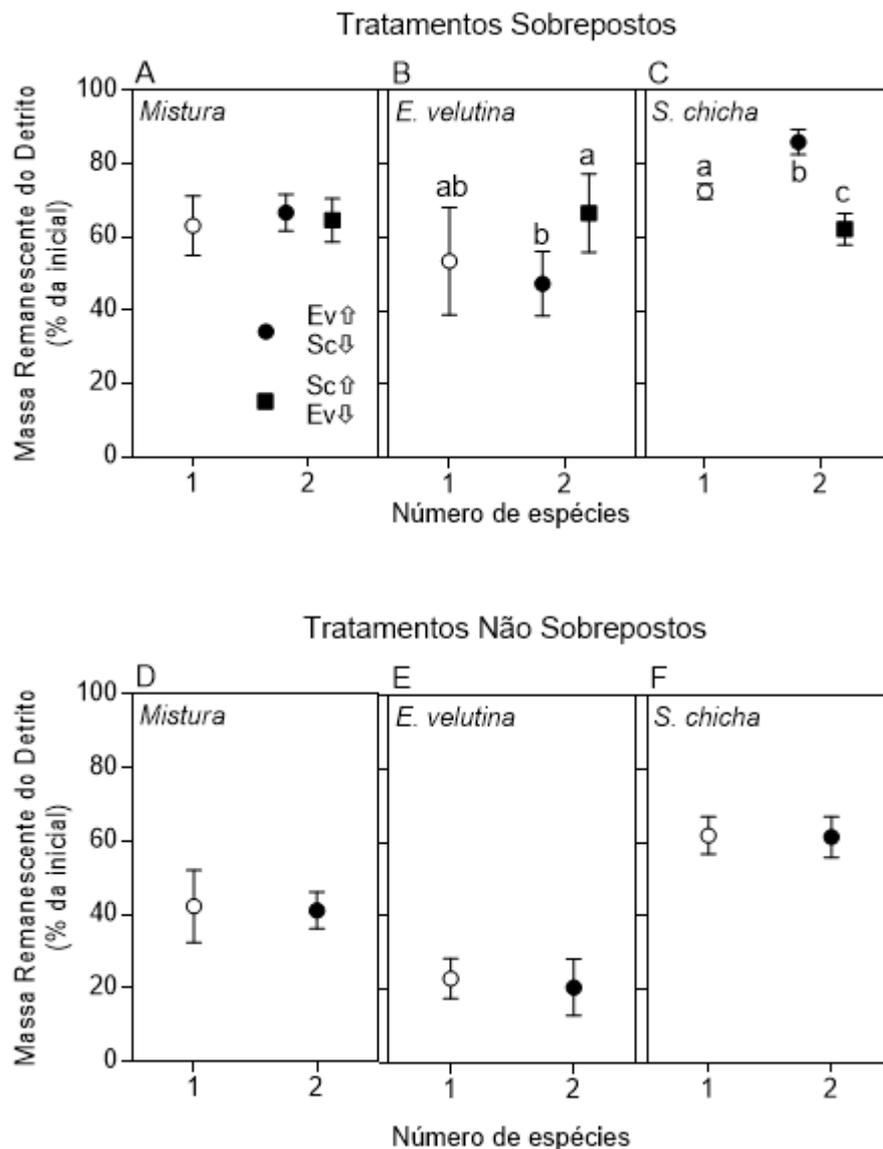
**Fig. 5:** Efeito relativo da espécie sobre a decomposição nos dois contextos ambientais, exposto ao sol (**a**) e exposto a sombra (**b**). A área cinza nos gráficos representa o intervalo de confiança de 95% ( $\pm$ IC 95%). Valores negativos indicam que a decomposição do detrito na presença da espécie é mais lenta do que na sua ausência. Efeitos são significativos se os  $\pm$ IC 95% não cruzam o valor zero. Tratamentos diferem significativamente entre si se os  $\pm$ IC 95% não se sobrepõem. Abreviações significam: *Sterculia chicha* = Sc; *Ficus benjamina* = Fb; *Bauhinia forficata* = Bf; *Erythina velutina* = Ev.

## 467 3.3) Experimento 2

### 468 3.3.1) Visão geral da massa remanescente entre os 469 tratamentos

470 De maneira geral observamos que a nível de mistura as monoculturas não  
471 diferiram das biculturas, tanto nos tratamentos de culturas sobrepostas, quanto nos de  
472 cultura não sobrepostas (**fig. 6a;d**). Nos tratamentos sobrepostos a nível de espécies  
473 individuais verificamos que não há diferença significativa quando a Ev (i.e. espécie com  
474 alta AFE) está em monocultura, comparado quando está em mistura. No entanto,  
475 observamos diferenças entre as biculturas; quando uma espécie está por cima se  
476 decompõe mais rápido do que quando está sendo sombreada (i.e. sobreposta) pela Sc  
477 (i.e. espécie com menor AFE) (**fig. 6b**). No caso da espécie Sc, houve uma diferença  
478 significativa entre a monocultura e entre as misturas, sendo que a maior perda de massa  
479 ocorreu na seguinte sequência: Sc sobrepondo a Ev > Sc sobrepondo ela mesma (i.e.  
480 monocultura) > Sc quando sobreposta por Ev (**fig. 6c**). Já no caso dos tratamentos não  
481 sobrepostos a nível de espécie individual não houve diferença significativa na taxa de  
482 massa remanescente entre as espécies e monoculturas, quando comparados a sua  
483 decomposição em bicultura (**fig. 6e,f**).

484

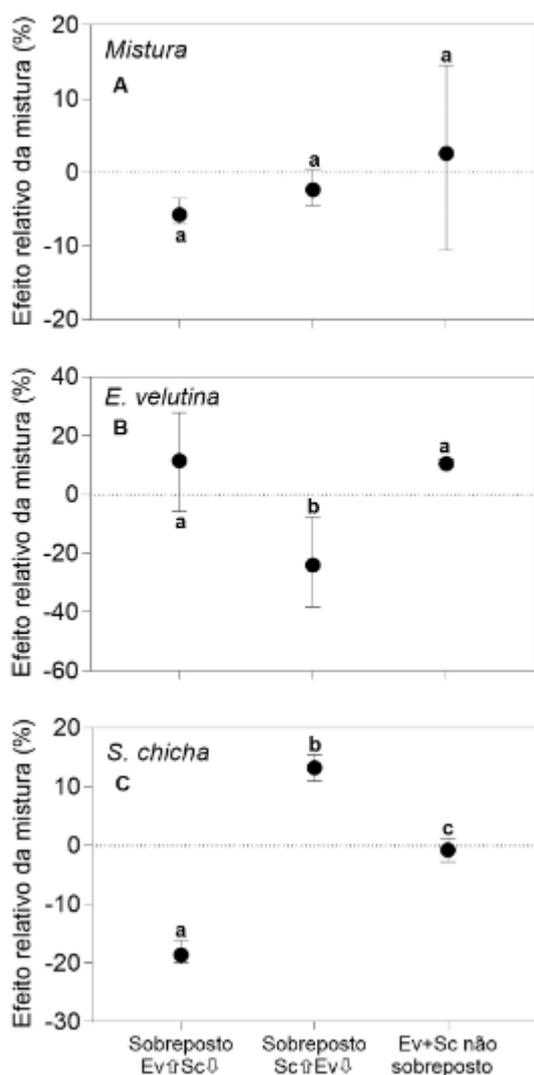


**Fig. 6:** Comparação da massa remanescente entre os tratamentos sobrepostos (**a**, **b** e **c**) e não sobrepostos (**d**, **e** e **f**). Para os tratamentos sobrepostos a análise foi feita utilizando uma ANOVA simples, seguida de um pós-teste de tukey. Já para os não sobrepostos foi feito apenas um teste T, com o objetivo de comparar as médias das monoculturas com os resultados obtidos nas misturas. Valores são média  $\pm$  intervalo de confiança de 95% ( $\pm$ IC 95%). Letras iguais indicam que não houve diferença significativa entre os tratamentos. Tratando-se de comunidade, temos as comparações das médias das monoculturas, comparadas com as médias dos tratamentos em bicultura individualmente (**a**) e a média das monoculturas comparada com as médias das biculturas juntas (**d**). Tratando-se de espécies individuais, temos as médias de cada monocultura da espécie alvo comparadas com as biculturas em que a espécie alvo se encontrava em mistura (**b**, **c**, **e** e **f**).

### 485 3.3.2) Efeito relativo da mistura (ERM)

486 A média das misturas comparados as médias de suas monoculturas (ERMs) (i.e.  
 487 avaliando a decomposição das duas espécies simultaneamente) mostraram efeitos  
 488 significativos negativos, apenas para os tratamentos de Ev $\uparrow$ Sc $\downarrow$  sobreposto. Em outras  
 489 palavras, quando essas espécies estão juntas em sobreposição, ocorre uma

490 decomposição mais lenta do que quando elas estão sobrepostas em monoculturas  
 491 (**Fig.7a**). Apenas avaliando a espécie *E. velutina* a nível de espécie-específico, vemos  
 492 valores significativos negativos apenas para os tratamentos Sc↑Ev↓ sobreposto (i.e. a Ev  
 493 está sombreada pela espécie de menor AFE) comparados com sua monocultura  
 494 sobreposta e valores positivos para o tratamento Ev+Sc não sobreposto (**Fig. 7b**). Esse  
 495 último mostra que quando a Ev está em mistura com a Sc, não se sobrepondo, ocorre  
 496 uma decomposição mais acelerada do que quando está se decompondo no mesmo  
 497 contexto, só que em monocultura. Por último, o RME referente à espécie Sc, no que se  
 498 trata a espécie-específico, demonstrou valores significativos para os tratamentos  
 499 sobrepostos (**Fig. 7c**). Quando a Sc estava sombreada por Ev sobreposto (i.e. Ev↑Sc↓  
 500 sobreposto) se decompôs muito mais lenta do que as médias de suas monoculturas  
 501 sobrepostas. Quando ela estava por cima (i.e. Sc↑Ev↓ sobreposto), ocorreu mais perda  
 502 de massa remanescente do que quando sobreposta em monocultura.



**Fig. 7:** Efeitos relativos das misturas (RME) no âmbito de mistura, para a espécie *E. velutina* e para a espécie *S. chicha*, respectivamente, ao longo dos tratamentos com detritos sobrepostos e o tratamento com detrito de *E. velutina* + *S. chicha* não-sobreposto a nível de mistura (a) e a nível de espécie específico (b;c). Os tratamentos com detritos sobrepostos também foram avaliados quanto à posição vertical da espécie na serapilheira. Valores são média e barras de erros, intervalos de confiança de 95% estimados através de bootstrapping após 999 aleatorizações. Letras iguais indicam que não houve diferença significativa entre os tratamentos e letras diferentes, o contrário.

## 503 4. DISCUSSÃO

504 Nós avaliamos ao longo deste trabalho se e como os efeitos da diversidade de  
505 detritos variam em magnitude e direção entre habitats que se distinguem, no grau de  
506 exposição à fotodegradação e decomposição biológica, assim como a decomposição de  
507 detritos com área foliar específica (i.e. AFEs) discrepantes podem ser afetados pelo seu  
508 posicionamento e sua sobreposição na serrapilheira. Dado isso, nossos resultados  
509 demonstraram que o habitat que mais afetou a taxa de decomposição foi o de maior  
510 exposição solar, contudo não houve efeito da diversidade geral (**Fig. 3;Tab. 2**). Já o  
511 habitat sombreado, em que prevalece uma maior taxa de decomposição biológica (**Tab.**  
512 **2**), a taxa de decomposição tanto das misturas, quanto das monoculturas foram mais  
513 lentas que o habitat oposto, o que refuta nossa primeira hipótese em que apostávamos  
514 que o habitat com prevalência de mecanismos bióticos aumentaria a decomposição de  
515 forma sinérgica. Como não houve efeito de diversidade funcional em nenhum dos dois  
516 habitats, tanto no âmbito de mistura, quanto de espécie-específico (**Fig. 4**), foi  
517 observado no habitat com maior taxa de exposição solar efeitos não-aditivos negativos  
518 fortes idiossincráticos (i.e. de identidade funcional), a nível de espécie-específico entre  
519 tratamentos com maiores AFEs (i.e. Ev e Bf), principalmente quando misturada com as  
520 de menores AFEs (i.e. Sc e Fb) (**Fig. 4d;e**). Fator que está altamente ligado à área foliar  
521 específica, pois plantas com maiores razões-superfície por unidade de massa são  
522 capazes de serem atingidas por mais radiação solar e assim ter seus compostos mais  
523 degradados (Pan et al. 2015b). Logo a interação entre plantas com AFEs maiores e  
524 menores pode ter afetado a taxa de decomposição por sombreamento (Liu et al. 2018).  
525 Em outras palavras, o posicionamento dos detritos em policulturas mistas, no que se  
526 refere a plantas com maiores AFEs, misturadas com as de menores AFEs, afetou  
527 negativamente espécies com maiores AFEs, devido o sombreamento que espécies com  
528 menores AFEs fizeram sobre as de maiores. Podemos observar esse aspecto analisando  
529 os resultados do primeiro experimento (**Fig. 4**), em que os RMEs para Ev-Sc, Ev-Sc,  
530 Bf-Sc e Bf-Fb tiveram seu desvio padrão bastante altos e suas taxas de decomposição  
531 desaceleradas (**Fig. d;e**), o que sugere que em espécies com menores AFEs, por serem  
532 mais recalcitrantes, a fotodegradação atua com uma magnitude menor do que espécies  
533 com maiores AFEs. Estas espécies são mais lábeis, isto é, quando as plantas de AFEs  
534 menores sombream as de maiores AFEs, possivelmente bloquearam a decomposição  
535 das mais fotoreativas e assim sua decomposição foi menor do que suas monoculturas.

536 Isso foi demonstrado no segundo experimento (**Fig. 6**). No habitat com mais fatores  
537 bióticos atuantes na decomposição, só observamos efeitos significativos não-aditivos  
538 positivos em âmbito de mistura em dois tratamentos, Sc-Fb e Fb-Bf, o que demonstra  
539 também um efeito de identidade funcional. Também foi observado efeito de identidade  
540 em âmbito de espécie-específico, tanto positivo, quanto negativo nesse habitat, contudo  
541 os efeitos negativos foram fracos, comparados aos do habitat com alta exposição solar.  
542 Também observamos que quanto maior a AFE de uma espécie (i.e. Ev e Bf) mais ela é  
543 afetada com a presença de espécies com menor AFE (i.e. Sc e Fb) e pouco as afeta; o  
544 contrário ocorre com as espécies de menor AFE (**Fig. 5**).

545 A fotodegradação do habitat com mais exposição à luz solar interagiu com a  
546 AFE a ponto de afetar os efeitos de magnitude. Em outras palavras, quanto maior era a  
547 AFE de um detrito, mais biomassa era perdida nesse ambiente. Com base nesse  
548 resultado, a hipótese em que a sobreposição, bem como o posicionamento vertical do  
549 detrito na serrapilheira mediavam os efeitos da diversidade de detritos na decomposição  
550 foi comprovada, pois, no habitat exposto com mais intensidade à luz do sol, a  
551 sobreposição como o posicionamento vertical mediaram os efeitos de diversidade de  
552 detritos na decomposição (**Fig. 6 e 7**). E essa comprovação nos ajudou a esclarecer  
553 outro mecanismo que interage com a fotodegradação, afetando assim a decomposição  
554 do detrito, o posicionamento do detrito e sua sobreposição. Isso ocorre justamente  
555 devido ao sombreamento que cada espécie faz sobre a outra e impede que a luz solar  
556 decomponha os detritos mais embaixo da serrapilheira (Tan et al. 2013, Liu et al. 2018).  
557 Descrevendo um pouco mais o posicionamento, verificamos que no cenário não  
558 sobreposto, a espécie Sc (i.e. a mais refratária e com menor AFE), não diferiu entre suas  
559 monoculturas, o que demonstra uma não interação entre ela e sua parceira de bicultura  
560 antagônica. Contudo, quando em cima na bicultura sobreposta, se decompõe  
561 significativamente mais do que suas monoculturas e quando embaixo, o contrário. Esse  
562 resultado confronta o que obtivemos no experimento 1, em que ela não sofreria muita  
563 influência da espécie com maior AFE. Talvez isso aconteceu, devido cada *litterbag* de  
564 mistura vir a ter apenas um folha de Sc sombreada por várias de Ev. Todas tinham a  
565 mesma biomassa, porém a quantidade de folhas possivelmente influenciou o efeito da  
566 fotodegradação na camada do detrito. No caso da espécie com maior AFE (i.e. a mais  
567 lábil), a Ev, quando sobreposta mantendo-se em posição acima de sua antagônica (i.e.  
568 Sc), não conseguiu obter um resultado significativo, contudo houve uma tendência de se

569 decompor mais rapidamente do que suas monoculturas. Talvez, precisaríamos de mais  
570 réplicas para descrever melhor suas características.

571 Com base em nossos resultados, podemos supor que num cenário de perda de  
572 biodiversidade e mudanças globais que descrevem que zonas áridas e quentes se  
573 tornarão cada vez mais áridas e quentes (Panel et al. 2007), e como consequência, a  
574 exposição solar estará cada vez mais atuante na decomposição, pode ocorrer uma  
575 aceleração na decomposição e isso afetaria o que chamamos de retenção de carbono,  
576 pois o efeito das misturas, que seria o de retardar a decomposição se perderia. Além  
577 disso, como existiriam mais espécies em monocultura, isso aceleraria a decomposição, o  
578 que e por sua vez, liberaria mais carbono para a atmosfera. Também existe um  
579 desdobramento fenológico, pois a ordem em que as folhas caem pode afetar o  
580 sombreamento de outras e esse posicionamento é importante em afetar o efeito da  
581 diversidade de decomposição de detritos em regiões submetidas ao sol (Liu et al. 2018).  
582 Com essa visão fenológica, podemos dizer que padrões de mudanças climáticas globais  
583 podem alterar a ordem em que os detritos com diferentes AFEs se sobrepõe na  
584 serrapilheira, e isso pode gerar consequências ainda não previstas na literatura.

585 É válido lembrar que só fizemos o experimento do posicionamento de detrito no  
586 ambiente com mais exposição solar, mas não no ambiente exposto a mais fatores  
587 bióticos para verificarmos se haveria os mesmos resultados. Contudo, nesse ambiente  
588 provavelmente não teria diferenças entre os tratamentos, pois a radiação solar que chega  
589 ao solo é muito menor do que no ambiente oposto e isso não afetaria tanto os detritos  
590 das camadas superiores. Isso ocorre pelo fato dos detritos que estariam nas camadas  
591 inferiores seriam tanto afetados pelos decompositores quanto os de cima, por causa das  
592 conexões entre hifas fúngicas nos detritos (Patoine et al. 2017b), o que degradaria de  
593 forma semelhante às duas camadas. No primeiro experimento não conseguimos  
594 observar efeitos de espécie-específico. Talvez isso tenha acontecido devido ao pouco  
595 número de espécies. Possivelmente deveríamos aumentar o número de espécies o que  
596 consequentemente aumentaria o gradiente de diversidade funcional.

## 597 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

598 Ao contrário do que imaginávamos, habitats ensolarados e com pouca ação biótica  
599 podem influenciar os efeitos de identidade funcional na decomposição, e sua magnitude  
600 de forma negativa e elevada, de espécies com AFE diferentes, mais que ambiente

601 sombreados. Este é o primeiro trabalho a demonstrar isso. Também mostramos que  
602 espécies com maior AFE podem se decompor mais rapidamente do que as de menores  
603 AFE. Não obstante, não houve efeito da diversidade no habitat sombreado, mas  
604 ocorreram efeitos idiossincráticos (i.e. expressos pela identidade funcional de misturas  
605 particulares). Esses efeitos de maneira não aditiva negativa também ocorreram no  
606 ambiente exposto entre as espécies com diferentes dissimilaridades funcionais. Esses  
607 resultados nos fizeram deduzir que um possível efeito de sombreamento (i.e.  
608 sobreposição), entre as espécies de diferentes AFEs poderia estar ocorrendo e assim  
609 elaboramos o experimento 2, que nos ajudou a identificar de fato a existência desse  
610 efeito. Logo, o posicionamento do detrito como também sua sobreposição, se  
611 mostraram importantes para influenciar os efeitos da decomposição nos ambientes com  
612 mais fotodegradação atuantes. Por fim, este trabalho ajudar a esclarecer o debate sobre a  
613 importância que a fotodegradação, o posicionamento e a sobreposição do detrito têm  
614 como mecanismos mediadores de efeitos da diversidade na decomposição.

615

616

617

618

619

620

621

622

623

624

625

626

627

628

629

630

631

632

633 REFERÊNCIAS

- 634 A'Bear, A. D., T. H. Jones, and L. Boddy. 2014. Size matters: What have we learnt  
635 from microcosm studies of decomposer fungus-invertebrate interactions? *Soil*  
636 *Biology and Biochemistry* 78:274–283.
- 637 Almagro, M., J. Martínez-López, F. T. Maestre, and A. Rey. 2017. The Contribution of  
638 Photodegradation to Litter Decomposition in Semiarid Mediterranean Grasslands  
639 Depends on its Interaction with Local Humidity Conditions, Litter Quality and  
640 Position. *Ecosystems* 20:527–542.
- 641 Austin, A. T., M. S. Méndez, and C. L. Ballaré. 2016. Photodegradation alleviates the  
642 lignin bottleneck for carbon turnover in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the*  
643 *National Academy of Sciences* 113:4392–4397.
- 644 Austin, A. T., and L. Vivanco. 2006. Plant litter decomposition in a semi-arid  
645 ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* 442:555–558.
- 646 Ball, B. A., M. D. Hunter, J. S. Kominoski, C. M. Swan, and M. A. Bradford. 2008.  
647 Consequences of non-random species loss for decomposition dynamics:  
648 Experimental evidence for additive and non-additive effects. *Journal of Ecology*  
649 96:303–313.
- 650 Barantal, S., J. Roy, and N. Fromin. 2011. Long-term presence of tree species but not  
651 chemical diversity affect litter mixture effects on decomposition in a neotropical  
652 rainforest:241–252.
- 653 Bing, M. A. O., Z. Lei, Z. Qiong, and Z. Dehui. 2018. Effects of ultraviolet ( UV )  
654 radiation and litter layer thickness on litter decomposition of two tree species in a  
655 semi-arid site of Northeast China 10:416–428.
- 656 Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A.  
657 Narwani, G. M. MacE, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M.  
658 Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava, and S. Naeem. 2012.  
659 Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59–67.
- 660 Cardinale, B. J., K. Nelson, M. A. Palmer, B. J. Cardinale, K. Nelson, and M. A.  
661 Palmer. 2008. Linking species diversity to the functioning of ecosystems : on the  
662 context importance of environmental 91:175–183.
- 663 Cebrian, J. 1999. Patterns in the Fate of Production in Plant Communities 154.

664 Chapin F. S., Matson P.A., M. H. A. (n.d.). No Title.

665 Coq, S., S. Barantal, I. Tanya, and S. Ha. 2011a. Leaf traits and decomposition in  
666 tropical rainforests : revisiting some commonly held views and towards a new  
667 hypothesis:950–965.

668 Coq, S., J. Weigel, O. Butenschoen, D. Bonal, and S. Hättenschwiler. 2011b. Litter  
669 composition rather than plant presence affects decomposition of tropical litter  
670 mixtures:273–286.

671 Cornelissen J. H. C.; Thompson K. 1997. Functional leaf attributes predict litter  
672 decomposition rate in herbaceous plants:109–114.

673 Cornwell, K., and H. C. Johannes. 2009. Global meta-analysis of wood decomposition  
674 rates : a role for trait variation among tree species ?45–56.

675 Couteaux, M. M., P. Bottner, and B. Berg. 1995. Litter decomposition climate and litter  
676 quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10:63–66.

677 García-Palacios, P., B. G. Mckie, I. T. Handa, A. Frainer, and S. Hättenschwiler. 2016.  
678 The importance of litter traits and decomposers for litter decomposition: A  
679 comparison of aquatic and terrestrial ecosystems within and across biomes.  
680 *Functional Ecology* 30:819–829.

681 Gartner, T. B., and Z. G. Cardon. 2012. Decomposition Dynamics in Mixed-Species  
682 Leaf Litter MIINI- in mixed-species Decomposition dynamics leaf litter. *Oikos*  
683 104:230–246.

684 Gessner, M. O., C. M. Swan, C. K. Dang, B. G. McKie, R. D. Bardgett, D. H. Wall, and  
685 S. Hättenschwiler. 2010. Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and*  
686 *Evolution* 25:372–380.

687 Gießelmann, U. C., K. G. Martins, M. Brändle, M. Schädler, R. Marques, and R.  
688 Brandl. 2010. Diversity and ecosystem functioning: Litter decomposition dynamics  
689 in the Atlantic Rainforest. *Applied Soil Ecology* 46:283–290.

690 Handa, I. T., R. Aerts, F. Berendse, M. P. Berg, A. Bruder, O. Butenschoen, E. Chauvet,  
691 M. O. Gessner, J. Jabiol, M. Makkonen, B. G. McKie, B. Malmqvist, E. T. H. M.  
692 Peeters, S. Scheu, B. Schmid, J. Van Ruijven, V. C. A. Vos, and S. Hättenschwiler.  
693 2014. Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes.  
694 *Nature* 509:218–221.

- 695 Hattenschwiler, S., and P. Gasser. 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects  
696 on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- 697 Hättenschwiler, S., A. V. Tiunov, and S. Scheu. 2005. Biodiversity and Litter  
698 Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution,*  
699 *and Systematics* 36:191–218.
- 700 Hector, A., A. J. Beale, A. Minns, S. J. Otway, and J. H. Lawton. 2000a. Consequences  
701 of the reduction of plant diversity for litter decomposition: Effects through litter  
702 quality and microenvironment. *Oikos* 90:357–371.
- 703 Hector, A., A. J. Beale, A. Minns, S. J. Otway, and J. H. Lawton. 2000b. Consequences  
704 of the reducing of plant diversity for litter decomposition: effects through litter  
705 quality and microenvironment. *Oikos* 90:357–371.
- 706 Heemsbergen, D. A., M. P. Berg, M. Loreau, J. R. Van Hal, J. H. Faber, and H. A.  
707 Verhoef. 2004. Biodiversity Effects on Soil Processes Explained by Interspecific  
708 Functional Dissimilarity:1019–1021.
- 709 Huang, G., H. mei Zhao, and Y. Li. 2017. Litter decomposition in hyper-arid deserts:  
710 Photodegradation is still important. *Science of the Total Environment* 601–  
711 602:784–792.
- 712 King, J. Y., L. A. Brandt, and E. C. Adair. 2012. Shedding light on plant litter  
713 decomposition: Advances, implications and new directions in understanding the  
714 role of photodegradation. *Biogeochemistry* 111:57–81.
- 715 Leppert, K. N., P. A. Niklaus, and M. Scherer-lorenzen. 2017. Soil Biology &  
716 Biochemistry Does species richness of subtropical tree leaf litter affect  
717 decomposition , nutrient release , transfer and subsequent uptake by plants ? *Soil*  
718 *Biology and Biochemistry* 115:44–53.
- 719 Liu, G., W. K. Cornwell, and X. Pan. 2015. Decomposition of 51 semidesert species  
720 from wide-ranging phylogeny is faster in standing and sand-buried than in surface  
721 leaf litters : implications for carbon and nutrient dynamics:175–187.
- 722 Liu, G., M. Dong, and J. H. C. Cornelissen. 2018. Specific leaf area predicts dryland  
723 litter decomposition via two mechanisms:218–229.
- 724 Makkonen, M., M. P. Berg, R. S. P. Van Logtestijn, J. R. Van Hal, and R. Aerts. 2013.  
725 Do physical plant litter traits explain non-additivity in litter mixtures ? A test of the

726 improved microenvironmental conditions theory:987–997.

727 Naeem, S., and J. P. Wright. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem  
728 functioning: Deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology*  
729 *Letters* 6:567–579.

730 Oliveira Filho, a. T. 2009. Classificação das fitofisionomias da América do Sul  
731 cisandina Tropical e Subtropical: Proposta de um novo sistema-prático e flexível-  
732 ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia* 60:237–258.

733 Pan, X., Y. Bin Song, G. F. Liu, Y. K. Hu, X. H. Ye, W. K. Cornwell, A. Prinzing, M.  
734 Dong, and J. H. C. Cornelissen. 2015a. Functional traits drive the contribution of  
735 solar radiation to leaf litter decomposition among multiple arid-zone species.  
736 *Scientific Reports* 5:1–10.

737 Pan, X., Y. Song, G. Liu, Y. Hu, X. Ye, W. K. Cornwell, A. Prinzing, M. Dong, and J.  
738 H. C. Cornelissen. 2015b. Functional traits drive the contribution of solar radiation  
739 to leaf litter decomposition among multiple arid-zone species. *Nature Publishing*  
740 *Group*:1–10.

741 Panel, T. I., C. Change, U. Nations, E. Programme, T. Ipc, F. A. Report, T. Report, and  
742 C. Change. (n.d.). *C l i m a t e C h a n g e 2 0 0 7 : I m p a c t s , A d a p t a t i o n a n d*  
743 *V u l n e r a b i l i t y*.

744 Panel, T. I., C. Change, U. Nations, E. Programme, T. Ipc, F. A. Report, T. Report, and  
745 C. Change. 2007. *C l i m a t e C h a n g e 2 0 0 7 : I m p a c t s , A d a p t a t i o n a n d*  
746 *V u l n e r a b i l i t y*.

747 Patoine, G., M. P. Thakur, J. Friese, C. Nock, L. Hönig, J. Haase, M. Scherer-Lorenzen,  
748 and N. Eisenhauer. 2017a. Plant litter functional diversity effects on litter mass loss  
749 depend on the macro-detritivore community. *Pedobiologia* 65:29–42.

750 Patoine, G., M. P. Thakur, J. Friese, C. Nock, L. Hönig, J. Haase, M. Scherer-Lorenzen,  
751 and N. Eisenhauer. 2017b. Plant litter functional diversity effects on litter mass  
752 loss depend on the macro-detritivore community. *Pedobiologia* 65:29–42.

753 Peel, M. C., B. L. Finlayson, and T. A. McMahon. 2007. Updated world map of the  
754 Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*  
755 11:1633–1644.

756 Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2006. Functional diversity: Back to basics and looking

757 forward. *Ecology Letters* 9:741–758.

758 Prieto, I., M. Birouste, E. Zamora-Iedezma, A. Gentit, J. Goldin, F. Volaire, and C.  
759 Roumet. 2017. Decomposition rates of fine roots from three herbaceous perennial  
760 species: combined effect of root mixture composition and living plant  
761 community:359–372.

762 Santiago, L. O. S. T. S. 2007. EXTENDING THE LEAF ECONOMICS SPECTRUM  
763 TO DECOMPOSITION: EVIDENCE FROM A TROPICAL FOREST 88:1126–  
764 1131.

765 Schlesinger, W., and J. Andrews. 2000. Soil Respiration and Global Carbon Cycle.  
766 *Biogeochemistry* 48:7–20.

767 Schmidt, M. W. I., M. S. Torn, S. Abiven, T. Dittmar, G. Guggenberger, I. A. Janssens,  
768 J. Lehmann, D. A. C. Manning, P. Nannipieri, D. P. Rasse, M. Kleber, and I. Ko.  
769 2011. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property.

770 Silva, J. L. A., A. F. Souza, J. G. Jardim, and B. T. Goto. 2015. Community assembly in  
771 harsh environments: The prevalence of ecological drift in the heath vegetation of  
772 South America. *Ecosphere* 6.

773 Srivastava, D. S., B. J. Cardinale, A. L. Downing, J. E. Duffy, C. Jouseau, M. Sankaran,  
774 and J. P. Wright. 2009. Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on  
775 decomposition. *Ecology*.

776 Tan, Y., J. Chen, and L. Yan. 2013. Mass loss and nutrient dynamics during litter  
777 decomposition under three mixing treatments in a typical steppe in Inner:107–118.

778 Tranvik, L., S. Bertilsson, and E. Letters. 2001. Contrasting effects of solar UV  
779 radiation on dissolved organic sources for bacterial growth. *Ecology Letters* 4:458–  
780 463.

781 Vos, V. C. A., J. van Ruijven, M. P. Berg, E. T. H. M. Peeters, and F. Berendse. 2013.  
782 Leaf litter quality drives litter mixing effects through complementary resource use  
783 among detritivores. *Oecologia* 173:269–280.

784 Wardle, D. A., D. A. Wardle, P. O. Box, and N. Zealand. 2019. Nordic Society Oikos Is  
785 " Sampling Effect " a Problem for Experiments Investigating Biodiversity-  
786 Ecosystem Function Relationships? Published by: Wiley on behalf of Nordic  
787 Society Oikos Stable URL: <https://www.jstor.org/stable/3546757> Is " sampling

788 effect " a problem for experiments investigating 87:403–407.

789 Wildung, R. E., T. R. Garland, and R. L. Buschbom. 1975. The interdependent effects  
790 of soil temperature and water content on soil respiration rate and plant root  
791 decomposition in arid grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry* 7:373–378.

792

793

794

795

796

797

798

799

800

801

802

803

804

805

806

807

808

809

810

811

812

813

814

815



817

818 **Anexo 1:** Fotografias do litterbags em seus respectivos locais experimentais, (a) sob a  
819 vegetação e (b) exposto à radiação solar. (c) detalhe das argolas plásticas ( $3,14 \text{ cm}^2$ ) colocadas  
820 em parte da abertura do litterbag para permitir acesso da macrofauna ao seu interior.

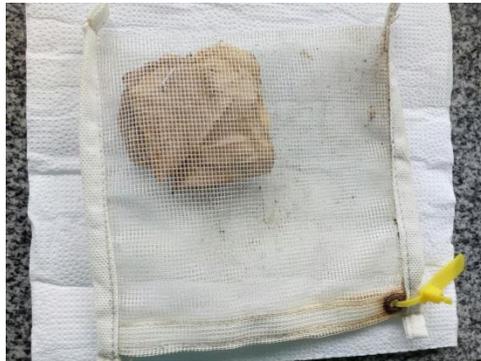
821

822

823

824

825



826 **Anexo 2:** Fotografias dos litterbags do experimento 2, com detalhe das argolas plásticas (3,14  
827 cm<sup>2</sup>) colocadas quando estavam em campo e os alfinetes que prendiam as folhas para que o  
828 detrito não mudasse de posição ao longo do tempo que estivessem em campo.

829

830