

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

RICARDO AUGUSTO CAMARGO DE OLIVEIRA

**EFEITOS INDIRETOS DA DIVERSIDADE SOBRE A DECOMPOSIÇÃO DE
SERAPILHEIRA NA FLORESTA ATLÂNTICA**

CURITIBA

2016

RICARDO AUGUSTO CAMARGO DE OLIVEIRA

**EFEITOS INDIRETOS DA DIVERSIDADE SOBRE A DECOMPOSIÇÃO DE
SERAPILHEIRA NA FLORESTA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Conservação

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Márcia C. M. Marques

Coorientador: Prof. Dr. Renato Marques

CURITIBA

2016

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas

Oliveira, Ricardo Augusto Camargo de
Efeitos indiretos da diversidade sobre a decomposição de serapilheira
na Floresta Atlântica. / Ricardo Augusto Camargo de Oliveira. – Curitiba,
2016.

84 f. ; 30cm.

Orientador: Márcia Cristina Mendes Marques
Coorientador: Renato Marques

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação.

1. Serapilheira 2. Floresta Atlântica 3. Biodiversidade I. Título II.
Marques, Márcia Cristina Mendes III. Marques, Renato IV. Universidade
Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-
Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (20. ed.) 574.52642



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



PARECER

Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da dissertação de mestrado, a que se submeteu **Ricardo Augusto Camargo de Oliveira** para fins de adquirir o título de Mestre em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão do candidato.

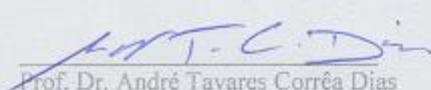
Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 29 de março de 2016.

BANCA EXAMINADORA:



Prof.ª Dra. Marcia Cristina Mendes Marques
Orientador e Presidente



Prof. Dr. André Tavares Corrêa Dias
Membro



Prof. Dr. André Andrian Padial
Membro


Visto: _____
Prof.ª Dra. Isabela Galarda Varassin
Coordenadora do PPG-ECO



AGRADECIMENTOS

-À Márcia Marques pela oportunidade, apoio, atenção e confiança no desenvolvimento do trabalho.

-Ao Renato Marques pelas discussões e sugestões sobre a decomposição.

-Aos membros da banca André Tavares Corrêa Dias, André Andrian Padial e André de Camargo Guaraldo pela leitura crítica e sugestões ao trabalho.

-Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, pelas discussões que contribuíram para minha formação.

-Ao Cilmar Dalmazo pela interminável disposição para ajuda em campo e identificações botânicas.

-Ao Tiago Malucelli pela parceria na abertura de trilhas e instalação de *litterbags*.

- Aos amigos e parceiros de convivência no Cachoeira, ajudantes forçados nas medições das folhas e ramos, Dani, Cilmar, Tiago, Márcia, Gabriel e aos diversos ajudantes esporádicos.

-Ao Vinicius pelas discussões filosóficas

-A todos que contribuíram com o trabalho

-À Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental por autorizar o desenvolvimento desta pesquisa na Reserva Natural do Rio Cachoeira.

-À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa.

-Ao Ministério de Ciência, Tecnologia e Inovação, pelo financiamento do Programa de Pesquisa em Biodiversidade Mata Atlântica (PPBio-MA), onde o projeto de pesquisa esteve inserido.

RESUMO

Um dos desafios na predição dos efeitos da biodiversidade no funcionamento ecossistêmico é a compreensão da ligação entre os diversos componentes da diversidade e a variação abiótica em diversas escalas em comunidades naturais. Especialmente em florestas tropicais megadiversas estas relações entre biodiversidade e processos ecossistêmicos, como decomposição de serapilheira, são pouco conhecidas. Se por um lado os efeitos diretos da diversidade (i. e. composição, qualidade) na decomposição da serapilheira são relativamente bem conhecidos, os efeitos indiretos das condições locais, compostas pela diversidade da comunidade local somada à heterogeneidade ambiental, são raramente testados. A abordagem dos efeitos indiretos, bem como dos possíveis mecanismos que explicam a relação entre diversidade e decomposição, são cruciais para a compreensão do funcionamento ecossistêmico. Neste estudo, avaliamos como a diversidade (medida através de riqueza de espécies, composição funcional, diversidade funcional) e a variação ambiental em escala local, afetam a dinâmica da decomposição de serapilheira, na Floresta Atlântica no sul do Brasil. Testamos a proporção em que cada um destes possíveis fatores afetam indiretamente diversas fases da dinâmica da decomposição de serapilheira. Através de um experimento *in situ* com uso *litterbags* preenchidos com substrato padrão (efeitos indiretos), avaliamos as taxas de decomposição (k) ao longo de toda a dinâmica de decomposição (230 dias) em parcelas permanentes RAPELD. Realizamos o levantamento taxonômico e funcional (área foliar específica, conteúdo de matéria seca foliar e densidade específica dos ramos) da vegetação na área de influência do experimento de decomposição. Mostramos que existe efeito indireto da diversidade vegetal no processo de decomposição de serapilheira na Floresta Tropical e que este efeito ocorre tanto via diversidade taxonômica quanto via diversidade e composição funcionais. O efeito indireto é mais pronunciado no início do processo de decomposição e as influências dos diferentes componentes da diversidade e dos mecanismos ecológicos associados (complementaridade de nicho, efeito de massa e efeito de seleção) variam no decorrer do tempo. Evidenciamos a importância da variação em pequena escala do componente biótico no funcionamento ecossistêmico em floresta megadiversa. Desta forma, contribuímos para a compreensão sobre os controles existentes no processo de decomposição, além daqueles sugeridos pelos modelos teóricos clássicos (i.e. clima, composição da serapilheira e dos decompositores).

ABSTRACT

A challenge to predict the diversity effects in ecosystem functioning is the understanding of the link between various components of diversity and abiotic variation in several scales. Especially in megadiverse tropical forests, these relationships between biodiversity and the ecosystem processes such as litter decomposition, are little known. Whereas the direct effects of diversity (i.e. composition, quality) on the decomposition of litter are well known, the indirect effects of the local conditions (i.e. the local community's diversity and the environmental heterogeneity) are rarely tested. The lack of knowledge about the exact mechanisms through which diversity acts in the decomposition process limits its complete understanding. In this study, we evaluated how diversity (measured by species richness, functional composition, and functional diversity) and environmental variation at local scales affect the dynamics of litter decomposition in the southern Brazilian Atlantic Forest. We tested the proportion that each of these possible factors indirectly affects different stages of the litter decomposition dynamics. Through an *in situ* experiment using litterbags filled with standard substrate (indirect effect), we evaluated decomposition rates (k) over the entire dynamic of decomposition (230 days) in RAPELD permanent plots. We conducted the taxonomic and functional (specific leaf area, leaf dry matter content and stem specific density) survey of the vegetation in the area of the decomposition experiment. We found an indirect effect of plant diversity on the litter decomposition process occurring both via taxonomic diversity as well via functional diversity and composition. The indirect effect is more pronounced at the beginning of the decomposition process and the influence of different components of diversity, and its underlying ecological mechanisms (niche complementarity, mass effect and selection effect) varies over time. We show the importance of the small scale variation in the biotic component for the ecosystem functioning in a mega-diverse forest. In this way, we contribute to the understanding of the mechanisms controlling the decomposition process, aiding the understanding of an important ecosystem service, the carbon cycling and storage.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	8
INTRODUÇÃO GERAL	9
BIODIVERSIDADE-FUNIONAMENTO ECOSISTÊMICO.....	9
DECOMPOSIÇÃO DE SERAPILHEIRA.....	11
FLORESTA ATLÂNTICA	13
ÁREA DE ESTUDO	14
OBJETIVO.....	15
CAPÍTULO 1	21
DIVERSIDADE AFETA INDIRETAMENTE A DECOMPOSIÇÃO DE SERAPILHEIRA EM FLORESTA TROPICAL¹	21
INTRODUÇÃO	24
MATERIAL E MÉTODOS.....	29
<i>Área de estudo</i>	29
<i>Levantamento da vegetação</i>	29
<i>Gradiente ambiental</i>	30
<i>Características funcionais</i>	31
<i>Índices de diversidade</i>	33
<i>Ensaio de decomposição</i>	34
ANÁLISE DE DADOS	35
<i>Modelos lineares múltiplos</i>	35
<i>Modelos de equações estruturais</i>	36
<i>Modelos de equações estruturais espacialmente explícitos</i>	37
RESULTADOS	38
<i>Diversidade, riqueza e gradiente ambiental:</i>	38
<i>Taxas de decomposição:</i>	39
<i>Modelos lineares múltiplos:</i>	39
<i>Modelos de equações estruturais (SEM):</i>	39
DISCUSSÃO	40

AGRADECIMENTOS	45
REFERÊNCIAS	45
LEGENDAS DAS FIGURAS	57
ANEXO 1.....	62
ANEXO 2.....	69
ANEXO 3.....	76
ANEXO 4.....	78
ANEXO 5.....	80

LISTA DE FIGURAS

Introdução Geral

Figura 1. Localização do módulo RAPELD na Reserva Natural do Rio Cachoeira (RNRC) no Litoral do Paraná.....16

Capítulo 1

Figura 1. Modelo conceitual apresentando as possibilidades de efeito indireto dos componentes da diversidade no processo de decomposição de serapilheira.....59

Figura 2. Resultado do modelo de equações estruturais (SEM) ligando os índices de diversidade (S: Riqueza de espécies; RaoQ: Entropia quadrática da Rao; CWM_{ldmc} : LDMC ponderado pela área basal; CWM_{sla} : SLA ponderado pela área basal; CWM_{ssd} : SSD ponderado pela área basal) às diferentes fases do processo de decomposição (F1; F2; F3; F4; F5; Total)..... 60

Figura 3. Mudanças nos parâmetros não-padronizados das regressões através das divisões de distância para as variáveis predictoras na média das cinco fases do ensaio de decomposição.....61

Introdução geral

Biodiversidade-funcionamento ecossistêmico

Alterações no clima, ciclos biogeoquímicos, uso da terra e mobilidade de espécies causadas por atividades antrópicas, tem gerado a produção de gases causadores do efeito estufa, fixação artificial de nitrogênio, supressão da cobertura natural do solo, uso intensivo das fontes de água e introdução das espécies além das barreiras geográficas naturais, o que tem causado o atual declínio da biodiversidade (CHAPIN *et al.*, 2000, MEA 2005). Essas mudanças alteram o funcionamento, resistência e resiliência dos ecossistemas, através de alterações na quantidade ou nas características funcionais das espécies (CHAPIN *et al.*, 2000, TILMAN *et al.*, 2014). A maioria dos processos ecossistêmicos são funções não-aditivas das características de duas ou mais espécies, pois as interações (mutualismo, predação, facilitação, competição), mais do que a simples presença ou ausência de espécies, determinam o funcionamento ecossistêmico (CHAPIN *et al.*, 2000). Estas características das espécies podem mediar os fluxos de matéria e energia diretamente ou podem alterar as condições abióticas (e. g. recursos limitantes, clima e distúrbios) que regulam os processos ecossistêmicos (CHAPIN *et al.*, 2000, TILMAN *et al.*, 2014).

Devido a esta crise global da biodiversidade, os ecólogos passaram a questionar quantas espécies seriam necessárias para manter os processos ecossistêmicos e qual a importância da diversidade em relação a outros fatores (HOOPER *et al.*, 2005; TILMAN *et al.*, 2014). Questões como estas foram organizadas formalmente por Schulze e Mooney (1993), na obra que instituiu o paradigma biodiversidade-funcionamento ecossistêmico. Desde então, houve um grande avanço na compreensão dos efeitos da diversidade e composição das comunidades, mediados pelos componentes biótico e abiótico, em diversos processos ecossistêmicos como produtividade primária, ciclagem de nutrientes e estabilidade (revisões em HOOPER *et al.*, 2005; CARDINALE *et al.*, 2012; TILMAN *et al.*, 2014).

Muitos fatores influenciam a magnitude e a estabilidade das propriedades ecossistêmicas, incluindo o clima, geografia e solo. Esses fatores abióticos interagem com características funcionais dos organismos no controle das propriedades

ecossistêmicas (CHAPIN *et al.*, 2000; LAVOREL & GARNIER 2002; HOOPER *et al.*, 2005). Os impactos da diminuição da diversidade no funcionamento ecossistêmico podem ser tão grandes quanto de muitos outros fatores chave responsáveis pelas alterações ecossistêmicas (e.g. mudanças climáticas, fragmentação; CARDINALE *et al.*, 2012). Avanços na compreensão do funcionamento ecossistêmico permitiram a concepção de uma relação mais clara entre a biodiversidade e os serviços ecossistêmicos fornecidos para a humanidade (MEA 2005; CARDINALE *et al.*, 2012). No entanto, ainda restam questões desta complexa relação entre a biodiversidade e propriedades ecossistêmicas (CARDINALE *et al.*, 2012; SUTHERLAND *et al.*, 2013).

O conceito de biodiversidade é multidimensional e não pode ser reduzido a um único índice ou valor. Engloba diversos níveis de organização e complexidade nos sistemas ecológicos, do nível dos genes, indivíduos, populações, espécies, comunidades, ecossistemas até os biomas, incluindo a variação na distribuição espacial e temporal destes níveis (LAVOREL & GARNIER 2002; CARDINALE *et al.*, 2012). Não há uma razão *a priori* para esperar que diferentes propriedades ecossistêmicas apresentem um único padrão de resposta a mudanças em diferentes componentes da diversidade (HOOPER *et al.*, 2005). A diversidade funcional de comunidades biológicas, ou seja, o valor, extensão e abundância relativa de atributos funcionais ("qualquer característica morfológica, fisiológica e fenológica mensurável a nível individual, do nível celular ao do organismo inteiro, sem referência ao meio ambiente ou qualquer outro nível de organização"; VIOLLE *et al.*, 2007), tem sido uma das formas mais eficientes para a compreensão das propriedades ecossistêmicas terrestres (WESTOBY & WRIGTH 2006; VIOLLE *et al.*, 2007). As abordagens das questões de como e por que atributos funcionais de plantas variam entre as espécies e locais têm ajudado a explicar dinâmicas complexas das comunidades, além de prever os efeitos das mudanças ambientais sobre processos ecossistêmicos (WESTOBY & WRIGTH 2006).

Três principais mecanismos fundamentais podem explicar os efeitos da diversidade sobre o funcionamento ecossistêmico. O primeiro é o efeito de seleção, que infere que as espécies possuem habilidades competitivas distintas, sendo que quanto mais competitiva for uma espécie, maior a habilidade em influenciar o processo ecossistêmico avaliado (e.g. produtividade primária, captação de nutrientes). A partir deste modelo comunidades mais diversas possuem maior chance de ocorrência ou um maior número de espécies com habilidades competitivas maiores (TILMAN *et al.*,

1997; TILMAN 1999); O segundo é o mecanismo baseado em diferenciação ou complementaridade de nicho (TILMAN 1997) onde o ambiente é espacial e temporalmente heterogêneo e as espécies possuem características distintas que determinam suas respostas a esta heterogeneidade. A complementaridade é resultado da diminuição da competição interespecífica devido à partição de nicho; então cada espécie é uma competidora superior em uma parte das condições heterogêneas do ambiente e conseqüentemente tem um efeito maior no funcionamento ecossistêmico (TILMAN *et al.*, 1997; TILMAN 1999). Portanto, em comunidades mais diversas, é mais provável a inclusão de uma espécie dominante ou de uma combinação particular de espécies complementares, causando assim um *continuum* entre ambos os mecanismos. Além disso, as diferenças na alocação de recursos, a eficiência do uso de recursos e a magnitude da variação nas características funcionais entre espécies pode modificar este balanço entre efeitos de amostragem e complementaridade (LOREAU & HECTOR 2001; HOOPER *et al.*, 2005). O terceiro mecanismo é baseado na premissa que os efeitos das características da comunidade nos processos ecossistêmicos são dependentes da proporção da biomassa das espécies ou indivíduos que compõe a comunidade, o que representa a quantidade de energia e recursos assimilados (GRIME 1998; LAVOREL *et al.*, 2008). Alguma característica pré-determinada causaria o principal efeito no processo ecossistêmico avaliado, efeito este dependente da proporção ou abundância desta característica na comunidade, independente da diversidade, distribuição ou amplitude de outras características da vegetação (GRIME 1998; RICOTTA & MORETTI 2011). Processos do solo, em particular, parecem ser influenciados principalmente pelas características funcionais das espécies dominantes e menos afetados pela diversidade (HÄTTENSCHWILER *et al.*, 2011; HOOPER *et al.*, 2005).

Decomposição de serapilheira

Dado que a maior parte do material resultante da produção primária das plantas retorna ao próprio ecossistema, a compreensão de como a diversidade afeta o processo de decomposição é de grande importância para compreender o funcionamento dos ecossistemas terrestres (GARTNER & CARDON 2004; HÄTTENSCHWILER *et al.*, 2005; GESSNER *et al.*, 2010). Através do processo de decomposição de serapilheira ocorre a ciclagem do carbono e de diversos nutrientes, controlando a provisão de serviços ecossistêmicos fundamentais como formação dos solos, disponibilidade de

nutrientes e composição da atmosfera e, conseqüentemente, no crescimento das plantas e estrutura das comunidades vegetais (SWIFT *et al.*, 1979; SWIFT *et al.*, 2004; HÄTTENSCHWILER *et al.*, 2011). A ciclagem de nutrientes é essencial para a manutenção da produtividade primária porque a absorção de nutrientes pela comunidade vegetal depende da reposição contínua destes nutrientes no solo (SWIFT *et al.*, 1979; SWIFT *et al.*, 2004). A decomposição de serapilheira é particularmente importante nos trópicos devido à baixa capacidade de armazenamento de nutrientes e à alta troca e captação de nutrientes em solos tropicais (SWIFT *et al.*, 1979; HÄTTENSCHWILER *et al.*, 2011).

Clima, composição ou qualidade do substrato e comunidade de decompositores são os principais parâmetros que determinam o processo de decomposição de serapilheira em escala global (SWIFT *et al.*, 1979, HÄTTENSCHWILER *et al.*, 2005, POWERS *et al.*, 2009), porém a diferença entre as características da vegetação podem ter grande influência neste padrão (CORNWELL *et al.*, 2008). Apesar destes parâmetros explicarem a maior parte da variação no processo de decomposição, os fatores que contribuem para a variação remanescente (em menores escalas) e suas contribuições relativas ainda precisam ser investigados (FRESCHET *et al.*, 2012). Cada um destes possíveis fatores e mecanismos envolvidos tem efeitos predominantes em determinadas fases da dinâmica da decomposição, e suas influências variam em proporção em diferentes ecossistemas (SWIFT *et al.*, 1979; GARTNER & CARDON 2004; HOBBIE 2015).

O processo de decomposição representa a ligação entre as partes acima e abaixo do solo nos ecossistemas terrestres (DE DEYN & VAN DER PUTTEN 2005; HOBBIE 2015). As interações complexas entre a comunidade vegetal e o *pool* de nutrientes são mediadas pela comunidade de decompositores (SWIFT *et al.*, 1979, HÄTTENSCHWILER *et al.*, 2005). É possível que, além de outros fatores, tais interações planta-solo expliquem a alta diversidade de espécies em ecossistemas altamente produtivos como florestas tropicais (HÄTTENSCHWILER *et al.*, 2011).

Os efeitos dos componentes da diversidade da vegetação no processo de decomposição de serapilheira podem ser divididos em três processos: (1) efeito direto (intrínseco) da composição da serapilheira, avaliado a partir da variação na composição da diversidade da serapilheira em ambiente homogêneo, evidencia como diferenças de

composição e diferentes combinações de espécies interagem no efeito no processo de decomposição; (2) efeito indireto (extrínseco) das condições ambientais, avaliado a partir da variação ambiental em substrato ou serapilheira padronizados, evidencia qual a importância dos efeitos da variação nas condições ambientais no processo de decomposição; (3) efeitos direto e indireto combinados, avaliados a partir da variação da composição da serapilheira e do ambiente, simultaneamente, e que mostram os efeitos emergentes resultantes da combinação das causas diretas e indiretas (SWIFT *et al.*, 1979; GARTNER & CARDON 2004; VIVANCO & AUSTIN 2008; SCHERER-LORENZEN 2008; HOBBIE 2015). Através da comparação entre as três possibilidades pode-se compreender a proporção do efeito de cada fator isolado e as propriedades resultantes da combinação destes fatores na dinâmica geral da decomposição.

Floresta Atlântica

A Floresta Atlântica é um bioma altamente ameaçado visto que apresenta apenas 11,7% de cobertura remanescente de um total de 150 milhões de hectares originais (aproximadamente 17% do território brasileiro) distribuídos por mais de 3300 km pela costa atlântica (RIBEIRO *et al.*, 2009). Pelo menos 70% da população brasileira (em torno de 120 milhões de pessoas) habitam a região originalmente composta pela Floresta Atlântica (TABARELLI *et al.*, 2010). Este ritmo de destruição, fragmentação e transformação (em floresta secundária) causou grande perda de biodiversidade e alterações profundas e pouco conhecidas no funcionamento do ecossistema e conseqüentemente no fornecimento de serviços ecossistêmicos (TABARELLI *et al.*, 2010).

Na região sul do Brasil, a costa do Paraná tem um dos maiores e mais representativos remanescentes da Mata Atlântica, inserido no centro de endemismo "Serra do Mar" (RIBEIRO *et al.*, 2009; TABARELLI *et al.*, 2010). Este remanescente está relativamente bem preservado em grande parte devido dificuldades de acesso físico, associadas à topografia, falta de infraestrutura e altos custos econômicos que desestimulam o desmatamento e fragmentação da floresta (TABARELLI *et al.* 2010). Estes remanescentes estão incluídos num mosaico de diferentes ambientes que variam

entre áreas em contato direto com o mar até montanhas com mais de 1000 m de altitude (FERRETI & BRITTEZ 2006). As diferenças entre os tipos vegetacionais são basicamente relacionadas a fatores físicos, tais como geologia, composição pedológica, altitude do terreno e topografia (FERRETI & BRITTEZ 2006; IBGE 2012)

Área de estudo

O estudo foi conduzido na Reserva Natural do Rio Cachoeira (25°19'15"S e 45°42'24" O, área total 8.600 ha), no município de Antonina, Paraná, sul do Brasil (Figura 1). Está localizada na região do Lagamar que abrange os litorais norte do Paraná e sul de São Paulo e compreende um complexo de estuários, manguezais, lagoas costeiras, rios litorâneos, restingas, florestas de planície e de montanha. A reserva pertence à Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS) e está localizada em uma grande área de preservação (Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba), onde 68% da área total apresentam remanescentes florestais contínuos e bem preservados (KAUANO *et al.* 2012). O clima regional é o subtropical úmido (Cfa na classificação de Köppen), temperatura média anual de 22°C ocorrência rara de geadas, precipitação média de 2545 mm, com chuvas concentradas no verão e sem estação seca definida (FERRETI & BRITTEZ 2006). A topografia da região é variável e vai das planícies litorâneas até áreas montanhosas da "Serra do Mar", com altitudes entre 0 e 600 m acima do nível do mar (FERRETI & BRITTEZ 2006). A vegetação na região é a Floresta Ombrófila Densa, nas subformações Montana, Sub-montana e Terras Baixas (IBGE 2012). Apesar de parte das florestas originais da reserva tenha sido convertida em pastagens e agora estar em regeneração, o estudo foi realizado em áreas de floresta pouco alteradas e com um histórico de corte seletivo de madeira de baixo impacto (FERRETI & BRITTEZ 2006; KAUANO *et al.*, 2012).

O estudo foi desenvolvido dentro do projeto “Biodiversidade do LAGAMAR: avaliação dos efeitos antrópicos sobre a estrutura das assembleias e os processos ecossistêmicos” o qual está inserido na rede PPBio Mata Atlântica, um programa do Ministério de Ciência, Tecnologia e Inovação que visa: (1) integrar diversas áreas de conhecimento afim de proporcionar um aprimoramento nas estratégias de manejo e conservação da biodiversidade; (2) Avaliar os fatores estruturadores das comunidades

biológicas em cada localidade e as possíveis distinções capazes de afetar o funcionamento ecossistêmico em diversas escalas. Os estudos realizados no âmbito desta rede seguem o protocolo RAPELD (MAGNUSSON *et al.*, 2005), que consiste no estabelecimento de módulos (ou grades) onde parcelas permanentes são distribuídas e o levantamento de diferentes organismos segue procedimentos padronizados. Com este protocolo é possível compreender os padrões, processos e dinâmicas em diversas escalas e comparar locais e biomas de maneira padronizada (MAGNUSSON *et al.*, 2005). No módulo, dez parcelas de aproximadamente um hectare (40 x 250 metros) são distribuídas sistematicamente (distantes 1 km entre si) ao longo de um retângulo de 1 x 5 Km. Cada parcela é estabelecida dentro de uma mesma cota altitudinal, onde um corredor central (1,5m de largura) percorre toda a extensão de 250 metros da parcela (Figura 1).

O Módulo Cachoeira, no qual o estudo foi realizado, está localizado na região nordeste da Reserva Natural do Cachoeira. O módulo apresenta variações de altitude (mínimo 22m e máximo 473m), estágio sucessional da floresta (médio, avançado), além de diferentes condições de declividade e tipos de solos.

Objetivo

Neste estudo é explorada a relação entre diferentes componentes da biodiversidade (i.e. diversidade taxonômica, diversidade funcional e composição funcional) e o processo de decomposição da serapilheira na Floresta Atlântica do sul do Brasil. Nós buscamos compreender em que proporção os diferentes componentes da diversidade apresentam efeito indireto sobre o processo de decomposição de serapilheira. A partir dos padrões encontrados inferimos sobre os possíveis mecanismos através dos quais estes efeitos ocorrem. A dissertação está apresentada em forma de artigo científico formatado para submissão para revista "*Functional Ecology*".

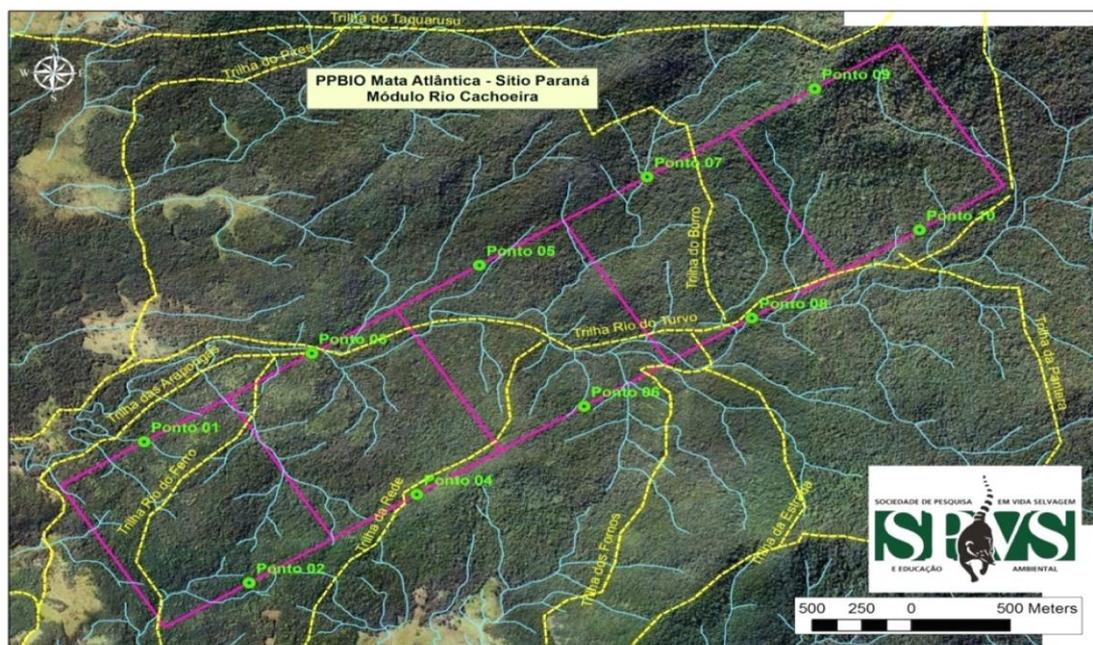
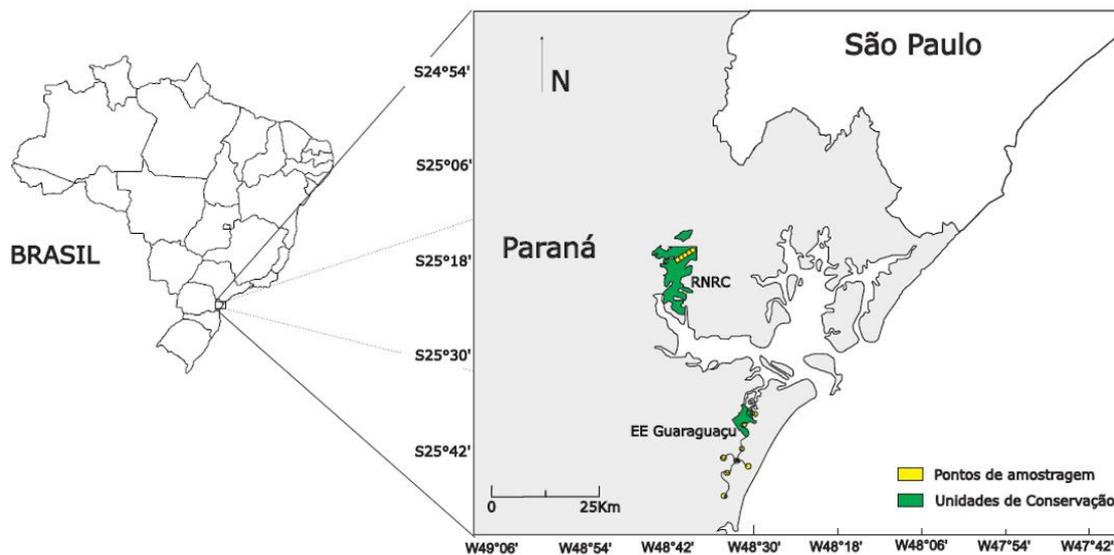


Figura 1. Localização do módulo RAPELD na Reserva Natural do Rio Cachoeira (RNRC) (abaixo) e no Litoral do Paraná (acima). Pontos 1 a 10 referem-se à localização central de cada parcela.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BORGO, M., TIEPOLO, G., REGINATO, M., KUNIYOSHI, Y. S., GALVÃO, F., CAPRETZ, R. L., & ZWIENER, V. P. Espécies arbóreas de um trecho de Floresta Atlântica do município de Antonina, Paraná, Brasil. **Floresta**, 41, 819-832, 2011.
- CARDINALE, B. J., DUFFY, J. E., GONZALEZ, A., HOOPER, D. U., PERRINGS, C., VENAIL, P. *et al.* Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, 486, 59-67, 2012.
- CHAPIN III, F. S., ZAVALETA, E. S., EVINER, V. T., NAYLOR, R. L., VITOUSEK, P. M., REYNOLDS, H. L. *et al.* Consequences of changing biodiversity. **Nature**, 405, 234-242, 2000.
- CORNWELL, W. K., CORNELISSEN, J. H., 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**, 11(10), 1065-1071, 2008.
- DE DEYN, G. B., & VAN DER PUTTEN, W. H. Linking aboveground and belowground diversity. **Trends in Ecology & Evolution**, 20(11), 625-633, 2005.
- FERRETTI, A. R., & BRITTEZ, R. M. Ecological restoration, carbon sequestration and biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. **Journal for Nature Conservation**, 14(3), 249-259, 2006.
- FRESCHET, G. T., AERTS, R., & CORNELISSEN, J. H. Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. **Journal of Ecology**, 100(3), 619-630, 2012.
- GARTNER, T. B., & CARDON, Z. G. Decomposition dynamics in mixed species leaf litter. **Oikos**, 104(2), 230-246, 2004.
- GESSNER, M. O., SWAN, C. M., DANG, C. K., MCKIE, B. G., BARDGETT, R. D., WALL, D. H., & HÄTTENSCHWILER, S. Diversity meets decomposition. **Trends in Ecology & Evolution**, 25(6), 372-380, 2010.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology** 86, 902–910, 1998.

HÄTTENSCHWILER, S., COQ, S., BARANTAL, S., & HANDA, I. T. Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. **New Phytologist**, 189(4), 950-965, 2011.

HÄTTENSCHWILER, S., TIUNOV, A. V., & SCHEU, S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 191-218, 2005.

HOBBIE, S. E. Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. **Trends in Ecology & Evolution**, 30(6), 357-363, 2015.

HOOPER, D. U., CHAPIN III, F. S., EWEL, J. J., HECTOR, A., INCHAUSTI, P., LAVOREL, S., et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, 75(1), 3-35, 2005.

IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções botânicas, procedimentos para mapeamentos**. 2a ed. IBGE-Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, 2012, 275p, 2012.

KAUANO, É. E., TOREZAN, J. M. D., CARDOSO, F. C. G., & MARQUES, M. C. M. Landscape structure in the northern coast of Paraná state, a hotspot for the Brazilian Atlantic Forest conservation. **Revista Árvore**, 36(5), 961-970, 2012.

LAVOREL S. & GARNIER E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, 16, 545-556, 2002.

LOREAU, M., & HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, 412, 72-76, 2001.

MAGNUSSON, W. E., LIMA, A. P., LUIZÃO, R., LUIZÃO, F., COSTA, F. R., CASTILHO, C. V. D., & KINUPP, V. F. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. **Biota Neotropica**, 5(2), 19-24, 2005.

MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. **Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis**. World Resources Institute, Washington, DC, 2005.

POWERS, J. S., MONTGOMERY, R. A., ADAIR, E. C., BREARLEY, F. Q., DEWALT, S. J., CASTANHO, C. T., et al. Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. **Journal of Ecology**, 97(4), 801-811, 2009.

RIBEIRO, M. C., METZGER, J. P., MARTENSEN, A. C., PONZONI, F. J., & HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, 142(6), 1141-1153, 2009.

RICOTTA, C., & MORETTI, M. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. **Oecologia**, 167(1), 181-188, 2011.

SCHERER-LORENZEN, M. Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. **Functional Ecology**, 22(3), 547-555, 2008.

SCHULZE E. D. AND MOONEY H.A. **Biodiversity and Ecosystem Function**. 525 pp. Ecological Studies 99. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1993.

SUTHERLAND, W. J., FRECKLETON, R. P., GODFRAY, H. C. J., BEISSINGER, S. R., BENTON, T., CAMERON, D. D., et al. Identification of 100 fundamental ecological questions. **Journal of Ecology**, 101(1), 58-67, 2013.

SWIFT, M. J., HEAL, O. W., & ANDERSON, J. M. **Decomposition in Terrestrial Ecosystems** (Vol. 5). Univ of California Press, 1979.

SWIFT, M. J., IZAC, A. M., & VAN NOORDWIJK, M. Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes—are we asking the right questions?. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, 104(1), 113-134, 2004.

TABARELLI, M., AGUIAR, A. V., RIBEIRO, M. C., METZGER, J. P., & PERES, C. A. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, 143(10), 2328-2340, 2010.

TILMAN, D., C. L. LEHMAN, AND K. T. THOMSON. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 94, 1857–1861, 1997.

TILMAN, D. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles 101. **Ecology**, 80(5), 1455-1474, 1999.

TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 101(30), 10854-10861, 2004.

TILMAN, D., ISBELL, F., & COWLES, J. M. Biodiversity and ecosystem functioning. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 45(1), 471-493, 2014.

VIOLLE, C., NAVAS, M. L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I., & GARNIER, E. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, 116(5), 882-892, 2007.

VIVANCO, L., & AUSTIN, A. T. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. **Journal of Ecology**, 96(4), 727-736, 2008.

WESTOBY, M., & WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, 21(5), 261-268, 2006.

CAPÍTULO 1

Diversidade afeta indiretamente a decomposição de serapilheira em floresta tropical¹

¹Capítulo formatado de acordo com as normas da revista científica *Functional Ecology*.
(Vide anexo 5)

Diversidade afeta indiretamente a decomposição de serapilheira em floresta tropical

Ricardo A. C. Oliveira*^a, Renato Marques^b e Márcia C. M. Marques^a

^aDepartamento de Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil,

^bDepartamento de Solos e Engenharia Agrícola, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil

*Autor correspondente: ricardo.2camargo@gmail.com

Sumário

1. Um dos desafios na predição dos efeitos da biodiversidade no funcionamento ecossistêmico é a compreensão do balanço entre a importância dos diversos componentes da diversidade e a variação do ambiente. Em florestas tropicais megadiversas estas relações entre biodiversidade e processos ecossistêmicos, como decomposição de serapilheira, são pouco exploradas.
2. Se por um lado os efeitos diretos da diversidade (i. e. composição, qualidade) na decomposição da serapilheira são relativamente bem conhecidos, os efeitos indiretos das condições locais, compostas pela diversidade da comunidade local e do microambiente, são raramente testados. A abordagem dos efeitos indiretos, bem como dos possíveis mecanismos que explicam a relação entre diversidade e decomposição, são cruciais para a compreensão deste processo.
3. Neste estudo, avaliamos os efeitos indiretos da diversidade sobre o processo de decomposição de serapilheira na Floresta Tropical. Nós acessamos a diversidade através de diferentes componentes (riqueza de espécies, composição funcional, diversidade funcional), avaliamos o gradiente ambiental local e relacionamos com a dinâmica da decomposição de serapilheira. Nós testamos a proporção em

25 que cada um dos diferentes fatores afetam indiretamente as diversas fases da
26 dinâmica da decomposição de serapilheira.

27 **4.** Em área de Floresta Atlântica do sul do Brasil, realizamos o experimento *in situ*
28 com uso *litterbags* preenchidos com substrato padrão (para testar os efeitos
29 indiretos) e avaliamos as taxas de decomposição (k) ao longo de toda a dinâmica
30 de decomposição (230 dias). Paralelamente, realizamos o levantamento
31 taxonômico e funcional da vegetação na área de influência do experimento de
32 decomposição. Avaliamos os efeitos múltiplos destas variáveis através de
33 modelos de equações estruturais.

34 **5.** Mostramos que existe efeito indireto da diversidade vegetal no processo de
35 decomposição de serapilheira e que este efeito ocorre tanto via diversidade
36 taxonômica quanto via diversidade e composição funcionais. O efeito indireto é
37 mais pronunciado no início do processo de decomposição e as influências dos
38 diferentes componentes da diversidade e dos mecanismos ecológicos
39 (complementaridade de nicho, efeito de massa e efeito de seleção), variam no
40 decorrer do tempo.

41 **6.** Nosso estudo evidenciou a importância da variação em pequena escala do
42 componente biótico no funcionamento ecossistêmico em floresta megadiversa.
43 Desta forma, contribuímos para a compreensão sobre os controles existentes no
44 processo de decomposição, além daqueles sugeridos pelos modelos teóricos
45 clássicos (i.e. clima, composição da serapilheira e dos decompositores).

46 **Palavras-chave:** Complementaridade de nicho, Mata Atlântica, RAPELD, Efeito de
47 massa, Diversidade funcional, Ciclagem de nutrientes, Efeito de seleção

48

49 **Introdução**

50 A relação entre a biodiversidade e o funcionamento ecossistêmico é um dos
51 paradigmas da ecologia que mais tem atraído atenção de ecólogos nas últimas décadas
52 (Shulze & Mooney 1993). Vários estudos têm demonstrado que processos como a
53 eficiência na captação de recursos essenciais, produção de biomassa, decomposição e
54 ciclagem de nutrientes são maiores em ecossistemas mais diversos (Hooper *et al.* 2005;
55 Cardinale *et al.* 2012). Esta abordagem é importante especialmente frente às grandes
56 alterações na biodiversidade causadas pelas atividades humanas nos últimos anos,
57 acarretando em mudanças no funcionamento ecossistêmico com fortes consequências
58 nos serviços ecossistêmicos (Chapin *et al.* 2000; MEA 2005).

59 A decomposição da serapilheira é um importante processo ecossistêmico através
60 do qual ocorre a ciclagem do carbono e de diversos nutrientes em ecossistemas
61 terrestres, controlando a provisão de serviços ecossistêmicos fundamentais como
62 formação dos solos, disponibilidade de nutrientes e composição da atmosfera e,
63 consequentemente, afetando o crescimento das plantas e estrutura das comunidades
64 vegetais (Swift *et al.* 1979; Swift 2004; Hättenschwiler *et al.* 2011). A decomposição de
65 serapilheira apresenta, na maioria dos casos, associação positiva com a diversidade
66 (Gartner & Cardon 2004; Ordoñez *et al.* 2009; Gessner *et al.* 2010). Esta relação pode
67 ser resultado dos *efeitos diretos* (intrínsecos) da diversidade e constituição das espécies
68 que compõe a serapilheira ou dos *efeitos indiretos* (extrínsecos) da diversidade da
69 comunidade local somada à heterogeneidade ambiental local sobre a decomposição
70 (Swift *et al.* 1979; Gartner & Cardon 2004; Scherer-Lorenzen 2008; Vivanco & Austin
71 2008, Freschet *et al.* 2012). A maior parte dos estudos com esta abordagem tem focado
72 nos efeitos diretos da relação entre diversidade e composição da serapilheira sobre a
73 decomposição (Gartner & Cardon 2004; Hättenschwiler *et al.* 2005). Apesar de sua

74 importância, o papel da diversidade da comunidade vegetal e do microambiente (efeito
75 indireto) é raramente testado (Vivanco & Austin 2008; Berg 2014), limitando a
76 compreensão completa do processo de decomposição. Nestes poucos estudos foram
77 apresentados resultados conflitantes que nem sempre mostram uma relação clara entre a
78 diversidade e o processo de decomposição (Hector *et al.* 2000; Knops *et al.* 2001;
79 Porazinska *et al.* 2003; Garnier *et al.* 2004; Scherer-Lorenzen 2008; Vivanco & Austin
80 2008; Mouillot *et al.* 2011), possivelmente devido a uma avaliação restrita da complexa
81 dinâmica de decomposição (Berg 2014) e a uma abordagem incompleta dos
82 componentes da diversidade. Portanto, avaliar os efeitos indiretos dos diferentes
83 componentes da diversidade e do ambiente sobre a decomposição de serapilheira, é
84 ainda necessário para a compreensão desta relação.

85 Existem três mecanismos principais através dos quais a diversidade da
86 comunidade vegetal atua na decomposição de serapilheira. O primeiro é o *efeito de*
87 *seleção*, onde as espécies vegetais que possuem características determinantes na
88 decomposição tornam o processo mais eficiente (Tilman 1999). Assim, comunidades
89 mais diversas possuiriam maior chance de ocorrência de espécies com características
90 específicas, que causam um desempenho maior na decomposição. O segundo
91 mecanismo é baseado em *complementaridade de nicho*, baseado na premissa de que as
92 espécies possuem características distintas que determinam suas respostas à
93 heterogeneidade espacial e temporal do ambiente (Tilman 1999, Tilman 2004). A
94 complementaridade é resultado da partição de nicho, onde cada espécie apresenta
95 características específicas em uma determinada faixa da heterogeneidade ambiental. O
96 conjunto deste gradiente de características determinantes acarreta numa dinâmica de
97 decomposição mais eficiente. Ambos os mecanismos (*efeito de seleção* e
98 *complementaridade de nicho*) são avaliados a partir de medidas complementares de

99 diversidade funcional (Mason *et al.* 2005; Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre
100 2010). Através de métricas como a diversidade de Rao, equitabilidade e dispersão
101 funcional, pode-se observar os padrões de variação, distribuição e amplitude das
102 características funcionais, e a partir destes padrões inferir os processos ecológicos
103 atuantes na relação entre a decomposição e a diversidade vegetal (Tilman *et al.* 2014;
104 Figura 1).

105 O terceiro mecanismo, o *efeito de massa*, é baseado na premissa que os efeitos
106 das características da comunidade vegetal nos processos ecossistêmicos são
107 dependentes da proporção da biomassa das espécies que compõe a comunidade, o que
108 representa a quantidade de energia e recursos assimilados (Grime 1998; Lavorel *et al.*
109 2008). A composição funcional causaria o principal efeito no processo ecossistêmico
110 avaliado, sendo dependente da proporção ou abundância desta característica na
111 comunidade, independente da diversidade ou distribuição das outras características
112 (Ricotta & Moretti 2011). Este efeito pode ser visualizado através da medida da média
113 ponderada de um atributo na comunidade (*community weighted mean*; CWM) que
114 avalia uma determinada característica funcional considerando a abundância ou biomassa
115 das espécies que compõem a comunidade (Lavorel *et al.* 2008; Figura 1). Dado que os
116 efeitos destes três mecanismos não são mutuamente excludentes (Loreau & Hector
117 2001), a avaliação através de equações estruturais pode permitir uma análise integrativa
118 que engloba uma grande amplitude da variação na diversidade, permitindo uma análise
119 aprofundada da relação diversidade-funcionamento ecossistêmico.

120 Qualquer um destes mecanismos atua através da interação entre variação na
121 comunidade vegetal e a atividade da comunidade de decompositores na serapilheira
122 (Hättenschwiler & Gasser 2005; Eisenhauer *et al.* 2012). Diferentes guildas de
123 decompositores operam através de amplitudes distintas nos gradientes ambientais de

124 composição química e física das folhas, umidade, pH, etc. Estes gradientes ambientais
125 são afetados pela variação na composição das comunidades vegetais e variam no
126 decorrer da dinâmica da decomposição de serapilheira (Swift *et al.* 2004). Por exemplo,
127 no início do processo de decomposição existe uma maior diversidade de material
128 vegetal disponível aos decompositores (Berg 2014), o que deve resultar numa relação
129 maior entre a diversidade da comunidade vegetal e as taxas de decomposição. Já no
130 final do processo, o material vegetal encontra-se mais homogêneo e estável devido à
131 ação continuada dos decompositores, estando mais sujeito aos efeitos de fatores
132 microambientais, tais como a concentração de minerais e temperatura do solo sobre as
133 taxas de decomposição (Berg 2014). Portanto, apesar de representar um *continuum*, a
134 dinâmica da decomposição pode ser compreendida como o resultado de diferentes
135 processos atuando em fases distintas.

136 Florestas tropicais são ecossistemas altamente diversos onde a decomposição de
137 serapilheira é particularmente importante (Swift *et al.* 1979). A baixa capacidade de
138 armazenamento e a alta troca e captação de nutrientes em solos tropicais fazem com que
139 a decomposição de serapilheira e ciclagem de matéria orgânica sejam as principais
140 fontes de nutrientes (Swift *et al.* 1979; Hättenschwiler *et al.* 2011). Vários fatores
141 ambientais atuando em diferentes escalas espaciais afetam a decomposição nestes
142 locais. Por exemplo, em escala regional a temperatura e pluviosidade são determinantes
143 na dinâmica da decomposição (Swift *et al.* 1979; Powers *et al.* 2009; Berg 2014). Em
144 escala local, onde o clima (i.e. temperatura e pluviosidade) não varia, fatores como as
145 características do solo, topográficas e a constituição da cobertura da vegetação
146 influenciam as características microclimáticas onde os decompositores atuam (Swift *et*
147 *al.* 1979; Hooper *et al.* 2000; Vivanco & Austin 2008; Figura 1), potencialmente
148 afetando as taxas de decomposição.

149 Neste trabalho avaliamos como os diferentes componentes da diversidade da
150 comunidade vegetal somados às características microambientais afetam a dinâmica de
151 decomposição de serapilheira na Floresta Atlântica no sul do Brasil. Através de um
152 experimento *in situ* com uso de substrato padrão (efeitos indiretos), avaliamos as taxas
153 de decomposição ao longo do tempo, buscando testar se: (1) a diversidade taxonômica
154 (riqueza), diversidade funcional e composição funcional (representadas por diversos
155 índices) da comunidade e as características ambientais locais (variação topográfica e
156 cobertura do dossel) afetam indiretamente a decomposição de serapilheira; (2) os efeitos
157 proporcionais dos diferentes componentes da diversidade e o ambiente variam no
158 decorrer da dinâmica de decomposição. Esperamos que os efeitos dos diferentes
159 componentes da diversidade avaliados sejam, proporcionalmente, mais importantes no
160 início, e as características ambientais, no final do processo de decomposição (Figura 1).
161 As possíveis implicações dos efeitos múltiplos dos componentes da diversidade e
162 ambiente sobre a decomposição de serapilheira são discutidos a partir do modelo
163 conceitual que sugere as possibilidades de efeito indireto, assim como os mecanismos
164 através dos quais estes fatores atuam (Figura 1). Os efeitos da diversidade funcional,
165 composição funcional e diversidade taxonômica podem ocorrer via complementaridade
166 de nicho, efeito de seleção e efeito de massa. Os efeitos do ambiente ocorrem através de
167 alterações na dinâmica hidrológica como lixiviação e evapotranspiração. A importância
168 dos componentes da diversidade pode diminuir, enquanto das características ambientais,
169 aumentar ao longo do tempo da dinâmica de decomposição devido a homogeneização
170 dos materiais disponíveis no decorrer do tempo (Figura 1).

171 **Material e métodos**

172 *Área de estudo*

173 O estudo foi conduzido na Reserva Natural do Rio Cachoeira (25°19'15"S e
174 45°42'24" O, área total 8.600 ha), no município de Antonina, Paraná, sul do Brasil, no
175 período de Agosto de 2014 a Julho de 2015. A reserva está localizada em uma grande
176 área de preservação (Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba), onde 68% da área
177 total apresentam remanescentes florestais contínuos e bem preservados (Kauano *et al.*
178 2012), com pouco histórico de corte seletivo em alguns locais. O clima regional é o
179 subtropical úmido (Cfa na classificação de Köppen), temperatura média anual de 22°C,
180 ocorrência rara de geadas, precipitação média de 2545 mm, com chuvas concentradas
181 no verão e sem estação seca definida (Ferreti & Britez 2006). A vegetação na região é a
182 Floresta Ombrófila Densa, nas subformações Montana, Sub-montana e Terras Baixas
183 (IBGE 2012). Na reserva, a Floresta Submontana é diversa, sendo conhecidas até o
184 momento 306 espécies de árvores distribuídas em 68 famílias, com Myrtaceae,
185 Fabaceae e Lauraceae como as mais importantes (Borgo *et al.* 2011).

186 *Levantamento da vegetação*

187 O estudo foi feito em um sítio RAPELD, que consiste em parcelas permanentes
188 com delineamento amostral padronizado para estudos ecológicos de longo prazo
189 (Magnusson *et al.* 2005). Este método consiste de um módulo (localmente chamado de
190 Módulo Cachoeira) contendo dez parcelas de um hectare (40 x 250 metros), distribuídas
191 sistematicamente (distantes 1km entre si) ao longo de um retângulo de 1 x 5 Km. Cada
192 parcela é estabelecida dentro de uma mesma cota altitudinal, onde um corredor central
193 (1,5m de largura) percorre toda a extensão de 250 metros da parcela.

194 O levantamento da vegetação foi realizado em uma faixa de 1,5 de largura a
195 montante do corredor central (375m²) de cada uma das dez parcelas, totalizando 0,375
196 hectares (detalhes em Magnusson *et al.* 2005). Cada parcela foi subdividida em 25
197 segmentos de 10m, sendo que a cada cinco segmentos foi delimitada uma unidade
198 amostral (UA) de 75m² (1,5m x 50m), totalizando 50 UAs. Nas UAs foram amostrados
199 os indivíduos arbustivos e arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP) \geq 1cm. As
200 identificações botânicas foram realizadas a partir de comparação com material
201 herborizado de estudos anteriores na mesma área (Borgo *et al.* 2011) e por chaves de
202 identificação até o menor nível taxonômico possível. Do total de indivíduos amostrados,
203 foram consideradas nas análises apenas as espécies que representaram 80% da área
204 basal da comunidade (Garnier *et al.* 2004), restringindo-se desta forma o estudo apenas
205 aos indivíduos passíveis de coleta de material vegetal para a obtenção das características
206 funcionais.

207 ***Gradiente ambiental***

208 Em cada segmento foram tomadas quatro medidas de declividade do terreno
209 sendo duas para cada lado da parcela utilizando um clinômetro (Brunton®). As medidas
210 de cada cinco segmentos foram utilizadas para o cálculo da média de declividade de
211 cada UA que foi definida como índice de declividade do terreno (I_{dec}). Na escala do
212 estudo não ocorre variação na pluviosidade entre as UAs, porém ocorre variação na
213 topografia entre UAs o que potencialmente altera os efeitos hidrológicos no processo de
214 decomposição (Swift *et al.* 1979). A topografia local (medida aqui pelo índice de
215 declividade) pode influenciar a lixiviação, drenagem do solo e dinâmica da umidade na
216 serapilheira e, conseqüentemente, na dinâmica do processo de decomposição (Swift *et*
217 *al.* 1979).

218 A cada segmento foram tomadas quatro medidas de cobertura de dossel,
219 utilizando densiômetro esférico (segundo Lemmon 1956). As medidas foram utilizadas
220 para o cálculo do índice de cobertura de dossel (I_{cob}). Locais mais abertos influenciam a
221 decomposição pela maior exposição aos raios solares (Song *et al.* 2013), mas
222 principalmente pela alteração na evapotranspiração e umidade da serapilheira (Swift *et*
223 *al.* 1979).

224 ***Características funcionais***

225 Em cada UA foram medidas características funcionais de pelo menos um
226 indivíduo de cada espécie presente (785 amostras ou 45% do total de indivíduos), com
227 exceção da densidade específica do ramo (436 amostras ou 25% do total de indivíduos),
228 devido à ocorrência de indivíduos de tamanho insuficiente para as medidas (Williamson
229 & Wiemann 2010). Portanto as características funcionais apresentadas aqui incorporam,
230 além das diferenças interespecíficas, a variação intraespecífica (i.e. entre UAs), uma
231 importante fonte de variação nas características funcionais, com consequente efeito nos
232 processos ecossistêmicos (de Bello *et al.* 2011, Leps *et al.* 2011, Violle *et al.* 2012, de
233 Bello *et al.* 2013, Siefert *et al.* 2014, 2015).

234 A escolha *a priori* das características funcionais deve considerar i) a relação
235 entre o efeito das características no processo ecossistêmico particular avaliado, ii) a
236 ausência de correlação trivial entre elas, e iii) os diferentes eixos de variação que
237 representam, de forma a permitirem uma compreensão mais completa possível da
238 dinâmica de interesse (Naeem & Wright 2003; Pechey & Gaston 2006, Rosado *et al.*
239 2013). Portanto foram escolhidas três características funcionais da comunidade vegetal
240 que possuem relação com o processo de decomposição e potencialmente possuem
241 efeitos indiretos no processo de decomposição de serapilheira: conteúdo de matéria seca

242 foliar (*leaf dry matter content*, LDMC), área foliar específica (*specific leaf area*, SLA) e
243 densidade específica do ramo (*stem specific density*, SSD).

244 O LDMC é razão entre a massa seca pela massa fresca da folha (expresso em
245 mg.g^{-1}) e representa uma medida aproximada da densidade dos tecidos foliares. É
246 negativamente relacionado com o crescimento relativo, pois plantas com alto LDMC
247 apresentam maior investimento em tecidos estruturais e menor investimento em tecidos
248 fotossintéticos. Também é positivamente relacionado com a longevidade foliar e
249 resistência a danos físicos (ventos, herbivoria). Folhas com alto LDMC são duras,
250 recalcitrantes, apresentam baixa concentração de nutrientes e consequente baixa taxa
251 fotossintética e, portanto, representam um dos extremos do espectro global de variação
252 (Grime 1977; Garnier *et al.* 2004) que reflete na decomposição (Santiago 2007). O
253 LDMC é uma característica utilizada em diversos estudos pela sua forte relação
254 negativa com o processo de decomposição (Garnier *et al.* 2004; Kazakou *et al.* 2006;
255 Scherer-Lorenzen *et al.* 2007; Fortunel *et al.* 2009; Veen *et al.* 2015).

256 O SLA, que é a razão entre área da folha fresca pelo peso seco ($\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$), é
257 positivamente relacionado com a concentração de nutrientes e consequente alta
258 respiração e taxa fotossintética. Folhas com alto SLA são finas, lábeis e apresentam
259 baixa longevidade, baixo investimento em órgãos estruturais e compostos secundários,
260 portanto representa outro extremo do balanço entre investimento estrutural e
261 longevidade (Wilson *et al.* 1999; Grime 1977), determinantes nos efeitos das plantas no
262 processo de decomposição (Santiago 2007). O SLA representa outra fonte de variação
263 relacionada positivamente com o processo de decomposição (Cornelissen 1996;
264 Cornelissen *et al.* 1999; Garnier *et al.* 2004; Santiago 2007; Veen *et al.* 2015).

265 O SSD é a razão entre massa seca e o volume fresco de uma seção de um ramo
266 ($\text{mg}\cdot\text{mm}^{-3}$) e é altamente correlacionado com densidade da madeira (Swenson & Enquist
267 2008). Representa o balanço entre alto crescimento relativo e baixa longevidade (baixo
268 SSD) e baixo crescimento relativo e alta longevidade devido à resistência a patógenos e
269 danos físicos (Chave *et al.* 2009). SSD representa a biomassa investida por unidade de
270 volume de madeira. Alta densidade está ligada a maior quantidade de células de menor
271 tamanho e pouco espaço intercelular, tornando mais resistente à quebra e ataque de
272 patógenos e, portanto, alterando a dinâmica da decomposição (Weedon *et al.* 2008;
273 Chave *et al.* 2009).

274 ***Índices de diversidade***

275 Os efeitos dos atributos funcionais da vegetação nos processos ecossistêmicos
276 são dependentes da proporção da biomassa que representa a quantidade de energia e
277 recursos assimilados pelas plantas (Grime 1998). Portanto, cada um dos atributos
278 funcionais medidos individualmente (LDMC, SLA e SSD) foi ponderado pela área
279 basal das espécies em cada UA para obtenção da média ponderada da comunidade
280 (*community weighted mean*; CWM; Lavorel *et al.* 2008). Embora índices como CWM
281 sejam alterados pela grande variação da biomassa entre indivíduos, os efeitos das
282 características utilizadas são proporcionais a sua biomassa na comunidade (Lavorel *et*
283 *al.* 2008).

284 Considerando que a multidimensionalidade da diversidade não pode ser
285 representada por um único índice, além do CWM utilizamos também a riqueza de
286 espécies (S) e três índices de diversidade funcional, de forma a representar as diferentes
287 possibilidades de distribuição das características no espaço funcional (Mason *et al.*
288 2005; Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010). A equitabilidade funcional
289 (FEve) descreve a simetria na distribuição da abundância num espaço funcional; a

290 divergência funcional (FDiv) representa como a abundância ou biomassa das espécies
291 está distribuída nos eixos funcionais ou volume funcional (Villéger et al. 2008) e o
292 índice de Rao (RaoQ; Botta-Dukát 2005) representa a diversidade funcional através da
293 dissimilaridade entre as espécies. Todos os índices foram ponderados pela área basal a
294 fim de balancear o efeito das características funcionais no processo avaliado (Lavorel *et*
295 *al.* 2008). Os índices foram obtidos utilizando o pacote "FD" no R 3.2.0 (R
296 Development Core Team 2015) através da função "dbFD". Em todos os casos os valores
297 dos atributos funcionais foram padronizados (média 0, variância 1) para retirar o
298 possível efeito das diferentes unidades no cálculo dos índices (Villéger *et al.* 2008).

299 ***Ensaio de decomposição***

300 Para testar o efeito indireto dos diferentes componentes da diversidade somados
301 ao do gradiente ambiental no processo de decomposição de serapilheira foi realizado um
302 ensaio utilizando-se sacos de decomposição (*litterbags*) preenchidos com substrato
303 padrão (Swift *et al.* 1979). O substrato padrão era composto por folhas de *Alchornea*
304 *triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg., uma espécie com ocorrência natural na região e que
305 mostrou rápida resposta em ensaios de decomposição previamente realizados na área
306 (Giebelman 2010). Folhas maduras foram coletadas diretamente das árvores na região
307 de estudo (Agosto de 2014) e secas ao ar por uma semana. Amostras de folhas foram
308 coletadas para determinação do peso seco (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013) e utilizadas
309 nos *litterbags* (25 x 20 cm; abertura de malha de 2mm) que foram preenchidos com 10g
310 de substrato padrão. Em cada uma das 50 UAs foram distribuídos sistematicamente 15
311 *litterbags* (total 750 *litterbags*) em setembro de 2014. A cada intervalo de tempo (45,
312 90, 140, 190 e 230 dias), três *litterbags* eram retirados de cada UA (total 150 *litterbags*
313 por período), secos em estufa a 60° por, no mínimo, 72 horas, triados (para remoção de

314 pequenas raízes e partículas de solo) e pesados, conforme proposto por Pérez-
315 Harguindeguy *et al.* (2013).

316 A taxa de decomposição de serapilheira foi calculada através do modelo
317 exponencial de Olson (1963): $k = -\ln(M_t - M_0)/t$; onde k = taxa de decomposição (ao
318 ano), M_0 = massa da amostra no tempo 0 (massa seca inicial), M_t = massa da amostra no
319 tempo t (massa seca remanescente) e t = tempo de incubação (anos). Portanto as taxas
320 de decomposição calculadas para as cinco fases são aninhadas a partir do princípio da
321 dinâmica, ou seja, a primeira fase (0-45 dias) está aninhada na segunda (0-90) e assim
322 sucessivamente para as cinco fases, contemplando detalhadamente a maior parte da
323 dinâmica da decomposição.

324 ***Análise de dados***

325 *Modelos lineares múltiplos*

326 Modelos lineares múltiplos (Zuur *et al.* 2009) foram utilizados para se testar os
327 efeitos da diversidade taxonômica, diversidade e composição funcionais (representados
328 por vários índices) sobre a dinâmica da decomposição de serapilheira. Este
329 procedimento foi feito para que fosse possível comparar os resultados com outros
330 estudos com objetivos similares, uma vez que a forma de analisar pode ser muito
331 distinta. Para cada um dos cinco intervalos de coleta e para a média entre estes
332 intervalos foi testado o modelo inicial composto pelas variáveis predictoras riqueza de
333 espécies (S), índices de diversidade (CWM_{sla} , CWM_{dmc} , CWM_{ssd} , RaoQ, FEve, FDiv) e
334 índices de declividade do terreno e abertura de dossel. Como variável resposta foi
335 utilizada a taxa de decomposição (k) média de cada UA.

336 *Modelos de equações estruturais*

337 Complementarmente aos modelos lineares múltiplos, foi também utilizada a
338 abordagem dos modelos de equações estruturais (*structural equation modelling*, SEM).
339 Os SEM's foram utilizados para avaliar o efeito das variáveis ou possíveis covariáveis
340 para a observação separada dos efeitos diretos e indiretos ou efeitos únicos e
341 compartilhados entre as variáveis de interesse (Graham 2003). O SEM não busca por
342 relações entre variáveis predictoras e resposta, mas sim testa relações hipotéticas entre as
343 variáveis, permitindo desenvolver modelos de regressão múltipla precisos e elucidativos
344 quando ocorre colinearidade entre as variáveis predictoras (Graham 2003). Porém, a
345 precisão do SEM é dependente da correta inferência na construção do modelo. Para
346 tanto, ligações causais entre as variáveis são especificadas, coeficientes de regressão são
347 parametrizados simultaneamente e o ajuste geral do modelo é comparado com o modelo
348 nulo composto por todas as interações possíveis (Graham 2003).

349 Para a concepção dos modelos de equações estruturais, considerou-se que a
350 diversidade taxonômica pode ter efeitos em toda a dinâmica da decomposição
351 (Cardinale *et al.* 2012; Tilman *et al.* 2014) independentes ou devido a sua correlação
352 com os índices de diversidade funcional avaliados (Villéger *et al.* 2008; Laliberté &
353 Legendre 2010). Por outro lado, o RaoQ pode afetar os índices CWM's pois ambos são
354 calculados a partir das mesmas características funcionais. Foi testada a relação entre as
355 cinco fases da dinâmica da decomposição frente aos índices que representam os
356 diferentes componentes da diversidade (Fig. 1). Além disso, foram testadas todas as
357 covariáveis possíveis entre os índices de diversidade e as variáveis ambientais, afim de
358 elucidar o potencial efeito compartilhado entre as diversas variáveis avaliadas. O SEM
359 permite o teste simultâneo de quanto do efeito da diversidade funcional é responsável
360 pelos efeitos da diversidade taxonômica, e qual é o efeito da diversidade taxonômica e

361 funcional nos outros componentes da diversidade funcional. Além disso, permite
362 compreender qual a magnitude do efeito dos índices relacionados ao efeito de massa
363 (*sensu* Grime 1998; CWM's) e dos índices relacionados ao nicho (FDiv, FEve, RaoQ;
364 Tilman *et al.* 2014).

365 O SEM foi calculado através do pacote "Lavaan" na plataforma R 3.2.0 (R
366 Development Core Team 2015, Rosseel 2012) e plotado através da plataforma Onix
367 (von Oertzen *et al.* 2015). Os dados foram padronizados (média=0, variância=1) através
368 da função "std.ov". Devido ao desvio da distribuição normal de algumas variáveis, foi
369 utilizada a correção de Satorra-Bentler (funções [se="robust"],[test="Satorra.Bentler"])
370 inseridas na função "SEM" (Rosseel 2012). Este método reescala o valor da máxima
371 verossimilhança baseado em teste de qui-quadrado por um valor que reflete o grau de
372 achatamento na distribuição dos dados.

373 *Modelos de equações estruturais espacialmente explícitos*

374 O SEM acima descrito apresenta variáveis que podem apresentar dependência
375 espacial, ou seja, os diversos índices de diversidade e os gradientes ambientais
376 potencialmente variam em escalas distintas. Como os resultados do SEM podem estar
377 ligados à escala da variação de cada uma destas variáveis (Legendre 1993; Lamb *et al.*
378 2014), nós utilizamos um método para SEM's espacialmente explícitos (SEM-ES) que
379 pudesse avaliar esta dependência espacial. Este modelo é baseado na análise de uma
380 série de matrizes de variância-covariância espacialmente explícitas, criadas a partir de
381 uma gama de distâncias latentes (Lamb *et al.* 2014). Basicamente o mesmo modelo
382 inicial é novamente ajustado a partir de subgrupos selecionados por distâncias de corte
383 distintas, representando diferentes escalas de variação. O SE-SEM foi calculado através
384 do pacote "se-sem" na plataforma R 3.2.0 (R Development Core Team 2015, Lamb *et*
385 *al.* 2014) Os divisões ou compartimentos de distância foram limitados a 90% da

386 distância mínima e máxima entre as unidades amostrais (Lamb *et al.* 2014). Foram
387 utilizadas dez escalas de distância, coincidindo com a escala de variação no desenho
388 amostral, o que permite mostrar a variação na proporção do efeito de cada variável
389 nestas diferentes escalas (Lamb *et al.* 2014).

390 **Resultados**

391 *Diversidade, riqueza e gradiente ambiental:*

392 No total foram amostrados 1725 indivíduos arbustivo-arbóreos, correspondendo
393 a 143 morfoespécies pertencentes a 41 famílias (Anexo 1). As famílias que mais
394 contribuíram com a riqueza de espécies foram Myrtaceae (32), Rubiaceae (16),
395 Lauraceae (9) e Fabaceae (9). As espécies com maior área basal foram *Sloanea*
396 *guianensis*, (Aubl.) Benth., *Tibouchina pulchra* (Cham.) Cogn., *Astrocaryum*
397 *aculeatissimum* (Schott) Burret e *Vochysia bifalcata* Warm. (Anexo 1).

398 As UA's apresentaram riqueza (S) média (\pm DP) de 16,03 (\pm 5,17), com mínimo
399 de 8 e máximo de 33 espécies (Anexo 2, Fig. S1, Tab. S1). Houve pouca variação dos
400 valores em torno da média para a diversidade de Rao (RaoQ, $0,06 \pm 0,03$),
401 equitabilidade funcional (FEve, $0,51 \pm 0,11$), divergência funcional (FDiv, $0,88 \pm 0,08$,
402 Fig. S2), médias ponderadas da comunidade do conteúdo de matéria seca foliar
403 (CWM_{ldmc} , $317,19 \pm 63,13 \text{mg.g}^{-1}$), da área específica foliar (CWM_{sla} , $220,37 \pm 46,36$
404 $\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$) e densidade específica do caule (CWM_{ssd} , $0,376 \pm 0,075 \text{mg.mm}^{-3}$, Fig. S3),
405 demonstrando homogeneidade das amostras. O gradiente ambiental foi caracterizado
406 por variação nos valores médios do índice de declividade ($17,56 \pm 6,63$) e índice de
407 cobertura de dossel ($4,81 \pm 1,16$; Anexo 2, Fig. S1).

408 *Taxas de decomposição:*

409 As taxas de decomposição de serapilheira (k) variaram entre as UAs ($CV > 40\%$;
 410 Anexo 2, Fig. S4, Tab. S1) e as médias ($\pm DP$) foram maiores na primeira fase do
 411 experimento ($F1 = 6,04 \pm 2,46 \text{ ano}^{-1}$), com uma acentuada queda na segunda fase ($F2 =$
 412 $3,91 \pm 1,45 \text{ ano}^{-1}$) e uma menor variação nas três fases seguintes ($F3 = 3,12 \pm 1,22 \text{ ano}^{-1}$;
 413 $F4 = 2,52 \pm 1,03 \text{ ano}^{-1}$; $F5 = 2,15 \pm 0,85 \text{ ano}^{-1}$; Anexo 2, Fig. S4).

414 *Modelos lineares múltiplos:*

415 Do total de nove variáveis preditoras, S , $RaoQ$ e CWM_{Idmc} apresentaram efeito
 416 indireto em, pelo menos, uma das fases do processo de decomposição de serapilheira
 417 ($R^2 = 0,22$ a $0,08$; Anexo 3). Os outros índices de diversidade ($FDiv$, $FEve$, CWM_{sla} e
 418 CWM_{ssd}) e as variáveis ambientais (I_{dec} e I_{cob}) não apresentaram efeito em nenhuma das
 419 fases (Anexo 3).

420 *Modelos de equações estruturais (SEM):*

421 Os parâmetros parciais padronizados das regressões do SEM apresentaram o
 422 mesmo padrão encontrado nos modelos lineares múltiplos para a primeira fase do
 423 processo de decomposição, em relação a S ($r^2 = 0,33$, $p = 0,01$), $RaoQ$ ($r^2 = -0,31$, $p =$
 424 $0,03$) e CWM_{Idmc} ($r^2 = -0,38$, $p = 0,01$) e, na segunda fase, em relação a S ($r^2 = 0,30$, p
 425 $= 0,02$), $RaoQ$ ($r^2 = -0,37$, $p < 0,01$) e CWM_{Idmc} ($r^2 = -0,34$, $p = 0,03$) (Figura 2). É
 426 possível observar que parte do efeito do CWM_{Idmc} ocorre via $RaoQ$ ($r^2 = -0,47$, $p < 0,01$)
 427 e parte do efeito é compartilhado entre riqueza de espécies e $RaoQ$ ($r^2 = -0,31$, $p =$
 428 $0,02$). Além disso, ocorreu o aumento na proporção da variação explicada pelo SEM
 429 (em relação às regressões múltiplas) pelos efeitos indiretos tanto para primeira fase (R^2
 430 $= 0,31$) quanto para a segunda fase ($R^2 = 0,33$; Figura 1). Na terceira fase apenas a S
 431 apresentou efeito ($r^2 = 0,33$; $p < 0,01$) e na quarta e quinta fases, S ($r^2 = 0,32$, $p = 0,04$;
 432 $r^2 = 0,29$, $p = 0,04$) e $RaoQ$ ($r^2 = -0,29$, $p = 0,02$; $r^2 = -0,30$, $p = 0,02$), respectivamente

433 (Figura 2). Nestas fases os modelos apresentaram um aumento da proporção total da
434 variação explicada em relação às regressões múltiplas ($R^2 = 0,29$; $R^2 = 0,23$; $R^2 = 0,23$;
435 nas 3^a, 4^a e 5^a fases respectivamente). Os efeitos positivos das variáveis S ($r^2 = 0,32$, $p =$
436 $0,01$) e negativos de RaoQ ($r^2 = -0,33$, $p = 0,02$) e CWM_{ldmc} ($r^2 = 0,32$, $p = 0,05$) são
437 confirmados pelo modelo composto pela média dos valores de k entre todas as fases
438 (Total na Figura 2, $R^2 = 0,30$).

439 *Modelos de equações estruturais espacialmente explícitos (SE-SEM)*

440 Os parâmetros parciais não-padronizados das regressões do modelo que inclui a
441 média das fases de decomposição como variável resposta, em diferentes divisões de
442 distância do SE-SEM apresentaram uma tendência geral de aumento de efeito nas
443 maiores escalas, tanto positivamente (como pela riqueza de espécies e entropia de Rao;
444 Figura 3), quanto negativamente (como pelo CWM_{LDMC} ; Figura 3). Esta mesma
445 tendência é observada nos cinco modelos testados para as cinco fases da decomposição
446 separadas (Anexo 4). Já em menores escalas a maioria dos parâmetros dos componentes
447 do modelo não foi significativo, ou seja, reforçando o padrão de geral de maiores efeitos
448 nas maiores escalas utilizadas no nosso desenho amostral. Os valores de ajuste dos
449 modelos de equações estruturais espacialmente explícitos RMSEA* (*Root Mean Square*
450 *Error of Approximation*) não variaram através das diferentes divisões de distância
451 ($RMSEA < 0,05$, Anexo 2, Fig. S5), indicando que apesar da variação na importância
452 das variáveis através do gradiente espacial o ajuste do modelo completo proposto foi
453 satisfatório através das variações de escala (Grace *et al.* 2010)

454 **Discussão**

455 O estudo mostrou que existe efeito indireto da diversidade vegetal no processo
456 de decomposição de serapilheira na Floresta Atlântica e que este efeito ocorre tanto via

457 diversidade taxonômica quanto via diversidade e composição funcionais. Esta é, pelo
458 nosso conhecimento, a primeira demonstração a partir de experimentação *in situ* dos
459 efeitos indiretos da diversidade vegetal no processo de decomposição de serapilheira em
460 florestas tropicais. Mostramos que o efeito indireto é espacialmente estruturado, a
461 principal fonte de variação das variáveis e dos mecanismos ecológicos associados
462 ocorrem nas maiores escalas do nosso estudo (~5km). Como previsto, demonstramos
463 que o efeito indireto é mais pronunciado no início do processo de decomposição e
464 ocorre um balanço parcial entre a importância da influência dos diferentes componentes
465 da diversidade e dos mecanismos ecológicos associados (i.e. complementaridade de
466 nicho, efeito seleção e efeito de massa) e a importância das características ambientais,
467 possivelmente incluindo características não mensuradas, como composição química do
468 solo. Estes resultados corroboram ideias anteriores que sugerem que variação em
469 pequena escala do componente biótico é importante para o funcionamento
470 ecossistêmico em sistemas naturais (Vivanco & Austin 2008).

471 Estudos que testaram o efeito indireto da diversidade na decomposição de
472 serapilheira apresentaram resultados variados. Por exemplo, em experimentos realizados
473 com substrato padrão em campos artificiais com baixa riqueza de espécies foram
474 encontrados efeitos indiretos da diversidade funcional (Moulliot *et al.* 2011;
475 Scherer-Lorenzen 2008) e ausência dos efeitos da diversidade taxonômica (Hector *et*
476 *al.* 2000; Knops *et al.* 2001) no processo de decomposição. Em floresta temperada, foi
477 encontrado efeito indireto através da diversidade taxonômica e composição química da
478 serapilheira (Hobbie *et al.* 2006, Vivanco & Austin 2008). Em nosso estudo em floresta
479 tropical megadiversa, o efeito ocorreu através da diversidade taxonômica a qual é muito
480 superior aos estudos anteriormente relatados (143 espécies *versus* o máximo de 16
481 espécies). O efeito indireto também ocorreu através de alguns índices da composição

482 (CWM_{LDMC}) e de diversidade funcional (RaoQ). Portanto, futuros estudos que testam os
483 efeitos indiretos da diversidade sobre a decomposição, precisam considerar os distintos
484 componentes da diversidade através dos índices que melhor os descrevem, além da
485 dependência espacial dos mesmos. Afim de desvendar quais destes índices,
486 componentes e mecanismos associados são relacionados ao processo avaliado no
487 contexto específico do local.

488 Os mecanismos exatos através dos quais a diversidade taxonômica afeta o
489 processo de decomposição são complexos e difíceis de demonstrar (Loreau & Hector
490 2001; Dias *et al.* 2013). Porém, a partir de nossos resultados, é possível sugerir alguns
491 dos mecanismos. Por exemplo, pode-se esperar que quanto maior a diversidade
492 taxonômica maior será o efeito de seleção e o efeito de complementaridade de nicho,
493 visto que o espaço ou volume de nicho tendem a ser maiores que em sistemas de baixa
494 diversidade (Tilman 1999). O sistema tropical estudado apresenta riqueza de espécies
495 muito maior do que em sistemas não tropicais, onde os efeitos indiretos da diversidade
496 taxonômica foram estudados, mas não demonstrados (Hector *et al.* 2000; Knops *et al.*
497 2001; Moulliot *et al.* 2011). Embora parte deste efeito indireto encontrado seja causado
498 pela covariação entre diversidade taxonômica e diversidade funcional (Figura 2), o
499 efeito da diversidade taxonômica se mantém também de forma independente. Portanto,
500 é possível sugerir que em sistemas megadiversos os efeitos de seleção e
501 complementariedade de nicho possam ser os mecanismos mais importantes na relação
502 da diversidade com os processos ecossistêmicos, tais como a decomposição.

503 A variação dos fatores que determinam os efeitos indiretos da diversidade sobre
504 o processo de decomposição sugere que os mecanismos que explicam a relação
505 diversidade-decomposição não são estáticos no tempo. No início da decomposição
506 (fases F1 e F2), RaoQ e CWM_{LDMC} apresentaram relação com as taxas de

507 decomposição, sugerindo mecanismos relacionados à complementaridade de nicho e
508 efeito de massa (Figuras 1 e 2). Nas fases seguintes (F4 e F5), apenas RaoQ afetou a
509 taxa de decomposição, sugerindo mecanismo de complementaridade de nicho no final
510 do processo. Porém este efeito não foi observado através do efeito de massa (CWM's;
511 Grime 1998; Garnier *et al.* 2004; Lavorel *et al.* 2008), indicando que este mecanismo
512 atua principalmente no início da dinâmica de decomposição. Portanto diferentes
513 mecanismos atuam simultaneamente e em diferentes proporções na determinação dos
514 efeitos indiretos da diversidade ao longo da dinâmica de decomposição.

515 Independente do mecanismo através do qual ocorrem os efeitos indiretos
516 encontrados, tanto complementaridade quanto efeito de massa resultam da relação entre
517 a variação na comunidade vegetal e a atividade da comunidade de decompositores na
518 serapilheira (Eisenhauer *et al.* 2012). A diversidade taxonômica e a diversidade
519 funcional possivelmente afetaram a comunidade de decompositores durante toda a
520 dinâmica da decomposição, apesar das mudanças esperadas nas proporções e tipos de
521 guildas de decompositores preponderantes nas diversas fases (Hättenschwiler & Gasser
522 2005; Eisenhauer *et al.* 2012). Existem evidências de que a diversidade de
523 decompositores aumenta em resposta à diversidade de plantas (Eisenhauer *et al.* 2012).
524 Uma maior diversidade da comunidade de decompositores pode acelerar a dinâmica do
525 processo de decomposição via efeitos dependentes de densidade da diversidade (ver:
526 Gessner *et al.* 2010, Tilman 1999) ou facilitação (Eisenhauer *et al.* 2012), o que pode
527 explicar nossos resultados dos efeitos positivos da diversidade taxonômica na
528 decomposição.

529 Dentre os atributos funcionais avaliados, apenas LDMC mostrou efeito negativo
530 indireto no processo de decomposição, através do mecanismo de efeito de massa
531 (CWM_{ldmc}), nas duas primeiras fases da dinâmica de decomposição. A transferência de

532 nutrientes é um dos processos pelo qual ocorre o efeito da diversidade na decomposição
533 da serapilheira (Hättenschwiler *et al.* 2005; Cuchiatti *et al.* 2014). Esta transferência
534 pode ocorrer via lixiviação ou através da comunidade de decompositores, e atenua a
535 limitação de nutrientes (para os decompositores) causada por serapilheira de baixa
536 qualidade nutricional (Freschet *et al.* 2012). Efeitos diretos da diversidade foram
537 encontrados apenas em misturas de espécies recalcitrantes, mas não em espécies
538 nutricionalmente ricas (Hättenschwiler & Gasser 2005). Portanto pode-se inferir que o
539 efeito indireto negativo do LDMC (representando maior recalcitrância) no início da
540 dinâmica de decomposição é limitado no decorrer do tempo pela transferência de
541 nutrientes com o restante dos componentes da serapilheira que apresentam menor
542 recalcitrância (Gartner & Cardon 2004; Hättenschwiler & Gasser 2005; Freschet *et al.*
543 2012; Cuchiatti *et al.* 2014). Como a fase inicial do processo é mais relacionada à
544 dinâmica de nutrientes e à composição estrutural da serapilheira (Swift *et al.* 1979,
545 Cornelissen *et al.* 1999), é possível prever que o efeito do LDMC via transferência de
546 nutrientes seja maior nesta fase da dinâmica de decomposição.

547 Embora o SEM seja um método confirmatório que testa relações hipotéticas, ele
548 não identifica relações de causa e efeito (Rosseel 2012). Portanto, é possível que fatores
549 externos não detectáveis pelo desenho amostral ou que não tenham sido medidos
550 (devido a limitações logísticas), e que covariem com a diversidade e decomposição,
551 estejam também atuando no processo. Além disso, importante ressaltar que apesar dos
552 atributos funcionais escolhidos para este estudo (LDMC, SLA e SSD), em geral,
553 representarem a maior parte dos fatores atuantes na decomposição (Kazakou *et al.* 2006;
554 Fortunel *et al.* 2009; Freschet *et al.* 2011), existe ainda a possibilidade de efeitos
555 causados por fatores não medidos. Por exemplo, possíveis efeitos da concentração de
556 compostos de carbono (taninos, lignina) e fósforo foliar (Hättenschwiler *et al.* 2005;

557 Hättenschwiler *et al.* 2011) no material em decomposição, além da variação das
558 características químicas e físicas do solo (Swift *et al.* 1979).

559 Neste estudo mostramos que existe efeito indireto dos diferentes componentes
560 da diversidade da comunidade vegetal sobre a decomposição e que a importância
561 relativa destes componentes varia no decorrer do tempo e espaço, sugerindo um balanço
562 parcial entre a diversidade e ambiente na dinâmica da decomposição de serapilheira em
563 floresta tropical. Portanto, este estudo contribuiu para a compreensão dos controles
564 existentes no processo de decomposição (diversidade taxonômica, diversidade funcional
565 e composição funcional), além daqueles sugeridos pelos modelos teóricos clássicos (i.e.
566 clima, composição da serapilheira e dos decompositores; Swift *et al.* 1979;
567 Hättenschwiler *et al.* 2005), sobre o funcionamento de ecossistemas tropicais.

568

569 **Agradecimentos**

570 A C.A. Dalmaso, T.S. Malucelli, D.A. Moraes, G.M. De La Torre e M.L. Malanotte
571 pelo auxílio em campo e laboratório. À Sociedade de Proteção à Vida Selvagem e
572 Educação Ambiental (SPVS), pela permissão para o trabalho na Reserva Natural Rio
573 Cachoeira. Ao Ministério de Ciência, Tecnologia e Inovação (MCTI) e ao Conselho
574 Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; Processo
575 457464/2012-7) pelo financiamento do projeto de pesquisa no âmbito do Programa de
576 Pesquisa em Biodiversidade. R.A.C.O. recebeu bolsa da Coordenação de
577 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

578 **Referências**

579 Berg, B. (2014) Decomposition patterns for foliar litter—a theory for influencing
580 factors. *Soil Biology and Biochemistry*, 78, 222-232.

- 581 Borgo, M., Tiepolo, G., Reginato, M., Kuniyoshi, Y. S., Galvão, F., Capretz, R. L., &
582 Zwiener, V. P. (2011) Espécies arbóreas de um trecho de Floresta Atlântica do
583 município de Antonina, Paraná, Brasil. *Floresta*, 41, 819-832.
- 584 Botta-Dukát, Z. (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity
585 based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16, 533–540.
- 586 Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P. *et al.*
587 (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59-67.
- 588 Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M.,
589 Reynolds, H. L. *et al.* (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-
590 242.
- 591 Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009).
592 Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.
- 593 Cornelissen, J. H. C. (1996). An experimental comparison of leaf decomposition rates in
594 a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, 573-582.
- 595 Cornelissen, J. H., Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Grime, J. P., Marzano, B., Cabido,
596 M., *et al.* (1999). Leaf structure and defence control litter decomposition rate across
597 species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*, 143(1),
598 191-200.
- 599 Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T.,
600 Godoy, O., *et al.* (2008). Plant species traits are the predominant control on litter
601 decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters*, 11(10), 1065-1071.

- 602 Cuchietti, A., Marcotti, E., Gurvich, D. E., Cingolani, A. M., & Harguindeguy, N. P.
603 (2014). Leaf litter mixtures and neighbour effects: Low-nitrogen and high-lignin species
604 increase decomposition rate of high-nitrogen and low-lignin neighbours. *Applied Soil*
605 *Ecology*, 82, 44-51.
- 606 de Bello, F., Carmona, C. P., Mason, N. W., Sebastià, M. T., & Lepš, J. (2013). Which
607 trait dissimilarity for functional diversity: trait means or trait overlap? *Journal of*
608 *Vegetation Science*, 24(5), 807-819.
- 609 de Bello, F., Lavorel, S., Albert, C. H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J., *et al.*
610 (2011). Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional
611 diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(2), 163-174.
- 612 Dias, A. T., Berg, M. P., Bello, F., Oosten, A. R., Bíla, K., & Moretti, M. (2013). An
613 experimental framework to identify community functional components driving
614 ecosystem processes and services delivery. *Journal of Ecology*, 101(1), 29-37.
- 615 Eisenhauer, N., Reich, P. B., & Isbell, F. (2012). Decomposer diversity and identity
616 influence plant diversity effects on ecosystem functioning. *Ecology*, 93(10), 2227-2240.
- 617 Ferretti, A. R., & De Britez, R. M. (2006). Ecological restoration, carbon sequestration
618 and biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and
619 Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern
620 Brazil. *Journal for Nature Conservation*, 14(3), 249-259.
- 621 Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., *et al.*
622 (2009). Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter
623 decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90(3), 598-611.

- 624 Freschet, G. T., Aerts, R., & Cornelissen, J. H. (2011). A plant economics spectrum of
625 litter decomposability. *Functional Ecology*, 26(1), 56-65.
- 626 Freschet, G. T., Aerts, R., & Cornelissen, J. H. (2012). Multiple mechanisms for trait
627 effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new
628 hypothesis. *Journal of Ecology*, 100(3), 619-630.
- 629 Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., *et al.*
630 (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary
631 succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.
- 632 Gartner, T. B., & Cardon, Z. G. (2004). Decomposition dynamics in mixed species leaf
633 litter. *Oikos*, 104(2), 230-246.
- 634 Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H.,
635 & Hättenschwiler, S. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in ecology &*
636 *evolution*, 25(6), 372-380.
- 637 Gießelmann, U. C., Martins, K. G., Brändle, M., Schädler, M., Marques, R., & Brandl,
638 R. (2010). Diversity and ecosystem functioning: Litter decomposition dynamics in the
639 Atlantic Rainforest. *Applied Soil Ecology*, 46(2), 283-290.
- 640 Grace, J. B., Anderson, T. M., Olf, H., & Scheiner, S. M. (2010). On the specification
641 of structural equation models for ecological systems. *Ecological Monographs*, 80(1),
642 67-87.
- 643 Graham, M. H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple
644 regression. *Ecology*, 84(11), 2809-2815.

- 645 Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants
646 and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 11,
647 1169-1194.
- 648 Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and
649 founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902–910
- 650 Hättenschwiler, S., & Gasser, P. (2005). Soil animals alter plant litter diversity effects
651 on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(5), 1519-
652 1524.
- 653 Hättenschwiler, S., Coq, S., Barantal, S., & Handa, I. T. (2011). Leaf traits and
654 decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and
655 towards a new hypothesis. *New Phytologist*, 189(4), 950-965.
- 656 Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., & Scheu, S. (2005). Biodiversity and litter
657 decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*
658 *Systematics*, 191-218.
- 659 Hector, A., Beale, A. J., Minns, A., Otway, S. J., & Lawton, J. H. (2000). Consequences
660 of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality
661 and microenvironment. *Oikos*, 90(2), 357-371.
- 662 Hobbie, S. E., Reich, P. B., Oleksyn, J., Ogdahl, M., Zytowskiak, R., Hale, C., &
663 Karolewski, P. (2006). Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics
664 in a common garden. *Ecology*, 87(9), 2288-2297.
- 665 Hooper, D. U., Bignell, D. E., Brown, V. K., Brussard, L., Dangerfield, J. M., Wall, D.
666 H., *et al.* (2000). Interactions between Aboveground and Belowground Biodiversity in

- 667 Terrestrial Ecosystems: Patterns, Mechanisms, and Feedbacks. *Bioscience*, 50(12),
668 1049-1061.
- 669 Hooper, D. U., Chapin Iii, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., *et al.*
670 (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current
671 knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3-35.
- 672 IBGE. 2012. *Manual técnico da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico,*
673 *inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções*
674 *botânicas, procedimentos para mapeamentos*. 2a ed. IBGE-Instituto Brasileiro de
675 Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, 2012, 275p.
- 676 Kauano, É. E., Torezan, J. M. D., Cardoso, F. C. G., & Marques, M. C. M. (2012).
677 Landscape structure in the northern coast of Paraná state, a hotspot for the Brazilian
678 Atlantic Forest conservation. *Revista Árvore*, 36(5), 961-970.
- 679 Kazakou, E., Vile, D., Shipley, B., Gallet, C., & Garnier, E. (2006). Co-variations in
680 litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean
681 old-field succession. *Functional Ecology*, 20(1), 21-30.
- 682 Knops, J. M., Wedin, D., & Tilman, D. (2001). Biodiversity and decomposition in
683 experimental grassland ecosystems. *Oecologia*, 126(3), 429-433.
- 684 Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring
685 functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305.
- 686 Lamb, E. G., Mengersen, K. L., Stewart, K. J., Attanayake, U., & Siciliano, S. D.
687 (2014). Spatially explicit structural equation modeling. *Ecology*, 95(9), 2434-2442.

- 688 Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N. S. G. Williams, D. Garden, J. Dorrough, S.
689 Berman, F. Quétier, A. Thébault, and A. Bonis. (2008). Assessing functional diversity
690 in the field—methodology matters! *Functional Ecology* 22:134–147.
- 691 Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?. *Ecology*, 74(6),
692 1659-16
- 693 Lemmon, P. E. (1956). A spherical densiometer for estimating forest overstory
694 density. *Forest Science*, 2(4), 314-320.
- 695 Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P., & Doležal, J. (2011). Community trait response to
696 environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability
697 effects. *Ecography*, 34(5), 856-863.
- 698 Loreau, M., & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in
699 biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842), 72-76.
- 700 Magnusson, W. E., Lima, A. P., Luizão, R., Luizão, F., Costa, F. R., Castilho, C. V. D.,
701 & Kinupp, V. F. (2005). RAPELD: a modification of the Gentry method for
702 biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5(2), 19-
703 24.
- 704 Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee, and J. B. Wilson. (2005). Functional
705 richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of
706 functional diversity. *Oikos* 111, 112–118.
- 707 Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being:*
708 *Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.

- 709 Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., & Mason, N. W. (2011). Functional
710 structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PloS*
711 *one*, 6(3), e17476.
- 712 Naeem, S., & Wright, J. P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem
713 functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology*
714 *letters*, 6(6), 567-579.
- 715 Olson, J. S. (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in
716 ecological systems. *Ecology*, 44(2), 322-331.
- 717 Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J. P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., &
718 Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil
719 measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 137-149.
- 720 Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry,
721 P., *et al.* (2013). New handbook for standardized measurement of plant functional traits
722 worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167-234.
- 723 Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking
724 forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.
- 725 Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., *et*
726 *al.* (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from
727 five neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908-1920.
- 728 Porazinska, D. L., Bardgett, R. D., Blaauw, M. B., Hunt, H. W., Parsons, A. N.,
729 Seastedt, T. R., & Wall, D. H. (2003). Relationships at the aboveground-belowground
730 interface: plants, soil biota, and soil processes. *Ecological Monographs*, 73(3), 377-395.

- 731 Powers, J. S., Montgomery, R. A., Adair, E. C., Brearley, F. Q., DeWalt, S. J.,
732 Castanho, C. T., *et al.* (2009). Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of
733 the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a
734 precipitation gradient. *Journal of Ecology*, 97(4), 801-811.
- 735 R Development Core Team (2015). *R: A language and environment for statistical*
736 *computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL
737 <http://www.R-project.org/>.
- 738 Ricotta, C., & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified
739 framework for functional ecology. *Oecologia*, 167(1), 181-188.
- 740 Rosado, B. H., Dias, A. T., & de Mattos, E. A. (2013). Going back to basics:
741 importance of ecophysiology when choosing functional traits for studying communities
742 and ecosystems. *Natureza & Conservação* 11, 1, 15-22.
- 743 Rosseel, Y. (2012). lavaan: An R package for structural equation modeling. *Journal of*
744 *Statistical Software*, 48(2), 1-36.
- 745 Santiago, L. S. (2007). Extending the leaf economics spectrum to decomposition:
746 evidence from a tropical forest. *Ecology*, 88(5), 1126-1131.
- 747 Scherer-Lorenzen, M. (2008). Functional diversity affects decomposition processes in
748 experimental grasslands. *Functional Ecology*, 22(3), 547-555.
- 749 Scherer-Lorenzen, M., Luis Bonilla, J., & Potvin, C. (2007). Tree species richness
750 affects litter production and decomposition rates in a tropical biodiversity
751 experiment. *Oikos*, 116(12), 2108-2124.

- 752 Schulze E. D. and Mooney H.A. (1993). *Biodiversity and ecosystem function*. 525 pp.
753 Ecological Studies 99. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- 754 Siefert, A., Fridley, J. D., & Ritchie, M. E. (2014). Community functional responses to
755 soil and climate at multiple spatial scales: when does intraspecific variation matter?.
756 *PloS one*, 9(10), e111189.
- 757 Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., ... & L
758 Dantas, V. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait
759 variation in plant communities. *Ecology letters*, 18(12), 1406-1419.
- 760 Song, X., Peng, C., Jiang, H., Zhu, Q., & Wang, W. (2013). Direct and indirect effects
761 of UV-B exposure on litter decomposition: a meta-analysis. *PloS one*, 8(6), e68858.
- 762 Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2008). The relationship between stem and branch
763 wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. *American*
764 *Journal of Botany*, 95(4), 516-519.
- 765 Swift, M. J., Heal, O. W., & Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial*
766 *ecosystems* (Vol. 5). University of California Press.
- 767 Swift, M. J., Izac, A. M., & van Noordwijk, M. (2004). Biodiversity and ecosystem
768 services in agricultural landscapes—are we asking the right questions?. *Agriculture,*
769 *Ecosystems & Environment*, 104(1), 113-134.
- 770 Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: A search
771 for general principles 101. *Ecology*, 80(5), 1455-1474.

- 772 Tilman, D. (2004). Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic
773 theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the*
774 *National Academy of Sciences*, 101(30), 10854-10861.
- 775 Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem
776 functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 471.
- 777 Veen, G. F., Sundqvist, M. K., & Wardle, D. A. (2015). Environmental factors and
778 traits that drive plant litter decomposition do not determine home-field advantage
779 effects. *Functional Ecology*, 29(7), 981-991.
- 780 Villéger, S., N. W. H. Mason, and D. Mouillot. (2008). New multidimensional
781 functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*
782 89, 2290–2301.
- 783 Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., ... &
784 Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community
785 ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27(4), 244-252.
- 786 Vivanco, L., & Austin, A. T. (2008). Tree species identity alters forest litter
787 decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia,
788 Argentina. *Journal of Ecology*, 96(4), 727-736.
- 789 Oertzen, T., Brandmaier, A. M., & Tsang, S. (2015). Structural equation modeling with
790 *onyx*. *Structural Equation Modeling: A Multidisciplinary Journal*, 22(1), 148-161.
- 791 Weedon, J. T., Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Zanne, A. E., Wirth, C., & Coomes,
792 D. A. (2009). Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait
793 variation among tree species? *Ecology Letters*, 12(1), 45-56.

- 794 Williamson, G. B., & Wiemann, M. C. (2010). Measuring wood specific
795 gravity correctly. *American Journal of Botany*, 97(3), 519-524.
- 796 Wilson, P. J., Thompson, K. E. N., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf
797 dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New phytologist*, 143(1),
798 155-162.
- 799 Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to
800 avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 3-14.
- 801 Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects*
802 *models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media

803 Legendas das figuras

804 Figura 1. Modelo conceitual apresentando as possibilidades de efeito indireto dos
805 componentes da diversidade no processo de decomposição de serapilheira. Efeitos dos
806 componentes da diversidade funcional, ocorrem via complementaridade de nicho e/ou
807 efeito de seleção. Efeito da composição funcional ocorre através do efeito de massa de
808 determinadas características funcionais. Efeito da diversidade taxonômica pode ocorrer
809 através dos três mecanismos. Efeitos do ambiente ocorrem através de alterações na
810 dinâmica hidrológica como lixiviação e evapotranspiração. A proporção de explicação
811 dos diferentes componentes da diversidade pode diminuir ao longo da dinâmica de
812 decomposição, no entanto as características ambientais apresentam maior importância
813 no decorrer da dinâmica. FD: componentes da diversidade funcional (i.e. entropia
814 quadrática de Rao, equitabilidade funcional e dispersão funcional); CWM: Atributos
815 funcionais ponderados pela área basal; S: riqueza de espécies; I_{dec} : índice de declividade
816 do terreno; I_{cd} : índice de cobertura de dossel.

817 Figura 2. Resultado do modelo de equações estruturais (SEM) ligando os índices de
818 diversidade (S: riqueza de espécies; RaoQ: entropia quadrática da Rao; CWM_{ldmc} :
819 LDMC ponderado pela área basal; CWM_{sla} : SLA ponderado pela área basal; CWM_{ssd} :
820 SSD ponderado pela área basal) às diferentes fases do processo de decomposição (F1;
821 F2; F3; F4; F5; Total). Valores próximos às setas unidirecionais representam os
822 coeficientes parciais de regressão padronizados e aqueles próximos às setas
823 bidirecionais representam covariação. Setas pretas representam relações positivas e
824 setas cinzas representam relações negativas. As porcentagens abaixo das fases de
825 decomposição representam a proporção de variância explicada pelo modelo. Apenas
826 coeficientes parciais de regressão padronizados significativos ao modelo são mostrados.
827 * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

828 Figura 3. Mudanças nos parâmetros não-padronizados das regressões através das
829 divisões de distância para as variáveis preditoras na média das cinco fases do ensaio de
830 decomposição. Os intervalos de confiança nos coeficientes representam \pm erro padrão,
831 os coeficientes são considerados não significativos quando as linhas de erro padrão
832 cruzam as linhas horizontais em zero. Valores significativos representados em preto e
833 não significativos representados em cinza. S: riqueza de espécies; FEve: equitabilidade
834 funcional; FDiv: divergência funcional; RaoQ: entropia quadrática da Rao; CWM_{ldmc} :
835 LDMC ponderado pela área basal; CWM_{sla} : SLA ponderado pela área basal; CWM_{ssd} :
836 SSD ponderado pela área basal), k médio das cinco fases de coleta (DECOM); I_{dec} :
837 índice de declividade do terreno; I_{cob} : índice de cobertura de dossel. Nos rótulos dos
838 painéis "A~B" indica que "A é previsto por B".

839

Figura 1

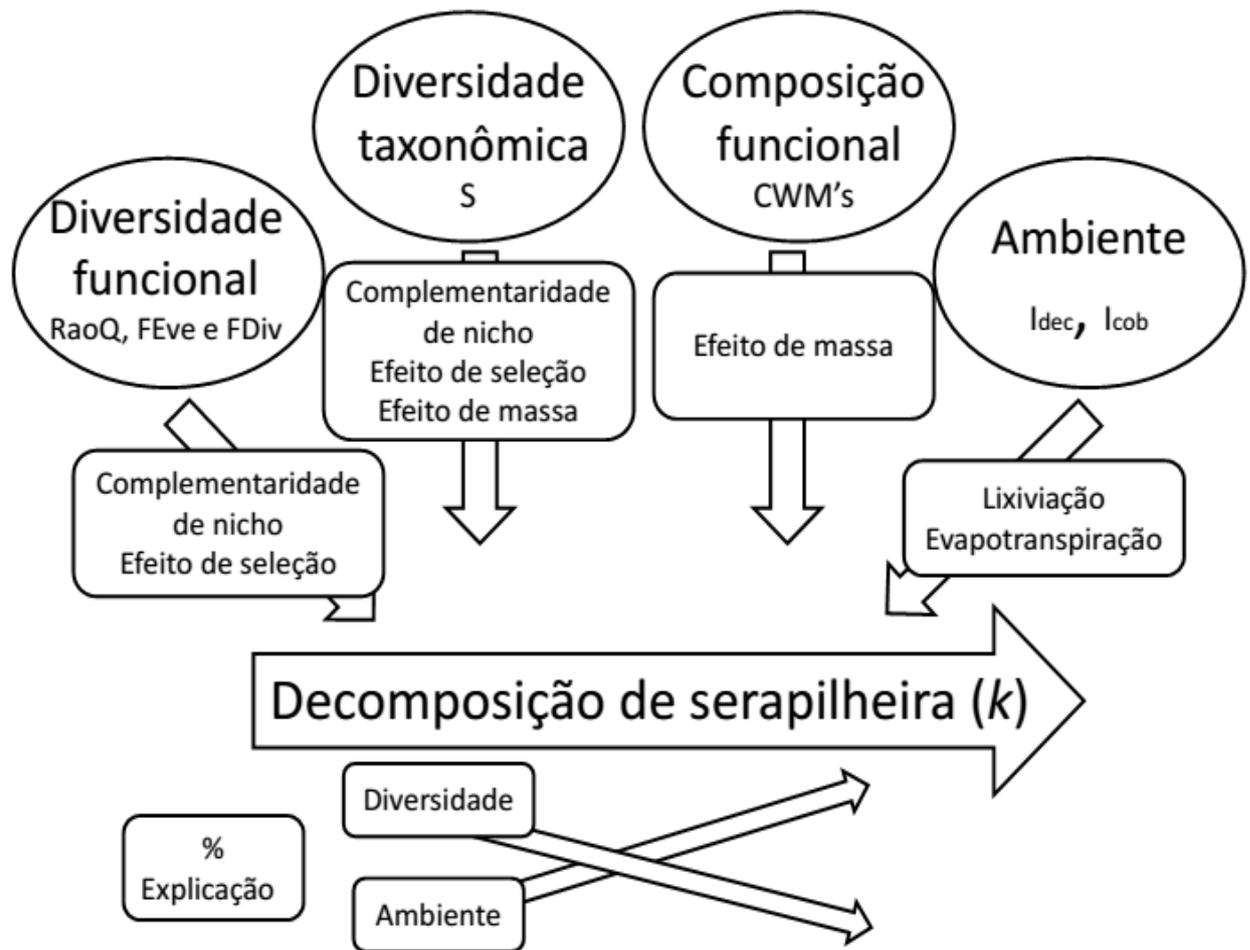


Figura 2

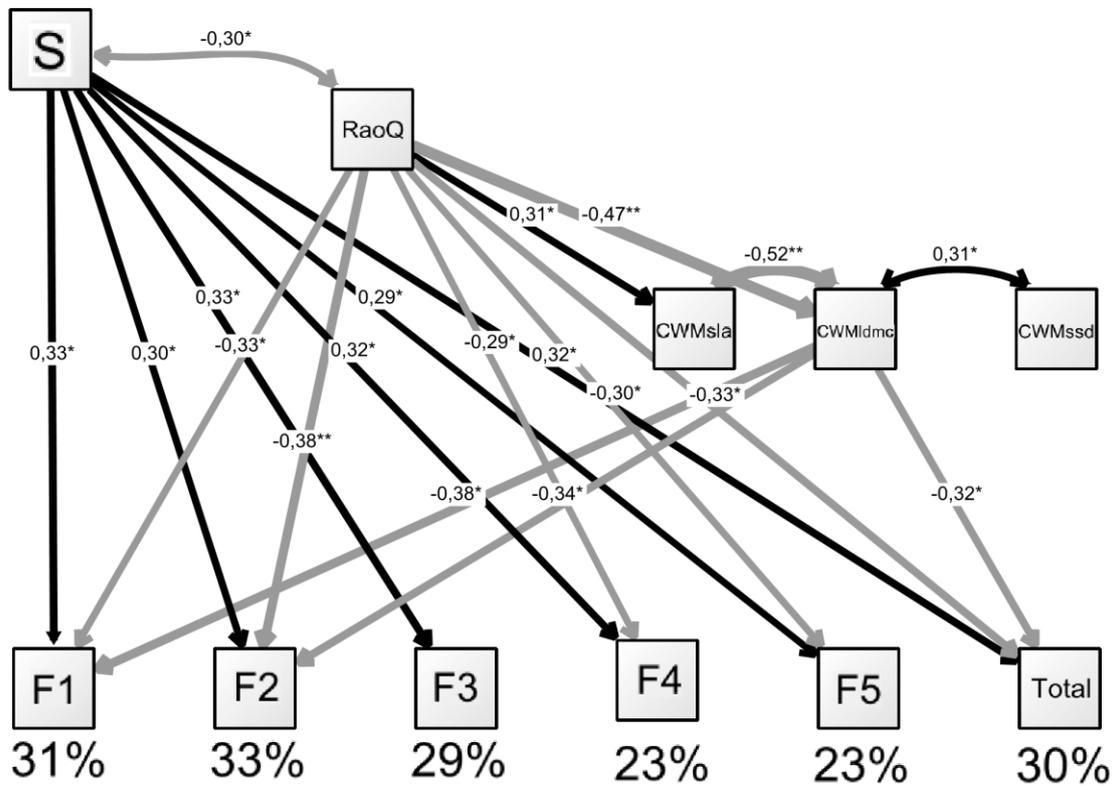
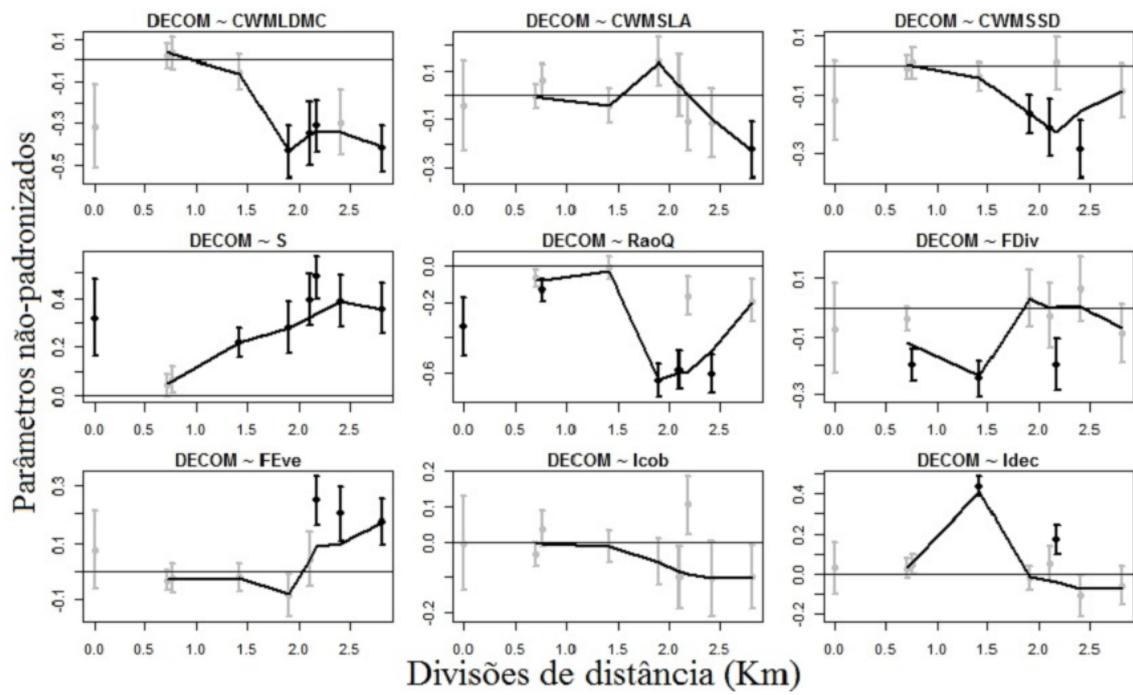


Figura 3



Anexo 1.

Tabela S1. Famílias e espécies de árvores e arbustos, com área basal relativa, coletados nas parcelas permanentes do Módulo Cachoeira, no sul do Brasil.

Família	Espécie	Área basal relativa (%)
Annonaceae	<i>Annona neosericea</i> H. Rainer	0,34
Annonaceae	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	0,01
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	7,93
Arecaceae	<i>Bactris setosa</i> Mart.	0,01
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	3,21
Arecaceae	<i>Geonoma elegans</i> Mart.	0,05
Arecaceae	<i>Geonoma gamiova</i> Barb. Rodr.	0,17
Asteraceae	<i>Piptocarpha</i> sp.	0,04
Bignoniaceae	<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	0,10
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	0,01
Burseraceae	<i>Protium kleinii</i> Cuatr.	2,57
Celastraceae	<i>Maytenus gonoclada</i> Mart.	0,01
Celastraceae	<i>Maytenus schumaniana</i> Loes.	0,06
Celastraceae	<i>Maytenus</i> sp.	0,05
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. exA.P. DC.	0,02
Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	0,57
Cyatheaceae	<i>Cyathea corcovadensis</i> (Raddi) Domin	0,22
Cyatheaceae	<i>Cyathea</i> sp. 1	0,20
Cyatheaceae	<i>Cyathea</i> sp. 2	0,33
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	28,05

Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum</i> sp.	0,01
Euphorbiaceae	<i>Actinostemon concolor</i> Müll. Arg.	0,03
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	0,47
Euphorbiaceae	<i>Aparisthium cordatum</i> (A. Juss.) Baill.	0,02
Euphorbiaceae	<i>Pausandra morisiana</i> (Casar.) Radlk.	0,81
Euphorbiaceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	0,11
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	4,23
Fabaceae	<i>Dahlstedtia pentaphylla</i> (Taub.) Burkart	0,07
Fabaceae	Fabaceae sp.	0,03
Fabaceae	<i>Inga edulis</i> Mart.	0,04
Fabaceae	<i>Inga marginata</i> Willd.	0,07
Fabaceae	<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth.	0,02
Fabaceae	<i>Machaerium</i> sp. 1	0,34
Fabaceae	<i>Machaerium</i> sp. 2	0,07
Fabaceae	<i>Zolernia ilicifolia</i> (Brongn.) Vogel	2,12
Indeterminada	Indeterminada 1	0,03
Indeterminada	Indeterminada 2	0,03
Indeterminada	Indeterminada 2	0,03
Indeterminada	Indeterminada 3	0,04
Indeterminada	Indeterminada 4	0,03
Indeterminada	Indeterminada 5	0,04
Indeterminada	Indeterminada 6	0,01
Indeterminada	Indeterminada 7	0,02
Indeterminada	Indeterminada 8	0,02
Indeterminada	Indeterminada 9	0,01

Lacistemaceae	<i>Lacistema lucidum</i> Schnizl..	0,01
Lamiaceae	<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	0,01
Lauraceae	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) Macbr.	1,96
Lauraceae	Lauraceae sp. 1	0,47
Lauraceae	Lauraceae sp. 2	0,01
Lauraceae	Lauraceae sp. 3	0,02
Lauraceae	Lauraceae sp. 4	0,01
Lauraceae	Lauraceae sp. 5	0,01
Lauraceae	Lauraceae sp. 6	0,01
Lauraceae	<i>Nectandra membranacea</i> Griseb.	0,01
Lauraceae	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees & Mart.) Mez	0,39
Lauraceae	<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez.	0,36
Magnoliaceae	<i>Magnolia ovata</i> P.Parm.	0,05
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A. St.-Hil.	0,02
Malpighiaceae	Malphiguiaceae sp.	0,13
Melastomataceae	<i>Leandra variabilis</i> Raddi	0,07
Melastomataceae	<i>Miconia cabucu</i> Hoehne	0,49
Melastomataceae	<i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne	0,01
Melastomataceae	<i>Tibouchina pulchra</i> (Cham.) Cogn.	10,20
Meliaceae	<i>Cabrlea canjerana</i> (Vell.) Mart.	0,75
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	0,05
Meliaceae	<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	0,03
Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i> Perkins	0,12
Monimiaceae	<i>Mollinedia uleana</i> Perkins	0,88
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud.	0,06

Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger et al.	0,49
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.	0,78
Myrtaceae	<i>Calycorectes australis</i> D. Legrand	0,04
Myrtaceae	<i>Calyptranthes cf. strigipes</i> O.Berg	0,14
Myrtaceae	<i>Calyptranthes lucida</i> Mart. ex DC.	0,70
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i> sp. 1	0,34
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i> sp. 2	0,02
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i> sp. 3	0,75
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg	0,27
Myrtaceae	<i>Eugenia cf. mosenii</i> (Kausel) Sobral	0,04
Myrtaceae	<i>Eugenia cf. burkartiana</i> (D.Legrand) D.Legrand	0,40
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp. 1	0,02
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp. 2	0,01
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp. 3	0,01
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp. 4	0,08
Myrtaceae	<i>Marlierea cf. obscura</i> O.Berg	0,05
Myrtaceae	<i>Marlierea eugeniopsoides</i> (D.Legrand & Kausel) D.Legrand.	0,80
Myrtaceae	<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.	1,59
Myrtaceae	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	0,70
Myrtaceae	<i>Myrcia</i> sp. 1	0,32
Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i> DC.	0,16
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	0,03
Myrtaceae	Myrtaceae sp. 1	0,42
Myrtaceae	Myrtaceae sp. 10	0,02

Myrtaceae	Myrtaceae sp. 11	0,01
Myrtaceae	Myrtaceae sp. 2	0,04
Myrtaceae	Myrtaceae sp. 3	0,01
Myrtaceae	Myrtaceae sp. 4	0,01
Myrtaceae	Myrtaceae sp. 5	0,01
Myrtaceae	Myrtaceae sp. 6	0,08
Myrtaceae	Myrtaceae sp. 7	0,03
Myrtaceae	Myrtaceae sp. 8	0,03
Myrtaceae	Myrtaceae sp. 9	0,02
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	0,53
Ochnaceae	<i>Ouratea parviflora</i> (DC.) Baill.	0,01
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	0,08
Olacaceae	<i>Tetrastylidium grandifolium</i> (Baill.) Sleum.	0,12
Phyllantaceae	<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	0,32
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i> L	0,01
Piperaceae	<i>Piper cernuum</i> Vell.	0,01
Piperaceae	Piper sp.	0,01
	<i>Myrsine hermogenesii</i> (Jung-Mend. & Bernacci)	
Primulaceae	M.F.Freitas & Kin.-Gouv.	0,01
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	0,01
Quiinaceae	<i>Quiina glaziovii</i> Engl.	0,50
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	0,01
Rubiaceae	<i>Alseis floribunda</i> Schott	0,03
Rubiaceae	<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	0,03
Rubiaceae	<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K.Schum.	2,22

Rubiaceae	<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. & Schltdl.) DC.	0,26
Rubiaceae	Rubiaceae sp. 1	0,20
Rubiaceae	Rubiaceae sp. 2	0,01
Rubiaceae	<i>Chomelia brasiliensis</i> A. Rich.	0,01
Rubiaceae	<i>Coussarea contracta</i> (Walp.) Müll.Arg.	0,98
Rubiaceae	<i>Posoqueria latifolia</i> Roem. & Schult.	0,01
Rubiaceae	<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltdl.) Wawra	3,53
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp. 1	0,01
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp. 2	0,01
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp. 3	0,01
Rubiaceae	<i>Psychotria suterella</i> Müll. Arg.	0,45
Rubiaceae	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll. Arg.	1,14
Sabiaceae	<i>Meliosma sellowii</i> Urb.	0,14
Salicaceae	<i>Casearia obliqua</i> Spreng.	0,65
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0,30
Sapindaceae	<i>Allophylus petiolatus</i> Radlk. ex Wihl. Muller.	0,06
Sapindaceae	<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	1,60
Sapindaceae	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	2,37
Sapindaceae	<i>Matayba juglandifolia</i> Radlk.	0,02
Sapotaceae	<i>Manilkara subsericea</i> Dubard	0,01
Sapotaceae	<i>Pouteria</i> sp.	1,33
Sapotaceae	<i>Pradosia lactescens</i> Radlk.	0,03
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.	0,33
Symplocaceae	<i>Symplocos</i> sp.	0,73
Urticaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Sneathl.	0,04

Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	0,02
Vochysiaceae	<i>Vochysia bifalcata</i> Warm.	4,83

Anexo 2.

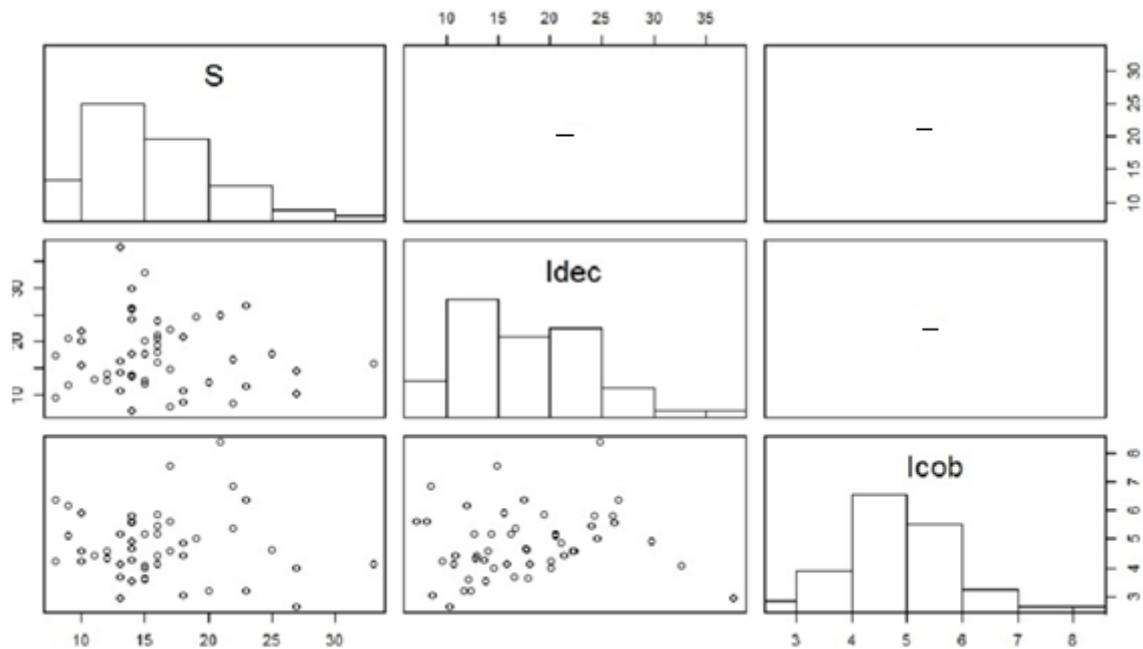


Figura S1. Distribuição de frequência (diagonal principal), representação gráfica das correlações (painel inferior) e valores das correlações (r , painel superior: tamanho da fonte relacionado à força da correlação, apenas valores significativos apresentados) dos valores do eixo X (S, riqueza de espécies, Idec, índice de declividade, Icob, índice de cobertura de dossel) pelas unidades amostrais (Y).

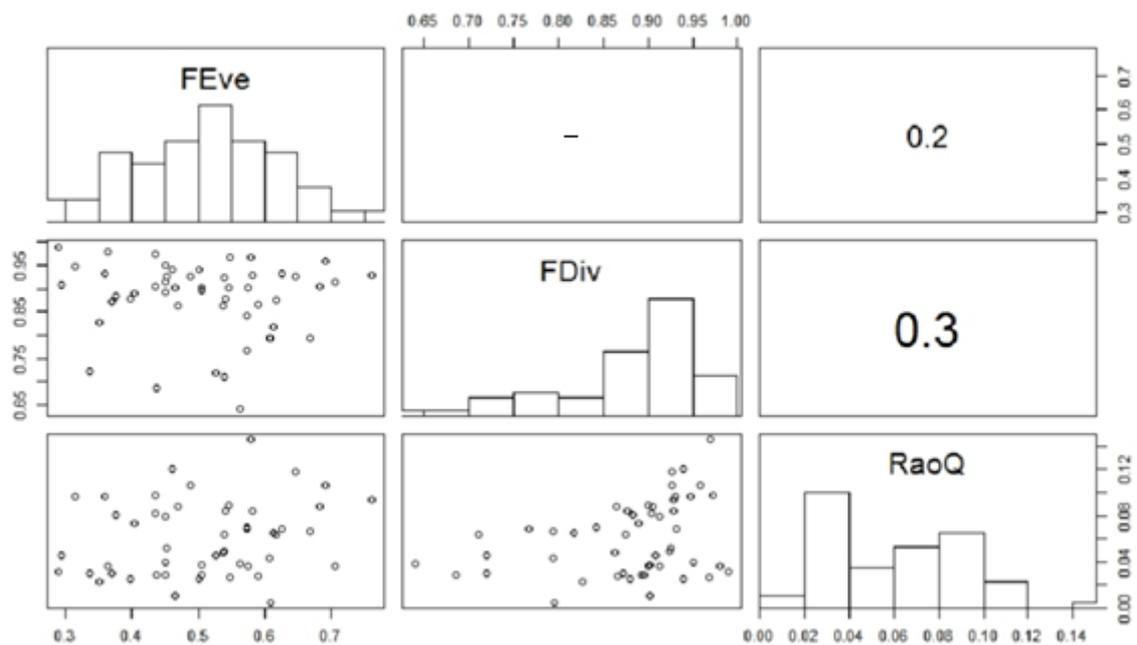


Figura S2. Distribuição de frequência (diagonal principal), representação gráfica das correlações (painel inferior) e valores das correlações (painel superior; tamanho da fonte

relacionados à força da correlação, apenas valores significativos apresentados) dos valores de - eixo X - Equitabilidade funcional (FEve), Divergência funcional (FDiv) e Entropia quadrática da Rao (RaoQ) pelas unidades amostrais (Y).

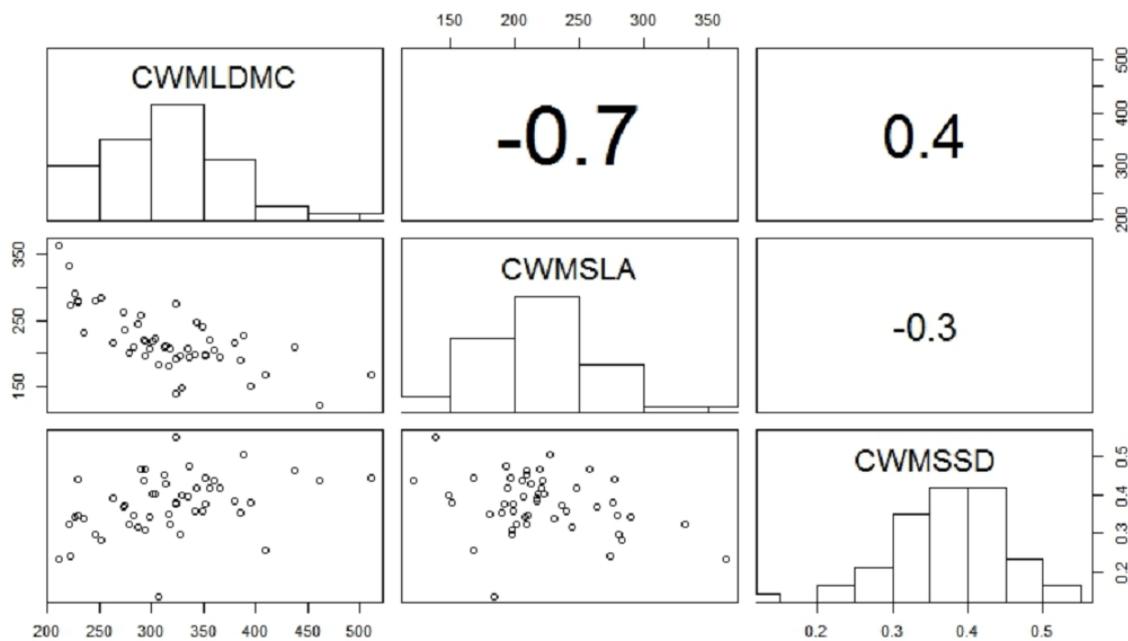


Figura S3. Distribuição de frequência (diagonal principal), representação gráfica das correlações (painel inferior) e valores das correlações (painel superior; tamanho da fonte relacionado à força da correlação, valores não significativos são representados por números pequenos) dos valores de - eixo X - CWM_{ldmc} :LDMC ponderado pela área basal; CWM_{sla} :SLA ponderado pela área basal; CWM_{ssd} :SSD ponderado pela área basal) pelas unidades amostrais (Y).

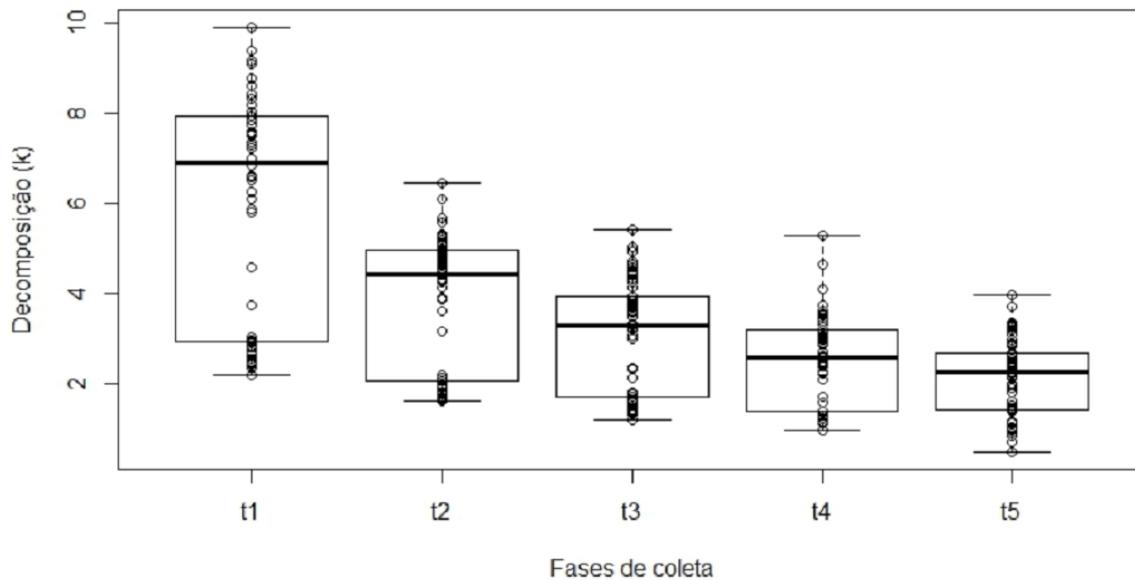


Figura S4. Distribuição dos valores de decomposição (k) nas cinco fases do ensaio de decomposição (t1: após 45 dias; t2: 90 dias; t3: 140 dias; t4: 190 dias; t5: 230 dias) das 50 unidades amostrais do módulo Cachoeira no sul do Brasil. Linha horizontal representa a mediana e os retângulos englobam do quartil inferior ao quartil superior.

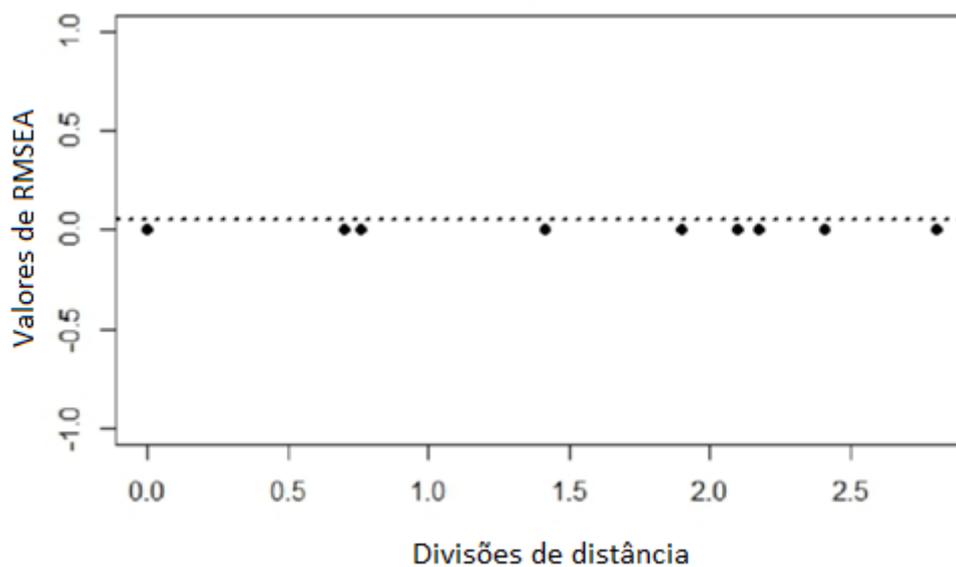


Figura S5. Distribuição dos valores de ajuste dos modelos de equações estruturais espacialmente explícitos RMSEA* (*Root Mean Square Error of Approximation*) através das divisões de distância. *rmsea<0.05. Das 50 unidades amostrais do módulo Cachoeira.

Tabela S1. S: Riqueza de espécies (S), diversidade funcional (FEve: equitabilidade funcional; FDiv: divergência funcional; RaoQ: Entropia quadrática da Rao; CWM_{ldmc} :LDMC ponderado pela área basal; CWM_{sla} :SLA ponderado pela área basal; CWM_{ssd} :SSD ponderado pela área basal), k médio (F1: após 45 dias; F2: 90 dias; F3: 140 dias; F4: 190 dias; F5: 230 dias) e Total (média das cinco fases) e variáveis ambientais médias (I_{dec} : Índice de declividade do terreno; I_{cob} : Índice de cobertura de dossel) para cada unidade amostral (UA) e parcela do módulo Cachoeira no sul do Brasil.

UA	Parcela	S	FEve	FDiv	RaoQ	CWM_{LDMC}	CWM_{SLA}	CWM_{SSD}	F1	F2	F3	F4	F5	Total	I_{dec}	I_{cob}
1	1	16	0,35	0,83	0,023	409,03	167,43	0,258	2,74	2,07	1,67	1,15	1,14	1,75	20,55	5,15
2	1	9	0,34	0,72	0,030	388,66	226,98	0,503	2,48	1,63	1,35	1,25	0,50	1,76	20,55	5,10
3	1	15	0,45	0,95	0,040	323,51	275,88	0,378	2,22	1,65	1,62	1,40	1,17	1,61	17,85	3,64
4	1	15	0,51	0,90	0,037	360,48	205,50	0,435	2,86	2,15	1,79	1,59	1,52	1,98	20,05	4,00
5	1	16	0,55	0,97	0,027	509,94	167,43	0,444	2,81	1,91	1,21	1,13	1,42	1,73	17,95	4,11
6	2	23	0,54	0,92	0,049	437,76	208,61	0,463	7,74	4,66	3,72	3,19	2,70	4,52	11,70	3,17
7	2	27	0,61	0,79	0,005	351,24	196,48	0,443	9,10	5,28	4,43	3,62	2,98	5,08	10,30	2,65
8	2	27	0,29	0,99	0,031	461,38	121,59	0,437	8,61	5,70	4,67	5,29	3,98	5,65	14,60	4,00
9	2	17	0,46	0,90	0,011	349,54	239,75	0,356	7,85	4,90	3,24	2,98	2,25	4,33	8,05	5,62

10	2	22	0,50	0,90	0,030	329,63	148,72	0,400	8,20	4,62	3,00	2,61	1,91	4,07	8,45	6,86
11	3	13	0,65	0,93	0,118	263,13	216,61	0,390	2,73	1,92	1,52	1,17	1,15	1,70	10,73	4,11
12	3	15	0,69	0,96	0,105	342,70	247,83	0,417	2,65	1,96	1,52	1,24	0,91	1,58	12,04	3,59
13	3	9	0,49	0,93	0,106	327,82	197,36	0,296	2,42	1,78	1,40	1,18	0,72	1,50	11,90	6,14
14	3	20	0,38	0,88	0,080	304,44	222,84	0,402	2,50	1,83	1,64	1,23	1,40	1,72	12,35	3,17
15	3	14	0,58	0,90	0,036	336,01	193,24	0,475	2,57	1,71	1,32	0,98	0,84	1,63	13,53	4,26
16	4	33	0,45	0,93	0,051	316,65	180,43	0,351	9,91	5,12	4,15	3,15	2,86	5,04	15,85	4,11
17	4	23	0,50	0,94	0,026	379,93	216,40	0,385	7,37	6,46	5,41	4,65	3,30	5,50	26,65	6,34
18	4	10	0,57	0,77	0,068	293,92	218,71	0,465	8,03	5,00	4,27	3,54	3,19	4,81	20,10	4,21
19	4	19	0,45	0,89	0,029	222,46	273,19	0,242	8,31	5,59	4,35	3,76	3,25	5,05	24,55	5,04
20	4	16	0,43	0,97	0,098	211,10	363,17	0,234	6,54	5,33	3,96	3,45	2,57	4,37	23,95	5,46
21	5	11	0,67	0,79	0,066	323,79	191,91	0,376	2,99	1,97	1,71	1,40	1,05	1,83	12,93	4,42
22	5	18	0,47	0,86	0,087	365,48	193,93	0,418	2,93	1,91	1,82	1,31	1,16	1,82	10,75	4,42
23	5	14	0,46	0,94	0,120	352,20	198,35	0,377	2,38	1,69	1,43	1,14	0,99	1,52	17,65	4,68
24	5	17	0,36	0,93	0,097	294,52	197,50	0,309	3,04	1,98	1,59	1,23	1,02	1,76	14,80	7,54

25	5	15	0,31	0,95	0,096	286,36	243,97	0,317	2,93	2,21	1,66	1,39	1,48	2,01	12,61	5,15
26	6	16	0,58	0,93	0,084	342,31	198,58	0,356	7,58	4,56	3,21	2,25	1,98	3,97	16,15	5,15
27	6	10	0,54	0,86	0,048	385,17	189,24	0,354	8,19	5,08	4,70	4,11	3,73	5,16	22,10	4,58
28	6	14	0,37	0,87	0,031	395,66	151,37	0,381	9,16	5,27	4,48	3,57	2,67	5,03	13,75	3,54
29	6	8	0,53	0,72	0,046	306,47	183,96	0,136	9,40	6,12	4,59	3,47	2,91	5,30	9,55	4,21
30	6	18	0,63	0,93	0,069	251,19	283,03	0,283	8,42	5,20	3,59	2,40	2,40	4,71	8,65	3,02
31	7	21	0,40	0,88	0,026	298,37	207,65	0,343	7,94	4,79	3,85	3,05	2,36	4,54	24,85	8,37
32	7	14	0,44	0,69	0,029	356,45	220,33	0,418	6,63	4,13	3,32	2,41	2,37	3,77	24,20	5,82
33	7	18	0,44	0,90	0,082	335,17	206,82	0,393	7,24	4,67	3,67	2,92	2,43	4,19	21,00	4,89
34	7	13	0,54	0,71	0,064	272,73	263,16	0,368	8,79	4,87	3,74	3,33	2,88	4,85	16,45	3,69
35	7	16	0,54	0,88	0,084	292,83	221,53	0,437	8,41	4,97	3,80	2,97	2,45	4,52	19,40	5,88
36	8	25	0,40	0,89	0,074	318,44	208,41	0,323	5,81	4,44	3,50	3,03	2,46	3,85	17,75	4,63
37	8	16	0,57	0,84	0,070	283,22	210,23	0,348	7,00	4,25	3,85	2,71	3,12	4,19	21,30	4,42
38	8	22	0,59	0,87	0,028	278,05	200,36	0,322	6,83	5,10	5,03	3,07	2,51	4,58	16,60	5,36
39	8	12	0,55	0,90	0,090	220,50	331,57	0,324	7,54	4,86	4,26	3,41	2,41	4,57	12,75	4,32

40	8	17	0,29	0,91	0,046	290,48	257,61	0,466	7,57	4,71	3,63	3,01	2,69	4,32	22,30	4,58
41	9	14	0,61	0,82	0,065	313,18	211,94	0,429	7,29	3,92	3,21	2,60	2,01	3,81	26,20	5,56
42	9	13	0,76	0,93	0,094	246,55	280,45	0,298	3,76	3,63	3,24	2,45	2,15	3,05	37,70	2,96
43	9	15	0,36	0,98	0,036	323,89	138,57	0,550	6,27	4,32	3,08	2,26	1,81	3,67	32,75	4,06
44	9	14	0,61	0,79	0,044	227,02	289,66	0,344	4,58	3,16	2,38	2,11	1,62	2,85	29,80	4,94
45	9	14	0,68	0,91	0,088	229,22	277,19	0,440	6,12	3,87	2,32	2,59	2,17	3,41	26,00	5,82
46	10	10	0,58	0,97	0,145	229,08	279,85	0,347	7,57	4,30	4,94	2,87	2,25	4,39	15,50	5,93
47	10	8	0,56	0,64	0,039	234,56	230,46	0,340	5,89	4,93	3,71	1,72	1,81	4,08	17,50	6,34
48	10	12	0,62	0,88	0,064	300,83	217,74	0,402	7,84	4,43	3,80	2,49	2,25	4,16	14,00	4,58
49	10	13	0,45	0,91	0,079	275,03	236,45	0,373	6,59	4,35	2,13	3,21	3,35	4,12	14,25	5,15
50	10	14	0,71	0,91	0,037	311,61	208,51	0,450	7,29	4,53	3,32	3,07	3,33	4,09	7,05	5,62
Média		16,02	0,51	0,88	0,060	317,19	220,37	0,376	6,03	3,91	3,12	2,52	2,15	3,59	17,56	4,81
DP		5,17	0,11	0,08	0,032	63,13	46,36	0,075	2,46	1,45	1,22	1,03	0,85	1,34	6,63	1,16
Min.		8,00	0,29	0,64	0,005	211,10	121,59	0,136	2,22	1,63	1,21	0,98	0,50	1,50	7,05	2,65
Máx.		33,00	0,76	0,99	0,145	509,94	363,17	0,550	9,91	6,46	5,41	5,29	3,98	5,65	37,70	8,37

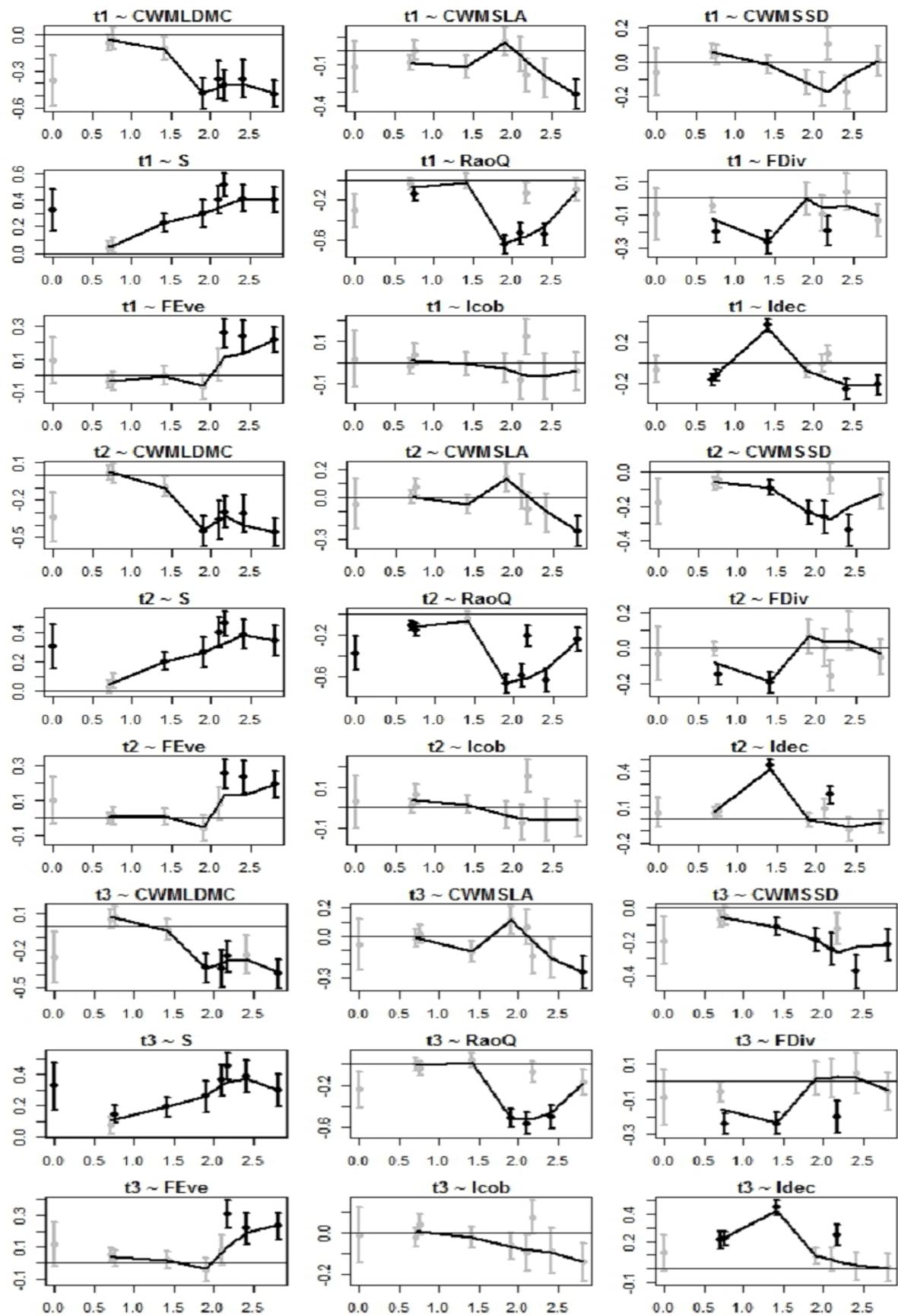
Anexo 3.

Com objetivo de testar os efeitos relativos de cada componente da diversidade e do microambiente no processo de decomposição de serapilheira foram utilizados modelos lineares múltiplos (Zuur *et al.* 2009). Para cada um dos cinco intervalos de coleta e para a média entre estes intervalos foi testado o modelo inicial composto pelas variáveis predictoras riqueza de espécies (S), índices de diversidade (CWM_{sla} , CWM_{ldmc} , CWM_{ssd} , RaoQ, FEve, FDiv) e índices de declividade do terreno e abertura de dossel. Como variável resposta foi utilizada a taxa de decomposição (k) média de cada UA. Foi realizada seleção regressiva de modelos (Zuur *et al.* 2009), onde a importância do aumento da desviância resultante da exclusão das variáveis do modelo foi estimada através do teste F . O modelo final mínimo foi composto apenas por variáveis significativas (através do teste F). Para evitar transformações dos dados que dificultam a interpretação, foi realizada a avaliação dos resíduos dos modelos finais *a posteriori*, visto que alguns componentes do modelo desviam da distribuição normal pela avaliação feita através de histogramas (Zuur *et al.* 2009). Embora o alcance do efeito indireto das plantas sobre a decomposição esteja relacionado com a área de influência das copas (Vivanco & Austin 2008), em nosso estudo utilizamos a UA como medida deste efeito e assumimos a relação decomposição-diversidade de cada UA como independentes. A inerente multicolinearidade das variáveis ecológicas levantadas em campo (índices de diversidade e gradiente abiótico), pode ser tratada através do *variance inflation factor* (VIF; Graham 2003, Zuur *et al.* 2010), que fornece a magnitude da colinearidade entre as variáveis, permitindo assim a exclusão de conjuntos de variáveis colineares. Portanto os modelos mínimos finais foram confirmados pelo VIF.

Tabela S1. Resultados dos modelos lineares múltiplos finais das respostas dos ensaios de decomposição (cinco fases de coletas de litterbags e total) em função das variáveis preditoras (S: riqueza de espécies; RaoQ: entropia quadrática da Rao; CWM_{ldmc} :LDMC ponderado pela área basal; CWM_{sla} :SLA ponderado pela área basal; CWM_{ssd} :SSD ponderado pela área basal; FEve: índice de equitabilidade funcional; FDiv: índice de divergência funcional; I_{dec} : índice de declividade do terreno; I_{cd} : índice de cobertura de dossel). Apresentados valores de t para cada variável retida na seleção de modelos ($p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$, ns = não significativo), R^2 ajustado e valor de p associado dos modelos lineares finais. F1: Valor de k médio após 45 dias; F2: 90 dias; F3: 140 dias; F4: 190 dias; F5: 230 dias; Total: média das cinco fases.

Variáveis resposta	Variáveis preditoras									R^2	p
	S	RaoQ	CWM_{ldmc}	CWM_{sla}	CWM_{ssd}	FEve	FDiv	I_{dec}	I_{cd}		
F1	2,02*	-2,37*	-2,42*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,18	>0,01
F2	2,01*	-2,78**	-3,00**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,22	>0,01
F3	ns	-2,46*	-2,16*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,10	0,029
F4	2,55*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,10	0,014
F5	2,23*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,08	0,030
Total	2,02*	-2,59*	-2,60*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,20	>0,01

Anexo 4.



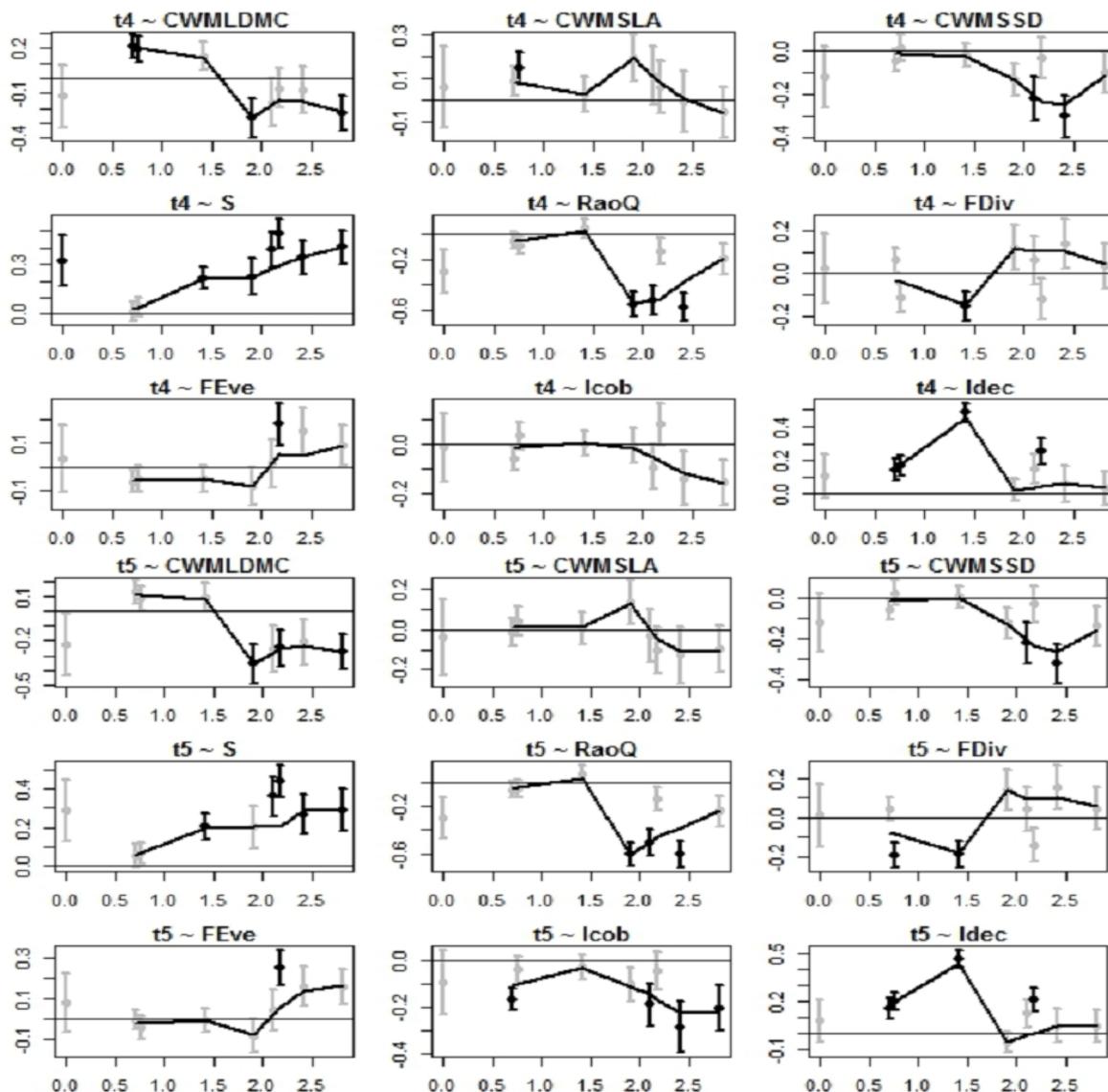


Figura S1. Mudanças nos parâmetros não-padronizados das regressões através das divisões de distância para as variáveis predictoras nas cinco fases do ensaio de decomposição. Os intervalos nos coeficientes representam \pm erro padrão. Os coeficientes são considerados não significativos quando as linhas de erro padrão cruzam as linhas horizontais em zero. Valores significativos representados em preto e não significativos representados em cinza. S: riqueza de espécies; FEve: equitabilidade funcional; FDiv: divergência funcional; RaoQ: entropia quadrática da Rao; CWM_{ldmc} : LDMC ponderado pela área basal; CWM_{sla} : SLA ponderado pela área basal; CWM_{ssd} : SSD ponderado pela área basal), k médio (t1: após 45 dias; t2: 90 dias; t3: 140 dias; t4: 190 dias; t5: 230 dias); I_{dec} : índice de declividade do terreno; I_{cob} : índice de cobertura de dossel. Nos rótulos dos painéis "A~B" indica "A é previsto por B".

1 Anexo 5. Normas para publicação na revista **Functional Ecology**

2 **Functional Ecology Author Guidelines:**

3 **Manuscript Style and Formatting for Standard Papers**

4 Any Author*^a, Another Author^b, Third Author^c, ... and Author Name^x

5 ^a Department of Life Sciences, University of Somewhere, City, Country

6 ^b Department of Life Sciences, University of Somewhere, City, Country

7 * Corresponding author: a.author@email.com

8 **Summary**

9 1. This should list the main results and conclusions, using simple, factual, numbered
10 statements.

11 2. Summaries are typically less than 350 words and should be understandable in isolation
12 and by the non-specialist.

13 3. Summaries should start with a bullet point 1 describing the broad conceptual question
14 addressed by the study, and only delve into the study system and specific question in
15 bullet point 2.

16 4. Summaries should also end with a final bullet point highlighting the conceptual
17 advance(s) that comes from the current study; i.e. it should highlight the broader
18 conceptual implication of the results and conclusions of the current study.

19 5. Advice for optimizing your Summary (and Title) so that your paper is more likely to be
20 found in online searches is provided at

21 <http://authorservices.wiley.com/bauthor/seo.asp>

22 **Key-words** A list in alphabetical order not exceeding ten words or short phrases, excluding
23 words used in the title.

24 **Introduction**

25 The Introduction should state the reason for doing the work, the nature of the hypothesis or
26 hypotheses under consideration, and the essential background. Though the exact structure of
27 Introductions will vary among papers, they should always start by developing the broad
28 conceptual context for the work before delving into the details of the study system and the
29 specific question as framed for this paper.

30 **Materials and methods**

31 This section should provide sufficient details of the techniques to enable the work to be
32 repeated. Do not describe or refer to commonplace statistical tests in Methods but allude to
33 them briefly in Results. Details that are valuable but not critical can be presented in an
34 Appendix to be published as online supporting information.

35 **Results**

36 The results should draw attention in the text to important details shown in tables and figures.

37 **Discussion**

38 This should point out the significance of the results in relation to the reasons for doing the
39 work, and place them in the context of other work.

40 **Acknowledgements**

41 In addition to acknowledging collaborators, research assistants, and previous reviewers of your
42 manuscript, include relevant permit numbers (including institutional animal use permits),
43 acknowledgment of funding sources, and give recognition to nature reserves or other
44 organizations that made this work possible.

45 **Specifications**

46 Manuscripts should be typed in double spacing with a generous margin. ***The paper must***
47 ***include sequential line numbering throughout, and pages should be numbered consecutively,***
48 ***including those containing acknowledgements, references, tables and figure legends.***

49 Authors should submit the main document as a RTF or Word file. Figures can be embedded or
50 uploaded as separate files. The RTF and Word will be converted to PDF (portable document
51 format) upon upload. Reviewers will review the PDF version while the Word file will remain
52 accessible by the Editorial Office. Manuscripts must be in English, and spelling should conform
53 to the *Concise Oxford Dictionary of Current English*.

54 **References**

55 References to work by up to three authors in the text should be in full on first mention, e.g.
56 (Able, Baker & Charles 1986), and subsequently abbreviated (Able et al. 1986). When different
57 groups of authors with the same first author and date occur, they should be cited thus: (Able,
58 Baker & Charles 1986a; Able, David & Edwards 1986b), then subsequently abbreviated to (Able
59 et al. 1986a; Able et al. 1986b). If the number of authors exceeds three, they should always be
60 abbreviated thus: (Carroll et al. 2007). References in the text should be listed in chronological
61 order. References in the list should be in alphabetical order with the journal name in full. The
62 format for papers, entire books, and chapters in books is as follows.

63 Carroll, S.P., Hendry A.P., Reznick, D.N. & Fox, C.W. (2007) Evolution on ecological time-scales.
64 *Functional Ecology*, **21**, 387-393.

65 Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of*
66 *Favoured Races in the Struggle for Life*. J. Murray, London.

67 Travis, J. (1994) Evaluating the adaptive role of morphological plasticity. *Ecological Morphology*
68 (eds P.C. Wainwright & S.M. Reilly), pp. 99-122. University of Chicago Press, Chicago.

69 Platenkamp, G.A.J. (1989) *Phenotypic plasticity and genetic differentiation in the demography*
70 *of the grass Anthoxanthum odoratum L.* PhD thesis, University of California, Davis.

71 **Scientific names.** Give the Latin names of each species in full (together with the authority for
72 that name for the species studied) at first mention in the main text. If there are many species,
73 cite a Flora or checklist that may be consulted instead of listing them in the text. Do not give
74 authorities for species cited from published references. Use scientific names in the text (with
75 colloquial names in parentheses, if desired).

76 **Units and symbols.** Authors are requested to use the International System of Units (SI,
77 Système International d'Unités) where possible for all measurements (see Quantities, Units
78 and Symbols, 2nd edn (1975) The Royal Society, London). Note that mathematical expressions
79 should contain symbols not abbreviations. If the paper contains many symbols, they should be
80 defined as early in the text as possible, or within a subsection of the Materials and methods
81 section.

82 **Numbers in text.** Numbers from one to nine should be spelled out except when used with
83 units; e.g. two eyes, but 10 stomata and 5 years.

84 Tables (see Specifications). These should be referred to in the text as Table 1, Table 2, etc. Do
85 not present the same data in both figure and table form. Do not use an excessive number of
86 digits when writing a decimal number to represent the mean of a set of measurements (the
87 number of digits should reflect the precision of the measurement).

88 **Figures**

89 At the first mention in the main text to the primary organism featured in the paper, an image
90 (photo or sketch) of the organism should be included as Figure 1.

- 91 Figures should be referred to in the text as Fig. 1, etc. (note Figs 1 and 2 with no period).
- 92 Illustrations should be referred to as Figures. When possible, include a key to symbols on the
- 93 figure itself rather than in the figure legend.
- 94 Figure legends. In the full-text online edition of the journal, figure legends may be truncated in
- 95 abbreviated links to the full-screen version. Therefore the first 100 characters of any legend
- 96 should inform the reader of key aspects of the figure.

97 **Tables**

- 98 Each table should be on a separate page, numbered and titled.