



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Lidiane Cordeiro de Almeida

Avaliação do efeito de organismos epifílicos no processo de decomposição

Rio de Janeiro

2018

Lidiane Cordeiro de Almeida

Avaliação do efeito de organismos epifílicos no processo de decomposição



- Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado

Coorientador: Prof. Dr. André Tavares Corrêa Dias

Rio de Janeiro

2018

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

A447 Almeida, Lidiane Cordeiro de.
Avaliação do efeito de organismos epifilicos no processo de decomposição /
Lidiane Cordeiro de Almeida. – 2018.
40f. : il.

Orientador: Bruno Henrique Pimentel Rosado.
Coorientador: André Tavares Corrêa Dias.
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do
Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Briófitas - Teses. 2.Fungos - Teses. 3. Líquens - Teses. 4. Solos - Umidade -
Teses. 5. Micro-organismos - Evolução (Biologia) - Teses.I. Rosado, Bruno
Henrique Pimentel. II.Dias, André Tavares Corrêa. III.Universidade do Estado do
Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. IV. Título.

CDU 582.32

Autorizo para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta
dissertação, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Lidiane Cordeiro de Almeida

Avaliação do efeito de organismos epifílicos no processo de decomposição

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 26 de fevereiro de 2018.

Coorientador:

Prof. Dr. André Tavares Corrêa Dias
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado(Orientador)
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Prof. Dr. André Mantovani Oliveira
Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Vinicius Fortes Farjalla
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2018

DEDICATÓRIA

A meus pais, Valdely e Antonio (*in memoriam*), a quem detenho gratidão e amor eterno.

AGRADECIMENTOS

Desenvolver um projeto de pesquisa em uma universidade sob ataque e incerteza do futuro não foi tarefa fácil. Ao longo desses 7 anos como estudante da UERJ aprendi muito além de teorias ecológicas. Nos últimos dois anos, certamente a maior lição foi sobre a importância do apoio mútuo para seguirmos juntos a nossa luta.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, ao corpo docente e às secretárias do PPGEE, Verusca e Sônia.

A USAID e à Academia Nacional de Ciências (NAS) dos EUA no âmbito do programa PEER (Número AID-OAA-A-11-00012) pelo apoio financeiro e a CAPES pela concessão da bolsa.

Meu agradecimento especial ao Bruno H. P. Rosado, a sua contribuição para o meu desenvolvimento intelectual é imensurável. Agradeço pela confiança e pelas doses diárias de apoio, compreensão e incentivo mesmo nos momentos mais difíceis.

Ao meu coorientador André T. C Dias por todos os ensinamentos teóricos com muita paciência e pela contribuição na minha formação profissional.

À minha mãe Valdely, por apoiar incondicionalmente o caminho que escolhi. Agradeço por todo suporte para completar mais este ciclo, por todo amor e dedicação.

Ao meu irmão Henrique, por sempre ser tão solícito e ter me ajudado em diversos momentos ao longo desses anos, inclusive me ajudando a levar caixas de isopor para a UERJ e a cortar folhas.

Ao Eduardo Odon, por ser meu companheiro e se fazer presente em gestos e palavras de incentivo e afeto. Parte importante da minha vida que me faz acreditar que posso mais que imagino.

À Raiane Oliveira, pela amizade e por sempre estar ao meu lado e me dizer que vai dar tudo certo.

Aos queridos do laboratório de ecologia vegetal, em especial a Sara Petrocchi, Michele Lima e Lucas Lopes pelas conversas e ajuda.

Aos companheiros de campo André Souza, Júlio Fornazier, Mauro Brum e Silvia Barrera.

Ao Professor Viniccius Farjalla (UFRJ) pelas sugestões como revisor

RESUMO

ALMEIDA, Lidiane Cordeiro. Avaliação do efeito de organismos epifílicos no processo de decomposição. 2018. 40f. Dissertação Mestrado em Ecologia e Evolução- Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2018.

Epífilas são organismos (e.g., fungos, líquens, briófitas) frequentemente encontrados em florestas tropicais crescendo sobre folhas. Os efeitos positivos e negativos sobre a planta hospedeira ocorrem em diferentes níveis hierárquicos que vão desde o nível foliar até individual. Apesar da importância dos efeitos para o hospedeiro, a compreensão de seus papéis como um possível mediador de processos ecossistêmicos permanece escassa. Epífilas necessitam de um microclima úmido para o seu estabelecimento e, portanto, a capacidade da folha de repelir água de fontes externas (i.e chuva e neblina) pode influenciar a suscetibilidade das folhas à colonização. Em contrapartida, ao colonizarem as folhas as epífilas podem alterar características relacionadas à molhabilidade foliar. Por exemplo, a alta capacidade de hidratação das briófitas pode resultar em folhas super hidrofílicas, enquanto a ocorrência de líquens pode resultar em folhas hidrofóbicas devido à produção de substâncias hidrofóbicas. Esses efeitos sobre a molhabilidade das folhas podem levar a consequências para o processo de decomposição após sua senescência da folha, no entanto, esses efeitos permanecem não testados. Este trabalho teve como objetivo a avaliação da contribuição relativa das epífilas briófitas e líquens sobre as taxas de decomposição do folheto em decorrência da influência na repelência hídrica foliar. Propomos a seguinte hipótese: a presença de briófitas nas folhas proporcionará uma maior hidratação e maiores taxas de decomposição, folhas com líquens serão mais hidrofóbicas o que resultará em menores taxas de decomposição, em comparação a folhas sem colonização. Para testar esta hipótese, realizamos experimento com microcosmos contendo 1g de folha em quatro tratamentos (briófita, líquen, sem colonização e remoção) com seis espécies de plantas que foram encubados em câmara climática durante dez semanas. O material foliar foi borrifado com água a cada 48 horas para substituir a água evaporada e manter as condições favoráveis à decomposição. No final do experimento, o material em decomposição foi coletado e seco. A perda de massa percentual foi calculada como uma medida de decomposição. A repelência hídrica foliar para cada tratamento foi obtida através do ângulo de contato entre uma gota de água e a superfície da folha. A hipótese testada foi parcialmente aceita. Não houve efeito dos líquens sobre a repelência hídrica, a presença de briófitas exerceu efeito sobre a repelência hídrica, ao tornar as folhas super hidrofílicas. As taxas de decomposição diferiram apenas entre o tratamento com briófitas e sem colonização. Este resultado sugere que o efeito das epífilas não pode ser previsto a partir das formas de vida briófitas e líquens em função da alta heterogeneidade de características relacionadas à habilidade de absorver água e a variação da decomposibilidade dentro dos grupos. Neste sentido, para um melhor compreensão dos efeitos das epífilas sobre a decomposição é necessário considerar as características funcionais destes organismos e a diversidade funcional da filosfera.

Palavras-chave: Epífila. Filosfera. Decomposição. Retenção hídrica. Microcosmos.

ABSTRACT

ALMEIDA, Lidiane Cordeiro. *Evaluation of the effect of the epiphyllous organisms in the decomposition process*. 2018. 40f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2018

Epiphyllous organisms (e.g., fungi, lichens, bryophytes) are often found in tropical forests. Their positive and negative effects on the host plant occur at different hierarchical levels ranging from foliar to individual levels. Despite the importance of its effects on host plants, the understanding of their role as a possible mediator of ecosystem processes remains scarce. Epiphylls require a humid microclimate for their establishment and, therefore, the leaf ability to repel water from external sources (e.g., rain and fog) may influence leaf susceptibility to colonization. On the other hand, epiphylls can alter characteristics related to leaf wetness. For example, the high hydration capacity of bryophytes may result in super hydrophilic leaves when colonized by bryophytes, while the colonization by lichens may result in hydrophobic leaves due to the production of hydrophobic substances. These effects on leaf wetness can lead to important consequences to decomposition process after leaf senescence, however, such effects remain untested. This work had the objective of evaluating the relative contribution of epiphyllous bryophytes and lichen on the rates of litter decomposition due to their influence of leaf water repellency. We propose the following hypothesis: the presence of bryophytes in the leaves will provide greater hydration and higher rates of decomposition, leaves with lichens will be more hydrophobic which will result in lower rates of decomposition compared to leaves without colonization. To test our hypothesis, we performed an experiment with microcosms containing 1g of leaf in four treatments (leaves colonized by bryophyta, by lichen, without colonization and epiphylls removed) of six species of vascular plants were incubated in a climatic chamber for ten weeks. The leaf material was sprinkled with water every 48 hours to replace the evaporated water and maintain conditions favorable to decomposition. At the end of the experiment, the remaining material was collected and dried. The percentage mass loss was calculated as a measure of decomposition. The leaf water repellency for each treatment was measured through the contact angle between a drop of water and the surface of the leaf. Our hypothesis was partially rejected. There was no effect of lichens on water repellency, the presence of bryophytes had an effect on water repellency by making the leaves super-hydrophilic. The decomposition rates differed only between treatment with bryophytes and without colonization. This result suggests that the effect of epiphylls cannot be predicted from the bryophytes and lichens life forms due to the high heterogeneity of characteristics related to the ability to absorb water and the variation of decomposability within the groups. In this sense, for a better understanding of the effects of the epiphylls on the decomposition and the interaction with functional characteristics of the plants, it is necessary to consider the functional traits of these organisms and the functional diversity of the phyllosphere.

Keywords: Epiphyllous. Phyllosphere. Decomposition. Water retention. Microcosms.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	A - Mapa conceitual descrevendo a relação prevista entre epifilas (briófitas e líquens) e decomposição.....	17
Figura 2 –	Repelência hídrica foliar medida como o ângulo de contato entre a superfície da folha e a linha tangente à gota de água.....	21
Figura 3 –	Microcosmos utilizados no experimento de decomposição.....	22
Figura 4 –	Repelência hídrica foliar ($^{\circ}$) obtida nos quatro tratamentos (briófita, líquen, sem colonização e remoção). As letras diferentes representam os tratamentos que diferiram entre si. Teste de Tukey $p < 0,0001$	26
Figura 5–	Hidratação (%) nos tratamentos briófitas, líquen e sem colonização ao longo de 2880 minutos.....	27
Figura 6–	Perda de massa foliar (média \pm erro padrão) nos quatro tratamentos (briófita, líquen, sem colonização e remoção), as letras representam os tratamentos que diferiram entre si. Teste de Tukey $p < 0,05$	28
Figura 7–	Perda de massa foliar média considerando todos os tratamentos (briófita, líquen, sem colonização e remoção) (média \pm erro padrão) para as seis espécies de plantas vasculares.....	29
Figura 8–	Mapa conceitual remodelado das relações significativas e não significativas entre o estabelecimento de epifilas (briófitas e líquens), repelência hídrica foliar e decomposição.....	31

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Espécies utilizadas no experimento com seus respectivos índices de epifilia (IE) e área foliar ocupada (%) por indivíduo.....	18
Tabela 2 –	Classificação do índice de epifilia de acordo com a cobertura da área foliar, baseado nas classes do nível de herbivoria de Dirzo e Domingues (1995).....	19
Tabela 3 –	Resultado da análise de variância bifatorial (ANOVA) na avaliação dos efeitos dos tratamentos, da identidade das espécies e da interação entre tratamentos e espécies quanto a repelência hídrica foliar.....	25
Tabela 4 –	Resultado da análise de covariância (ANCOVA) na avaliação dos efeitos dos tratamentos e da interação entre tratamentos e tempo quanto a hidratação (%) do folhíço.....	26
Tabela 5 –	Resultado da análise de variância (ANOVA) na avaliação dos efeitos dos tratamentos, da identidade das espécies e da interação entre tratamentos e espécies quanto a perda de massa foliar (%).....	28
Tabela 6 –	Resultado da análise padronizada de regressão do eixo principal (SMA) de combinações de repelência hídrica foliar (RHF) e perda de massa foliar (%) para 6 espécies de plantas vasculares.....	29

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

TMM	Teoria da melhoria microclimática
FWU	Foliar water uptake
CO ₂	Dióxido de carbono
RHF	Repelência hídrica foliar
FLONA	Floresta Nacional dos Tapajós
IE	Índice de epifilia
ANOVA	Análise de variância
ANCOVA	Análise de covariância
SMA	Regressão do eixo padronizado

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	13
1	EXPOSIÇÃO DO PROBLEMA: EFEITO DE EPÍFILAS SOBRE A REPELÊNCIA HÍDRICA FOLIAR E O PROCESSO DE DECOMPOSIÇÃO.....	15
1.1	Objetivo.....	17
1.2	Hipótese.....	17
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	18
2.1	Área da coleta e espécies amostradas.....	18
2.2	Estimativa de índice de epifilia.....	19
2.3	Tratamentos.....	20
2.4	Estimativa de repelência hídrica foliar, experimentos de hidratação do folhíço e decomposição foliar em câmara climática.....	20
2.4.1	<u>Repelência hídrica foliar.....</u>	20
2.4.2	<u>Experimento de hidratação do folhíço.....</u>	21
2.4.3	<u>Experimento de decomposição.....</u>	22
2.5	Análise estatística.....	23
3	RESULTADOS.....	25
3.1	Repelência hídrica foliar e hidratação do folhíço.....	25
3.2	Experimento de decomposição.....	27
4	DISCUSSÃO.....	30
4.1	Remodelando o mapa conceitual a partir da inclusão de novas características.....	30
	CONCLUSÃO.....	35
	REFERÊNCIAS.....	36

INTRODUÇÃO

Diversos organismos crescem sobre as superfícies foliares e constituem a filosfera ou filoplano (Last 1955; Ruinen 1961). Os organismos presentes na filosfera são denominados epifilas e compreendem uma diversidade de organismos como bactérias, animais microscópicos, algas, líquens e briófitas (Ruinen 1961), sendo esta última responsável pela maior parte da biomassa desse microecossistema (Bentley 1987).

Na literatura efeitos positivos e negativos sobre a planta são relatados em consequência da cobertura da superfície foliar por epifilas, tanto no nível foliar quanto individual (Friesen et al. 2011). Vários destes efeitos estão relacionados ao modo como as plantas respondem à esta colonização, o que pode envolver respostas do sistema imune vegetal a estes organismos (Jones e Dangl 2006; Friesen et al. 2011). Um dos principais efeitos negativos comumente observado em folhas cobertas por epifilas briófitas é a redução da taxa fotossintética em cerca de 20%, como consequência da interceptação de luz em cerca de 55-85% (Coley et al. 1993). Em contrapartida, em casos de colonização por líquens observa-se que não há uma redução na fotossíntese - (Anthony et al. 2002) indicando que as respostas das plantas à colonização epifílica é organismo-dependente.

Similarmente, os efeitos positivos descritos na literatura também são dependentes da espécie e do tipo de epífila, sendo que os comumente registrados são: o aumento da defesa da planta hospedeira contra herbívoros, em consequência da produção de metabólitos secundários tóxicos (Mueller e Wolf-Mueller 1991), a modulação populacional de agentes patológicos (Baker e Cook 1974), e a beneficiação do hospedeiro mediante fixação assimbiótica de nitrogênio (Bentley e Carpenter 1984; Bentley 1987). Em palmeiras no sub-bosque de florestas tropicais, por exemplo, as epifilas foram responsáveis por 10 - 25% do teor de nitrogênio foliar (Bentley e Carpenter 1984). Outro aspecto positivo importante é relacionado a absorção de água pela folha (foliar water uptake, FWU) - um importante mecanismo descrito como fonte alternativa de água para as plantas em situações de seca (Oliveira et al. 2005; Eller et al. 2013) - que pode ser mediado pela ação de bactérias e hifas de fungos que, ao serem capazes de criar um filme de água sobre os estômatos, favorecem o FWU (Burgess e Dawson 2004; Burkhardt 2010; Fernández et al. 2017). Apesar do efeito positivo da colonização de epifilas sobre o FWU, o acúmulo de água sobre as folhas tem o efeito negativo de reduzir a fotossíntese não apenas porque o CO₂ se difunde mais lentamente

na água do que no ar (Smith e McClean, 1989), mas também porque cria-se o microambiente favorável à colonização que, em última análise, pode reduzir a interceptação luminosa.

Neste sentido, em florestas tropicais, a intensidade dos eventos de precipitação pode favorecer o acúmulo de água sobre as folhas e proporcionar um micro-habitat favorável ao estabelecimento e desenvolvimento de organismos parasitas ou comensais (Pinokiyo et al. 2006). A duração do molhamento foliar e a quantidade de água interceptada nas folhas determinam as possibilidades para o desenvolvimento, sobrevivência e composição das comunidades de epífilas (Ruinen 1961). Nesta perspectiva, vários estudos indicam que a capacidade de plantas em minimizar a colonização das epífilas está associada a características funcionais relacionadas ao escoamento de água da superfície foliar (Monge-Nájera e Blanco 1995; Coley e Kursar 1996; Ivey e De Silva 2001, Lucking e Bernecker Lucking 2005, Burd 2007).

Embora haja um corpo teórico sobre o efeito de organismos epífilos sobre processos fisiológicos e sobre o papel das características funcionais (i.e., morfológicas, fisiológicas e fenológicas que afetam o fitness dos organismos, Violle et al. 2007) de molhamento foliar afetando a colonização epífilica ((Monge-Nájera e Blanco 1995; Coley e Kursar 1996; Ivey e De Silva 2001, Lucking e Bernecker Lucking 2005, Burd 2007), o mesmo não se aplica ao entendimento sobre como as epífilas podem alterar as características foliares de molhamento foliar e afetarem processos ecossistêmicos associados a este acúmulo de água tais como a decomposição.

Esta se apresenta como uma importante lacuna dado que na literatura inúmeros trabalhos tem descrito a relação de características funcionais como descritores de processos relacionados à montagem de comunidades e funcionamento de ecossistemas (Garnier et al. 2004; Violle et al. 2007; Rosado e De Mattos 2010; Rosado et al. 2013). Apesar da relevância do possível papel mediador das epífilas em processos ecossistêmicos, o entendimento da função destes organismos é um tema inexplorado (Toomey et al. 2009, Friesen et al. 2011, Petrocchi 2017, Almeida et al. dados não publicados), e faz parte de uma das 100 questões fundamentais da Ecologia, que consiste no questionamento da relação entre organismos não parasitas com o seu hospedeiro e o funcionamento do ecossistema (Sutherland et al. 2013).

1 EXPOSIÇÃO DO PROBLEMA: EFEITO DE EPÍFILAS BRIÓFITAS E LIQUENS SOBRE A REPELÊNCIA HÍDRICA FOLIAR E O PROCESSO DE DECOMPOSIÇÃO

Em 1961, Ruinen em seu trabalho intitulado “*The phyllosphere*” apresentou a possibilidade do estabelecimento de briófitas e líquens na superfície foliar interferir nas propriedades de molhabilidade da superfície foliar. Entretanto, a maior parte dos trabalhos que investigaram a interferência de epifilas nas propriedades de molhabilidade das folhas estão restritas a epifilas bactérias (Bunster et al. 1989, Knoll e Schreiber 1998, 2000, Schreiber et al. 2005). Desde o trabalho pioneiro de Ruinen (1961), a repelência hídrica foliar¹ tem sido utilizada como uma característica funcional capaz não apenas de descrever molhabilidade, mas também de descrever a potencial suscetibilidade das folhas à colonização epifilica por criar microsítios favoráveis a estes organismos (Rosado e Holder 2013). Entretanto, a relação inversa, ou seja a influência das epifilas sobre a RHF, permanece como um tema muito pouco explorado na literatura (Holder 2007; Rosado e Holder 2013).

O mapa conceitual representado na Figura 1 resume a possível influência das epifilas nas propriedades de molhabilidade da superfície foliar e sintetiza as premissas das relações de causa e efeito entre repelência hídrica foliar, epifilas e decomposição. Na figura 1, a relação entre RHF e Epifilas está representada pela: (i) maior repelência hídrica foliar interferindo no estabelecimento de organismos epifílicos sobre a folha através da diminuição de microclima favorável à colonização epifílica (Rosado e Holder 2013). Em contrapartida, ao se estabelecerem sobre a superfície foliar, as epífilas estão em contato direto com a cutícula sendo potencialmente capazes de influenciar tanto positivamente quanto negativamente a repelência hídrica foliar (Bunster et al. 1989; Knoll e Schreiber 1998, 2000; Rosado e Holder 2013) tal como mostrado pelas duas vias no mapa conceitual. A primeira delas, no caso de líquens, se dá pela interferência na repelência hídrica foliar por meio da parte micobionte responsável pela produção de lipídios e proteínas (e.g., hidrofobinas), o que torna as folhas hidrofóbicas, ou seja, mais repelentes (Figura 1). A maior repelência consequentemente

¹ A repelência hídrica foliar (RHF) é uma característica funcional dependente de diferentes características estruturais da folha, como rugosidade, tricomas e ceras que afetam diretamente a capacidade da folha de repelir água proveniente de fontes externas (i.e., chuva, neblina) de sua superfície (Neinhuis e Barthlott 1997; Rosado e Holder 2013). Dentre as características funcionais potencialmente capazes de descrever a resposta das plantas à colonização epifílica, a RHF é indicada na literatura como uma das mais relevantes (Holder 2007; Rosado e Holder 2013). A hidrofília pode facilitar infecções promovendo a aderência de agentes patogênicos na superfície foliar (Reynolds et al. 1989; Evans et al. 1992) e sugere-se que a formação de um filme de água na superfície foliar pode beneficiar o estabelecimento de organismos epifílicos (Holder 2007; Pinokiyo et al. 2006).

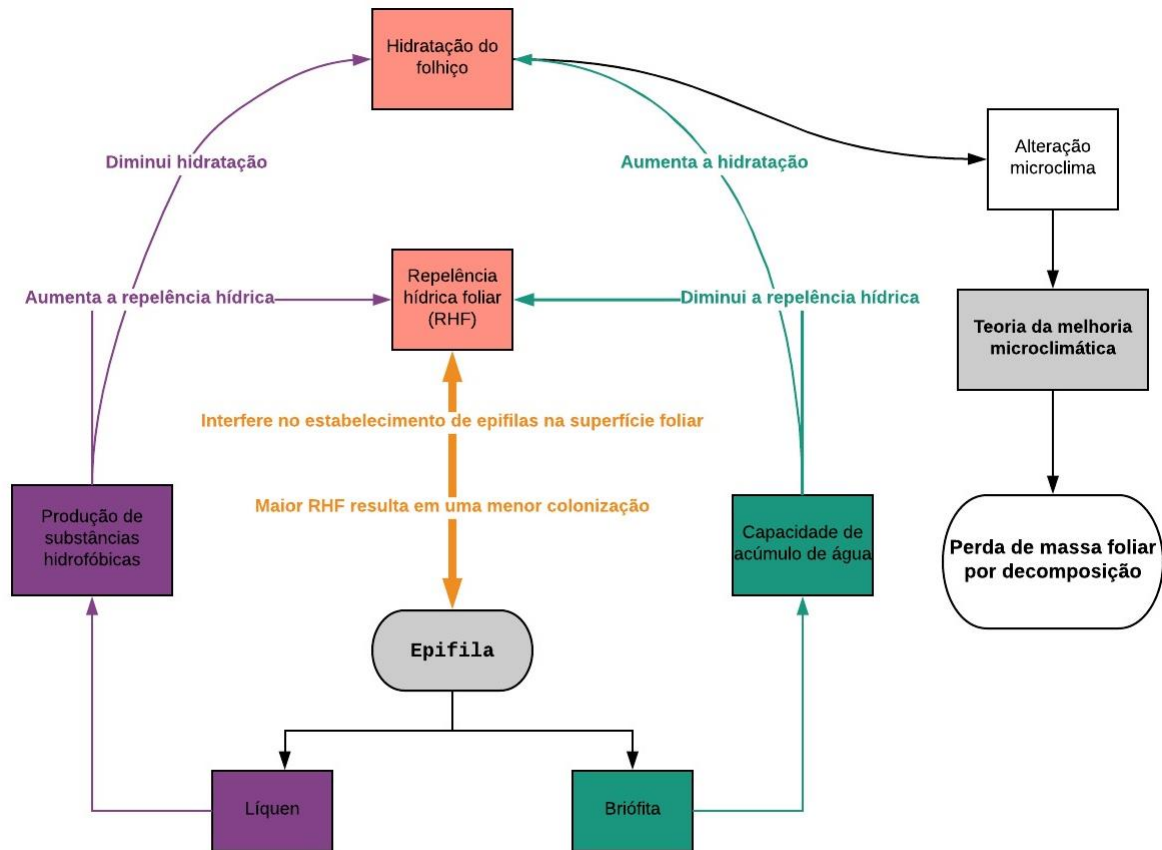
atuaria reduzindo a hidratação do folhicho. A segunda via se dá pelas briófitas e sua estrutura ramificada e a presença de células especializadas que promovem um alto acúmulo de água, tornando as superfícies foliares mais hidrofílicas (Ruinen 1961). Contrariamente aos líquens, a menor repelência hídrica aumenta a hidratação do folhicho (Figura 1). Similarmente, algas e bactérias possuem a mesma capacidade de aumentar a hidrolifia (Ruinen 1961).

O fato de haver possibilidade de hidratação diferencial do folhicho em função de uma mediação proporcionada por líquens e briófitas é o pano de fundo teórico com conexão direta com a teoria da melhoria microclimática (TMM) (Figura 1). Na TMM, espécies com características físicas capazes de proporcionar condições favoráveis facilitam a decomposição das espécies co-ocorrentes no folhicho (Wardle et al. 2003; Makkonen et al. 2013). De fato, as características das epifilas capazes de afetar a repelência hídrica foliar podem exercer efeitos como absorção de água pelos tecidos foliares (Zimmermann et al. 2007), na interceptação de precipitação no dossel (Hölscher et al. 2004), ou no folhicho ao tornar o microclima favorável ao processo de decomposição (Asplund e Wardle 2016).

O estudo experimental conduzido por Wardle et. al. (2003), que consistiu na avaliação dos efeitos de diferentes combinações de folhicho na decomposição, constatou que as maiores taxas de perda de nitrogênio ocorreram em espécies associadas a briófitas. A hipótese explicativa para esse efeito fundamenta-se na lenta decomposição de musgos e na sua capacidade em aumentar a umidade na camada de folhicho. Em florestas tropicais, as briófitas e os líquens não estão restritos a ocupação da superfície foliar, o seu estabelecimento também ocorre em ramos e caules. A maioria dos trabalhos realizados com o objetivo de investigar a capacidade acúmulo de água em líquens e briófitas, se restringe aos ramos e caules (Pipker et al. 2006; Villegas et al. 2008) e tem negligenciado seus efeitos sobre as folhas.

Uma vez que as condições microclimáticas, como a umidade na camada do folhicho, podem influenciar o processo de decomposição, as epifilas podem ter um papel chave nesse processo por intermédio da hidratação e repelência de água do folhicho (Figura 1). Tendo em vista todo este corpo teórico exposto acima, esta dissertação fundamenta-se na investigação inédita da interação entre líquens e briófitas e características de molhabilidade do folhicho, sobre o processo de decomposição. O papel da RHF e epifilas tem sido apontado como fundamental para o desenvolvimento de modelos ecohidrológicos mais robustos (Rosado e Holder 2013) e o presente estudo busca ampliar este entendimento a partir da compreensão do papel de briófitas e líquens no acúmulo de água no folhicho e de que maneira ambos os tipos de epifilas podem contribuir diferencialmente para a decomposição.

Figura 1 - Mapa conceitual descrevendo a relação prevista entre epifilas (briófitas e líquens) e decomposição.



Legenda: Em vermelho características que descrevem a variável teórica molhabilidade; em verde o efeito das briófitas sobre as variáveis que descrevem molhabilidade do folheto (RHF e hidratação); em laranja o efeito da RHF sobre as epifilas; em roxo o efeito dos líquens sobre as variáveis que descrevem a molhabilidade do folheto (RHF e hidratação).

Fonte: A autora, 2018.

1.1 Objetivo

Avaliar a contribuição relativa das epifilas briófitas e líquens sobre as taxas de decomposição do folheto.

1.2 Hipótese

- i) Folhas com briófitas apresentarão menor repelência hídrica foliar, maior hidratação e maior taxa de decomposição foliar; folhas com líquens apresentarão maior repelência hídrica foliar, menor hidratação e menor taxa de decomposição foliar.
- ii) A taxa de decomposição foliar será negativamente relacionada a repelência hídrica foliar.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área da coleta e espécies amostradas

A coleta do folhíço para o experimento de decomposição e mensuração da repelência hídrica foliar ocorreu em dezembro de 2016 na Floresta Nacional dos Tapajós (FLONA), (2,51 ° S, 54,58 ° W) ao sul da cidade de Santarém, próximo ao quilômetro 67 da rodovia Santarém-Cuiabá BR-163. A FLONA possui clima do Tipo AmW (Köppen), classificado como tropical, no qual a temperatura média do dia mais frio do ano é superior a 18 °C, com estação seca de maio a outubro, e precipitação anual de 1800 mm. A partir de informações de inventários florísticos realizados na FLONA, escolhemos seis espécies de plantas vasculares para coleta do seu folhíço. A coleta ocorreu em um transecto de 1km de extensão que abrange uma área de 40 km² (Tabela 1). O material foi coletado na camada superficial da serapilheira. O folhíço selecionado para a coleta era constituído de folhas com aparência de recém caído e coberto por epifilas briófitas, epifilas líquens ou sem cobertura epifilica. Foi evitada a coleta de folhíço com sinais de degradação e herbivoria.

Tabela 1 - Espécies utilizadas no experimento com seus respectivos índices de epifilia (IE) e área foliar ocupada (%) por indivíduo.

Espécie	Família	IE	Área foliar coberta (%)
<i>Amphyrox longifolia</i> (A. St.-Hil.) Spreng.	Violaceae	4	>25 - <50
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G.Mey	Areaceae	5	>50 - 100
<i>Coussarea albescens</i> (DC.) Müll.Arg.	Rubiaceae	2	>6 - <12
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Standl.	Sapotaceae	3	>12 - <25
<i>Protium apiculatum</i> Swart	Burceraceae	2	>6 - <12
<i>Rinorea pubiflora</i> (Benth.) Sprague & Sandwith	Violaceae	3	>12 - <25

Fonte: A autora, 2018

2.2 Estimativa de índice de epifilia

O critério de escolha das espécies foi baseado em informações prévias a respeito do índice de epifilia das plantas vasculares vivas. Com base no método visual de classificação de grau de herbivoria proposta por Dirzo e Domingues (1995), realizamos uma adaptação do mesmo de modo a estabelecermos o índice de epifilia (Tabela 2). Para tal estimativa, somente organismos visíveis ao olho nu foram considerados, visto que folhas aparentemente sem epifilas podem conter bactérias e hifas na superfície foliar. Deste modo, portanto, apenas epífilas briófitas e líquens foram considerados em razão de ser uma classificação compatível com o objetivo do presente estudo.

Tabela 2 - Classificação do índice de epifilia de acordo com a cobertura da área foliar, baseado nas classes do nível de herbivoria de Dirzo e Domingues (1995).

Classe de epifilia (i)	Cobertura da área foliar (%)
0	0
1	>0 – <6
2	>6 – <12
3	>12 – <25
4	>25 – <50
5	>50 – 100

Fonte: A autora, 2018.

O índice de epifilia para cada indivíduo da espécie foi calculado com o uso da seguinte fórmula: $IE = \frac{\sum (n_i \times i)}{N}$. Onde: IE= índice de epifilia; n_i = número de folhas na classe de epifilia; i = valor da classe de epifilia; N = número total de folhas do indivíduo.

2.3 Tratamentos

O folhíço coletado foi submetido a quatro tipos de tratamentos: presença de briófitas, presença de líquen, ausência de cobertura epifítica e remoção de cobertura epifítica. O folhíço foi cortado em fragmentos de 1 x 1 cm, para os tratamentos de presença de briófitas e presença de líquen os fragmentos foliares selecionados foram os que tinham área foliar coberta por epífitas acima de 50%, seguindo a classificação proposta por Dirzo e Domingues (1995) para ausência de cobertura os fragmentos foliares selecionados não apresentaram cobertura epifítica visível a olho nu. O processo de remoção das epífitas foi feito com auxílio de algodão puro hidrófilo embebido em água destilada, sem processos mecânicos abrasivos para manter a integridade da cutícula foliar.

2.4 Estimativa de repelência hídrica foliar, experimentos de hidratação do folhíço e decomposição foliar em câmara climática

2.4.1 Repelência hídrica foliar

A repelência hídrica foliar (RHF) foi estimada para cada tratamento a partir do ângulo de contato entre uma gota de água e a superfície da epífita ou da folha (Rosado et al. 2010; Rosado e Holder 2013). A repelência hídrica foliar foi mensurada em seis espécies de plantas vasculares *Amphyrox longifolia*, *Astrocaryum aculeatum*, *Coussarea albescens*, *Manilkara huberi*, *Protium apiculatum* e *Rinorea pubiflora*. Para cada espécie foram feitas dez réplicas por tratamento totalizando 240 réplicas. Um pedaço de folha correspondente a cada tratamento foi cortado e fixado com alfinetes sobre uma plataforma de isopor para aplanar a superfície com a face adaxial voltada para cima, a fim de visualizar o perfil horizontal da folha, com auxílio de uma micropipeta foi adicionada uma gota de 5 microlitros de água deionizada, para representar uma gota de chuva sobre a superfície da folha (Rosado e Holder 2013).

Em seguida, o perfil da gotícula de água sobre a superfície foliar foi fotografado com câmera digital (Kodak PixPro AZ501) na função macro. O software ImageJ, versão 1.37,

(National Institutes of Health, EUA, <http://www.rsd.info.nih.gov/ij/>), foi utilizado para estimar o ângulo de contato da água com a superfície da folha, por meio de uma linha paralela a superfície de contato da gota com a folha e outra linha tangente à base da gota de água (a linha tangente foi ancorada no ponto de contato da superfície da gota com o plano e rotacionada até encostar na gota de água). O ângulo formado por essas duas linhas é o grau de repelência hídrica foliar, segundo Aryal e Neuner (2010), as plantas podem ser categorizadas quanto ao grau de repelência hídrica foliar em super hidrofílicas (0-40°), altamente molháveis (40-90°), molháveis (90-110°), não molháveis (110-130°), altamente não molháveis (130-150°) e super hidrofóbicas (150-180°).

Figura 2 - Repelência hídrica foliar medida como o ângulo de contato entre a superfície da folha e a linha tangente à gota de água.



Legenda: Ângulo de contato entre a superfície da folha e a gota de água e classificação: (a) folha sem colonização da espécie *Protium apiculatum* com RHF de 53,97° classificada como altamente molhável; (b) folha sem colonização da espécie *Coussarea albescens* com RHF 81,12° classificada como altamente molhável; (c) folha coberta por líquen da espécie *Amphyrox sunamensis* com RHF de 156,80° classificada como super hidrofóbica.

Fonte: A autora, 2018.

2.4.2 Experimento de hidratação do folhicho

Além da repelência hídrica foliar, estimamos a perda de água por evaporação ao longo do tempo nos tratamentos. O experimento para avaliar a desidratação do folhicho foi conduzido com as espécies *Amphyrox longifolia*, *Astrocaryum aculeatum*, *Manilkara huberi* e *Rinorea pubiflora* por apresentarem maior quantidade de material foliar disponível e a sua utilização não comprometer o experimento de decomposição.

O folhicho foi cortado em fragmentos de 1 x 1 cm correspondente aos tratamentos briófitas, líquen e sem colonização. Os fragmentos do folhicho foram acondicionados em microcosmos de PVC (6 cm diâmetro x 7 cm altura) (Figura 3), cada microcosmo

correspondeu a uma réplica por tratamento e recebeu 1 g de fragmentos do folhíço, para cada espécie e tratamento foram utilizadas 3 réplicas o que totalizou 36 microcosmos.

Os microcosmos foram saturados com 4 mL de água filtrada em carvão ativado e posteriormente fervida para remover o cloro, o fundo de tecido sintético dos microcosmos possibilitou a lixiviação de água excedente, após a saturação os microcosmos permaneceram em uma câmara climática (LB-41-02-LED, Labtec), com regulação de fotoperíodo de 12/12 h, umidade do ar entre 70 e 80% e temperatura constante de 20 °C. O peso dos microcosmos foi acompanhado em intervalos regulares de 30 minutos por 6 horas diárias, com pesagem em balança de precisão (Série M214A, Bel engineering, 0.001g) por um total de 2880 minutos.

Figura 3 - Microcosmos utilizados no experimento de decomposição.



Fonte: A autora, 2018.

2.4.3 Experimento de decomposição

O experimento de decomposição foi conduzido com as seis espécies de plantas vasculares *Amphyrox longifolia*, *Astrocaryum aculeatum*, *Coussarea albescens*, *Manilkara huberi*, *Protium apiculatum* e *Rinorea pubiflora*. O folhíço foi cortado em fragmentos de 1x1 selecionados para corresponder aos quatro tratamentos: briófita, líquen, sem colonização e

remoção. Para montagem do experimento foram utilizados microcosmos confeccionados em PVC (6 cm diâmetro x 7 cm altura), com fundo de tecido sintético que permitiu a lixiviação de água excedente. Cada réplica foi constituída de um microcosmo com 1g de fragmento do folhíço, o experimento foi composto por 5 réplicas por tratamento, totalizando 20 microcosmos por espécie e 120 microcosmos no total.

No início do experimento foi adicionado “microbial wash”, resultado da lavagem de folhíço parcialmente decomposto coletado no Parque Nacional da Tijuca na cidade do Rio de Janeiro. O folhíço foi acondicionado em um recipiente com água no qual permaneceu durante aproximadamente 72 horas, após agitação foi filtrado e utilizado em seguida (Petrocchi 2017). Os microcosmos permaneceram em uma câmara climática (LB-41-02-LED, Labtec) com regulação de fotoperíodo de 12/12 h, umidade do ar entre 70 e 80% e temperatura constante de 20 °C durante 10 semanas. A cada 48 horas, o material foliar foi pulverizado com 1,2 g água filtrada em carvão ativado e fervida, para manter cada microcosmo com nível méxico de água. O nível méxico de água foi definido a partir de um experimento piloto onde foram geradas curvas de hidratação e desidratação dos microcosmos ao longo do tempo.

No final do período de incubação, o material em decomposição foi colhido e seco durante 72 h a 75 ° C e pesado em balança de precisão (Série M214A, Bel engineering, 0.001g). A perda de massa percentual foi calculada para cada amostra, como a diferença entre a massa seca inicial e final para estimar a porcentagem de perda de massa.

2.5 Análise estatística

Os dados da perda de massa (%) foram analisados utilizando o teste de análise de variância (ANOVA bi-fatorial) para os seguintes efeitos: tratamentos, identidade das espécies e interação entre tratamentos e espécies. A ANOVA também foi utilizada para analisar o efeito dos tratamentos, da identidade das espécies e da interação entre tratamentos e espécies em relação a repelência hídrica foliar. Com a finalidade de atender aos critérios de normalidade e homocedasticidade, os valores da repelência hídrica foliar foram somados ao valor 1 e posteriormente transformados com a utilização da função logaritmo neperiano. Quando a análise de variância indicou diferenças significativas, o teste de Tukey foi realizado para determinar as diferenças entre as médias ao nível de significância $< 0,05$. Utilizamos

uma análise de covariância (ANCOVA) para testar o efeito do tratamento na hidratação (%) e a interação entre o tratamento e a covariável tempo (minutos).

Para testar a relação entre repelência hídrica foliar (variável preditora) e a perda de massa foliar (variável dependente) em cada tratamento e diferenças nos coeficientes angulares/lineares de cada relação, foi utilizada a análise de regressão do eixo padronizado (SMA) (Warton et al. 2006). Utilizamos as médias da repelência hídrica foliar e perda de massa foliar para as seis espécies de plantas vasculares submetidas aos quatro tratamentos (briófita, líquen, sem colonização e remoção). Todas as análises foram realizadas no software R versão 3.3.3, para a análise de SMA foi utilizado o pacote Smatr (Warton et al. 2012).

3 RESULTADOS

3.1 Repelência hídrica foliar e hidratação do folhíço

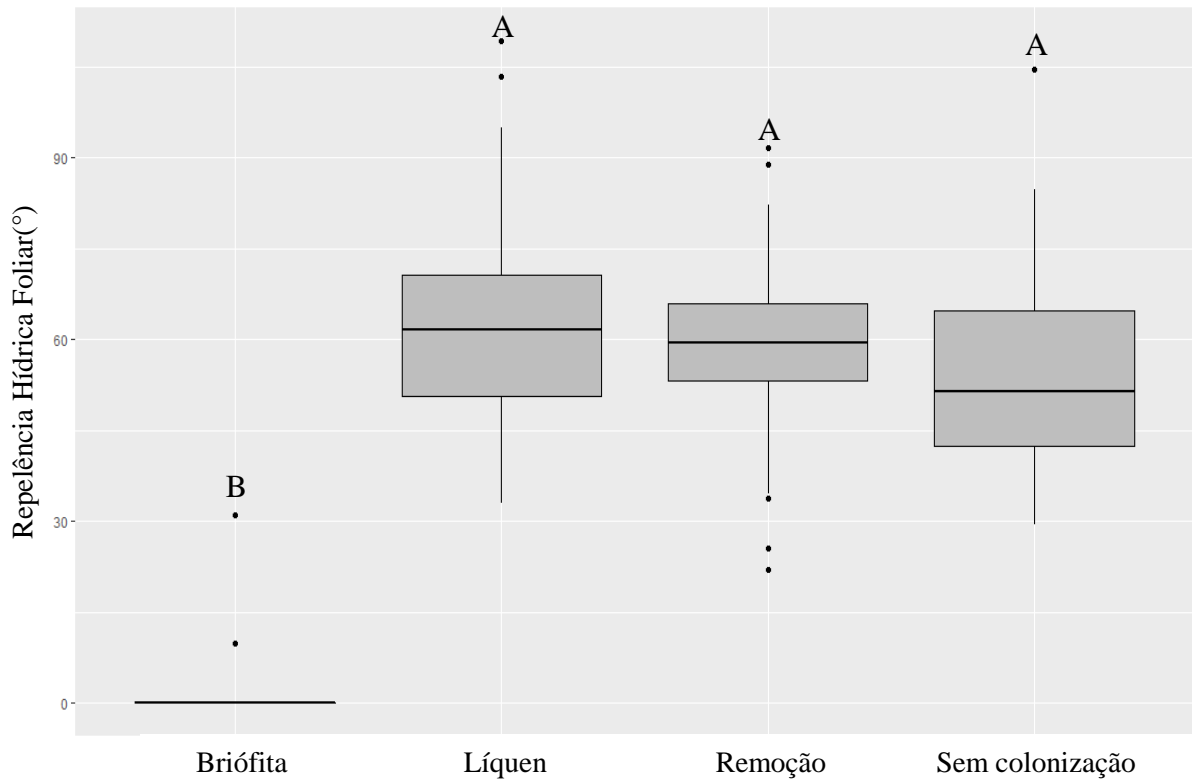
Somente a diferença entre tratamentos foi significativa (Tabela 3), não havendo diferença entre espécies e interação entre tratamento e espécie (Tabela 3). Apenas a RHF do tratamento briófitas apresentou diferença dos demais tratamentos e não houve diferença significativa entre os tratamentos presença de líquen, ausência de colonização e remoção (Figura 4). A repelência hídrica foliar do tratamento briófitas apresentou o menor valor médio de $0,68^\circ \pm 4,19^\circ$, o tratamento com líquen apresentou RHF média de $63,8^\circ \pm 16,59^\circ$, o tratamento sem colonização de $58,40^\circ \pm 13,32^\circ$ (Figura 4). O tratamento com remoção apresentou RHF média de $54,58^\circ \pm 16,48^\circ$ (Figura 4).

Tabela 3 - Resultado da análise de variância bifatorial (ANOVA) na avaliação dos efeitos dos tratamentos, da identidade das espécies e da interação entre tratamentos e espécies quanto a repelência hídrica foliar.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Média dos quadrados	F	P
Tratamento	3	235,16	1884,174	<0,0001
Espécie	5	0,17	1,386	0,231
Tratamento X Espécie	15	0,13	1,018	0,437

Fonte: A autora, 2018.

Figura 4 - Repelência hídrica foliar (°) obtida nos quatro tratamentos (briófitas, líquen, sem colonização e remoção). As letras diferentes representam os tratamentos que diferiram entre si. Teste de Tukey $p < 0,0001$.



Fonte: A autora, 2018.

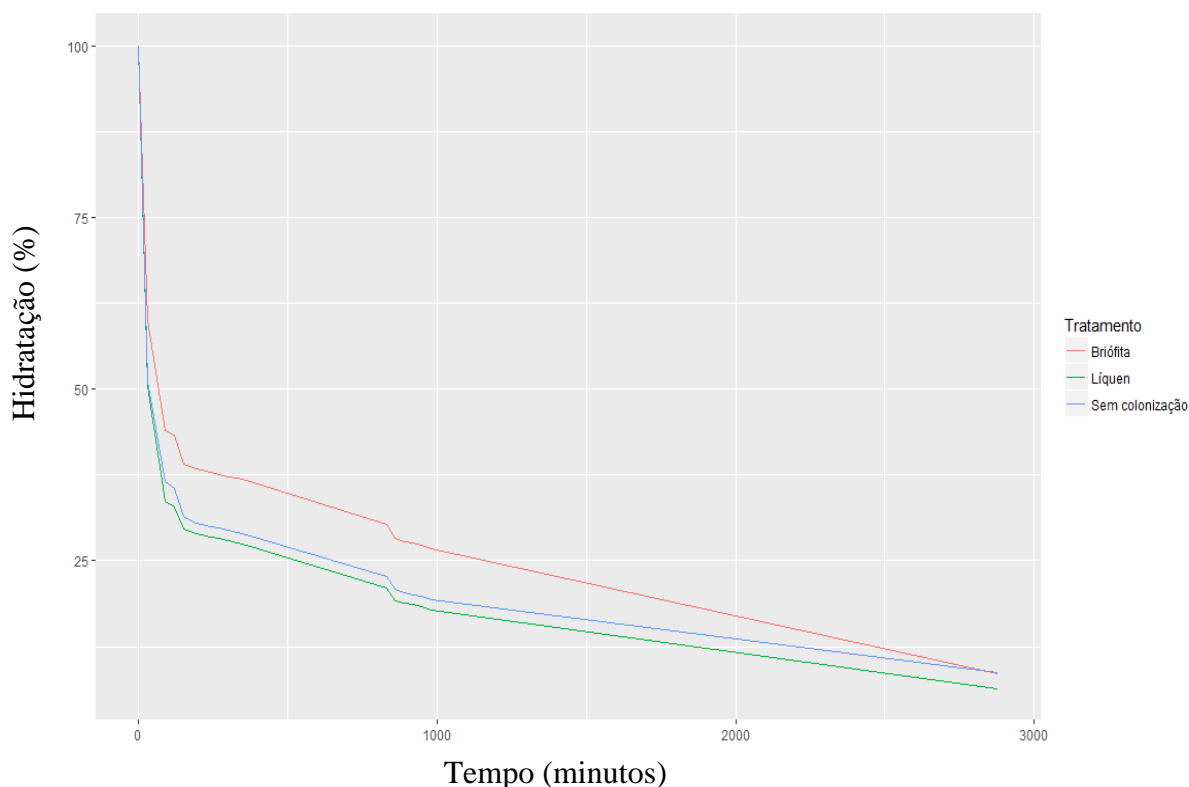
A hidratação (%) do folhíço não diferiu entre os tratamentos, apenas a variável tempo exerceu efeito sobre a hidratação (%) (Tabela 4; Figura 5).

Tabela 4 - Resultado da análise de covariância (ANCOVA) na avaliação dos efeitos dos tratamentos e da interação entre tratamentos e tempo quanto hidratação (%) do folhíço.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Média dos quadrados	F	P
Tratamento	2	388	1,6	0,212
Tempo	1	6530	26,929	<0,0001
Tratamento X Tempo	2	9	0,037	0,963

Fonte: A autora, 2018

Figura 5 - Hidratação (%) nos tratamentos briófitas, líquen e sem colonização ao longo de 2880 minutos.



Fonte: A autora, 2018.

3.2 Experimento de decomposição

Houve um efeito significativo do tratamento e da identidade da espécie em relação a perda de massa foliar (%), enquanto a interação entre o tratamento e as espécies não foi significativa (Tabela 5). O tratamento briófitas apresentou a maior perda de massa com média e erro padrão de $20,25\% \pm 0,79\%$ e o tratamento sem colonização a menor perda de massa com média e erro padrão de $18,63\% \pm 0,67\%$. O teste de Tukey mostrou uma diferença na perda de massa (%), somente entre o tratamento briófitas e o tratamento sem colonização, não foram encontradas diferenças significativas entre a perda de massa (%) dos tratamentos briófitas, líquen e remoção (Figura 6).

A espécie *Rinorea pubiflora* obteve o maior valor médio de perda de massa com média e erro padrão de $20,05\% \pm 0,73\%$ e diferiu significativamente das espécies *Astrocaryum aculeatum* ($18,57\% \pm 0,8\%$) e da espécie *Manilkara huberi* ($15,75\% \pm 0,55\%$) que obteve o menor valor médio de perda de massa. A espécie *Manilkara huberi* também diferiu das

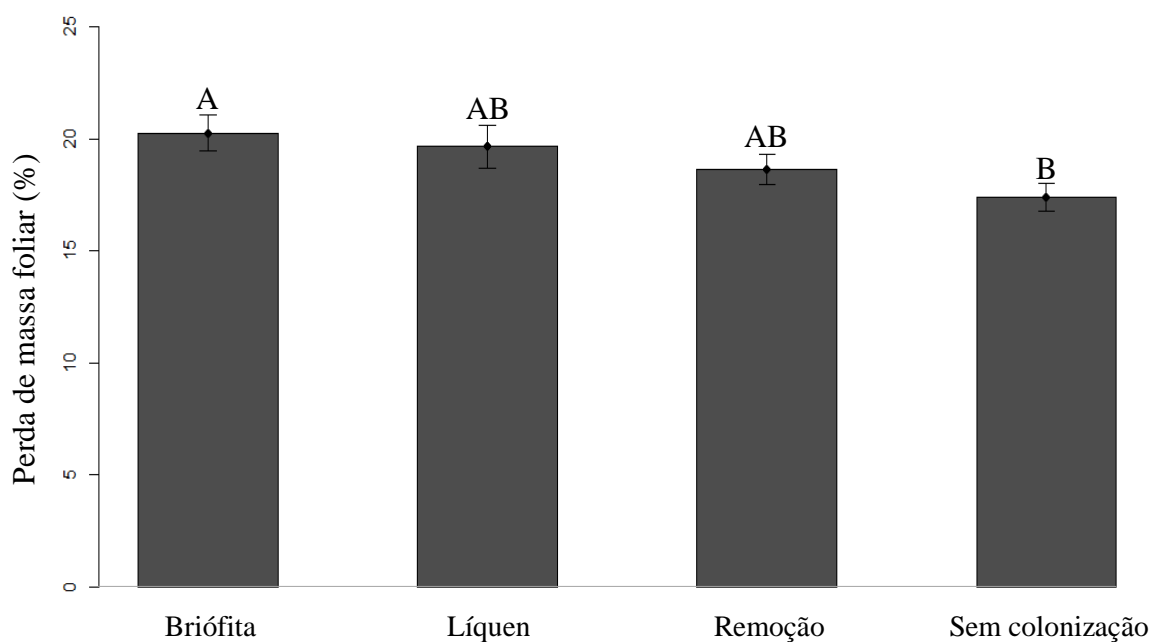
espécies *Coussarea albescens* ($19,66\% \pm 1,48\%$) e *Amphyrox longifolia* ($20,06\% \pm 0,74\%$) (Figura 7).

Tabela 5 - Resultado da análise de variância (ANOVA) na avaliação dos efeitos dos tratamentos, da identidade das espécies e da interação entre tratamentos e espécies quanto a perda de massa foliar (%).

Fonte de variação	Graus de liberdade	Média dos quadrados	F	P
Tratamento	3	42,96	3,494	0,01
Espécie	5	91,19	7,417	<0,0001
Tratamento X Espécie	15	20,03	1,629	0,08

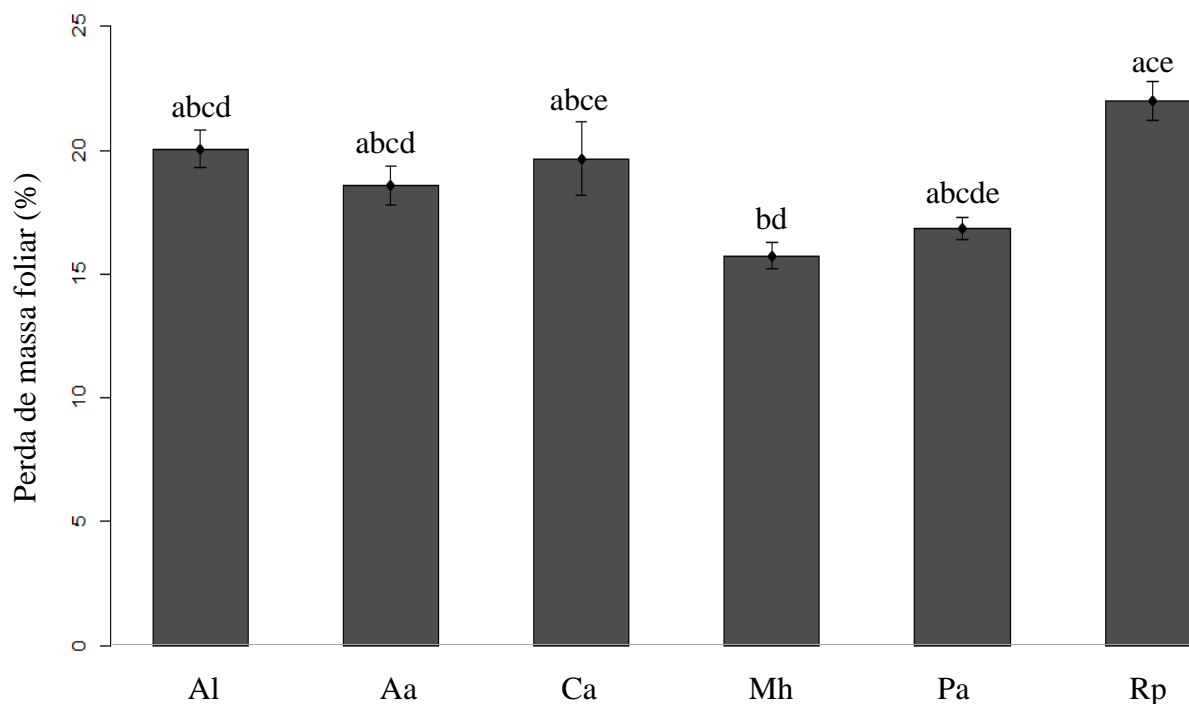
Fonte: A autora, 2018.

Figura 6 - Perda de massa foliar (média \pm erro padrão) nos quatro tratamentos (briófita, líquen, sem colonização e remoção), as letras representam os tratamentos que diferiram entre si. Teste de Tukey $p < 0,05$.



Fonte: A autora, 2018

Figura 7- Perda de massa foliar média considerando todos os tratamentos (briófita, líquen, sem colonização e remoção) (média \pm erro padrão) para as seis espécies de plantas vasculares.



Legenda: *Amphyrox longifolia* (Al), *Astrocaryum aculeatum* (Aa), *Coussarea albescens* (Ca), *Manilkara huberi* (Mh), *Protium apiculatum* (Pa), *Rinorea pubiflora* (Rp). As letras representam as espécies que diferiram entre si. Teste de Tukey $p < 0,05$.

Fonte: A autora, 2018.

O resultado da SMA não demonstrou uma associação significativa entre a os valores médios de repelência hídrica foliar e o valor médio da perda de massa foliar para cada espécie nos tratamentos briófitas, líquen, sem colonização e remoção. Os quatro tratamentos (briófitas, líquen, sem colonização e remoção) não diferiram quanto a inclinação e elevação (Tabela 5).

Tabela 6 - Resultado da análise padronizada de regressão do eixo principal (SMA) de combinações de repelência hídrica foliar (RHF) e perda de massa foliar (%) para 6 espécies de plantas vasculares.

X	Y	Tratamento	r^2	P	Inclinação	Elevação	Inclinação entre grupos(P)
RHF	Perda massa foliar	Briófita	0.05	0.65	-17.82	21.61	0.88
		Líquén	0.07	0.60	28.45	-97.96	
		Remoção	0.06	0.63	30.51	-105.11	
		Sem colonização	0.09	0.54	-69.57	-69.57	

Fonte: A autora, 2018.

4 DISCUSSÃO

No presente estudo obtemos resultados não esperados que abrem a possibilidade de novas linhas de investigação sobre o papel de epifilas sobre a decomposição e a necessidade de incorporar características funcionais adicionais nesta avaliação. Como esperado as epifilas briófitas modificaram a repelência hídrica foliar, entretanto o seu efeito sobre a decomposição diferiu apenas do tratamento sem colonização. O efeito dos líquens sobre a repelência hídrica e decomposição não foram detectados no presente estudo. Apesar do efeito das epifilas sobre a decomposição não se dar conforme o esperado, a diferença significativa entre os tratamentos com briófitas e sem colonização indica que há um papel destes organismos sobre a decomposição quando comparadas aos líquens.

A variação encontrada na perda de massa foliar entre as espécies pode ser atribuída a variabilidade das características funcionais das espécies selecionadas. Entretanto, não podemos afirmar quais foram as características responsáveis por tal variação entre as espécies, em razão de mensurarmos apenas características relacionadas a molhabilidade do folhio.

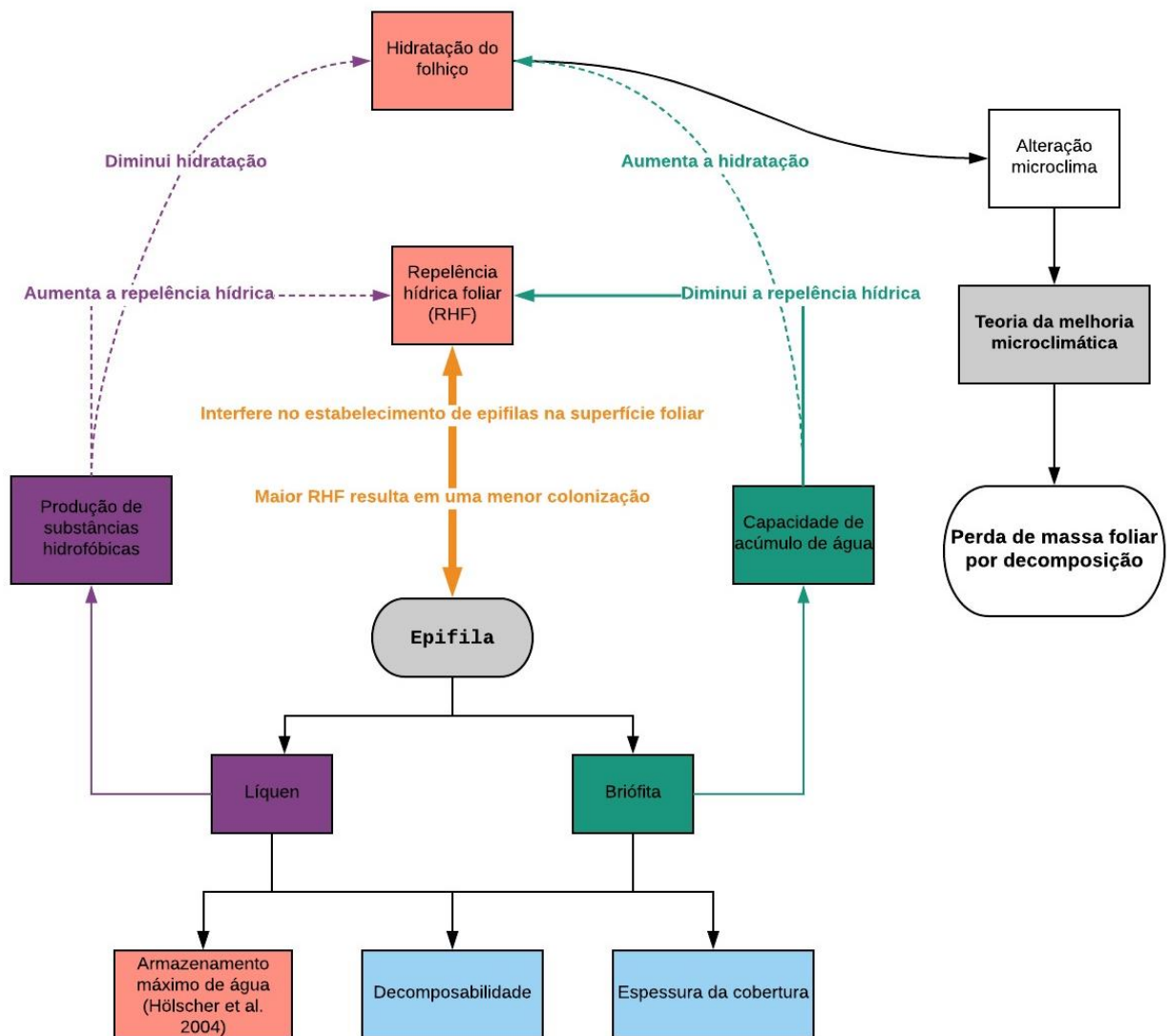
Com base nestes resultados propomos que o mapa conceitual apresentado na Introdução, e reapresentado na presente seção, ganhe novos componentes o que, embora aumente a complexidade das relações de causa e efeito, pode aumentar o grau de precisão do nosso modelo teórico-conceitual (Figura 8).

4.1 Remodelando o mapa conceitual a partir da inclusão de novas características

Avaliando as RHF em termos das categorias de molhabilidade propostas por Aryal e Neuner (2010), a presença de briófitas na superfície foliar foi capaz de alterar a molhabilidade da folha ao apresentarem repelência média de $0,6^\circ$ com classificação na categoria de super-hidrofilicas ($0-40^\circ$). Estes valores indicam que as briófitas tornam o folhio mais molhável, em comparação aos demais tratamentos que foram classificados como altamente molháveis ($40-90^\circ$). Corroborando o fato das briófitas reterem entre 500% e 1200% de água em relação a sua massa seca (Proctor 2000), sendo indicadas como o componente mais importante para o estoque de água na filosfera (Freiberg 1997). Entretanto, isto não foi o suficiente para acelerar

a decomposição em relação aos demais tratamentos (à exceção do tratamento de sem colonização), tal fato contraria o que seria esperado pela Teoria da Melhoria Microclimática.

Figura 8 - Mapa conceitual remodelado das relações significativas e não significativas entre o estabelecimento de epifilas (briófitas e líquens), repelência hídrica foliar e decomposição.



Legenda: Em vermelho características que descrevem a variável teórica molhabilidade; em verde o efeito das briófitas sobre as variáveis que descrevem molhabilidade do folhíço (RHF e hidratação); em laranja o efeito da RHF sobre as epifilas; em roxo o efeito dos líquens sobre as variáveis que descrevem a molhabilidade do folhíço (RHF e hidratação); em azul os componentes adicionais sugeridos para avaliação do efeito das epifilas sobre o processo de decomposição; o armazenamento máximo de água é uma característica adicional sugerida, e relacionada a molhabilidade e portanto está indicado com a cor vermelha. As linhas de conexão tracejadas indicam as relações que não foram significativas, as linhas contínuas indicam a relação significativa encontrada entre as briófitas e a diminuição da RHF.

Fonte: A autora, 2018.

Um aspecto fundamental que deve ser incorporado na avaliação do efeito das epífilas sobre a decomposição (e sobre qualquer processo ecológico) está relacionado à longevidade/decomposibilidade das epífilas (Figura 8). Ou seja, apesar das briófitas apresentarem maior molhabilidade e tornarem o microclima favorável para a decomposição, a alta molhabilidade faz com que as briófitas também possam se decompor primeiro que as plantas vasculares. De fato, tal como observamos ao longo do experimento, as adições de água nos microcosmos resultavam em um processo de “lavagem epifílica” reduzindo a cobertura do folhíço no tratamento com briófita. Curiosamente, a decomposição das briófitas em experimentos realizados no ártico foi cinco vezes menor quando comparadas a plantas vasculares submetidas as mesmas condições (Lang et al. 2009). Tal como observado por estes autores, e previsto pela Teoria da Melhoria Microclimática, a sua lenta decomposição e capacidade de reter mais água possibilitariam um aumento da umidade na camada de folhíço e, por consequência, a manutenção de um microclima favorável à decomposição das espécies co-ocorrentes. Neste sentido, o fato de termos observado que as briófitas se decompueram rapidamente em comparação as plantas vasculares, resultou no fato de que os tratamentos não apresentavam mais a mesma classe de cobertura foliar epifílica do início do experimento.

Este contraste entre nossos resultados e os de Lang et al. (2009) trazem a tona o fato de que prever o efeito das espécies sobre processos ecossistêmicos com base na forma de vida, como no presente estudo ao separar briófita e líquen (Figura 9), pode não ser a melhor abordagem, uma vez que prescinde do framework conceitual de características funcionais de resposta-efeito (Rosado et al. 2013; Rosado et al. 2016). Enquanto características de resposta definem “how an organism responds to an environmental driver” (Lavorel e Garnier 2002, Lavorel et al. 2013), características de efeito, que não necessariamente são as mesmas que definem resposta, são “traits determining ecosystems processes such as primary productivity and decomposition and the functional role of species in affecting other organisms and trophic levels” (Rosado et al. 2016). Neste sentido, ainda que espécies de briófita sejam altamente capazes de reter muita água (Lang et al. 2009; presente estudo), não há como assumir que as decomposibilidades sejam as mesmas entre espécies de briófitas. Por exemplo, uma causa para a lenta decomposição de algumas briófitas é sua concentração de compostos fenólicos semelhantes a lignina e compostos recalcitrantes (Longton 1992). No entanto, registra-se uma grande variação na decomposibilidade espécie-específica de briófitas (Lang et al. 2009; Rice e Cornelissen 2014) fazendo com que algumas espécies apresentem comportamento semelhante ao observado no presente estudo. Portanto, não se pode esperar que todas as espécies de briófitas se comportem da mesma forma em termos de efeito uma vez que podem

possuir diferentes características de resposta frente a um acúmulo mais duradouro de água que, em última análise, contribui para a menor longevidade do organismo.

Adicionalmente, é importante notar que apesar das espécies nos tratamentos com briófitas apresentarem a mesma porcentagem de cobertura da superfície foliar, essa cobertura não se deu de forma homogênea. Observamos que algumas espécies como *Rinorea pubiflora* e *Astrocaryum aculeatum* apresentaram uma cobertura de briófitas muito espessa em relação às demais. A rápida decomposição das briófitas se deu primeiramente nestas duas espécies o que pode estar associado a um maior acúmulo de água, o que aceleraria a decomposição. Neste sentido portanto, sugerimos que a Teoria da Melhoria Microclimática esteja atuando sobre a própria epífita e ressaltamos a necessidade de incluir a espessura da cobertura de epifitas como mais um componente no modelo conceitual (Figura 9, em azul).

A partir deste entendimento sobre a heterogeneidade dentro de uma forma de vida é possível chegar a uma explicação que descreva o motivo pelo qual a decomposição do tratamento com líquens e a repelência hídrica foliar não diferiu dos demais tratamentos. Tal seria consequência da heterogeneidade de características de resposta dos líquens à retenção hídrica tais como a morfologia do talo (Valladares 1998), presença de compostos hidrofóbicos (Lakatos et al. 2006; Honegger 2007) e mucilagem que facilita a absorção de água (Zimmermann, 2007). Ou seja, alguns líquens possuem capacidade de reter água, ainda que três vezes mais baixa em comparação as briófitas (Pipker et al. 2006), enquanto outros apresentam alta repelência hídrica foliar (Lakatos et al. 2006).

Essa amplitude de resposta dos líquens e das briófitas faz com que seja necessária uma abordagem que inclua as suas características funcionais, como o armazenamento máximo de água (Hölscher et al. 2004). Esta característica funcional é medida por intermédio de aplicação de água nas folhas e posterior drenagem. A diferença entre a quantidade de água drenada e a água aplicada será a capacidade máxima de armazenamento de água, e representa a capacidade de interceptação de água.

Uma vez que a relação negativa entre repelência hídrica foliar e retenção hídrica ainda é controversa na literatura, a hidrofobicidade das folhas pode não representar uma maior drenagem de água da superfície foliar (Matos e Rosado 2016). Portanto, para descrever de maneira eficiente as propriedades que descrevem a variável teórica molhabilidade do folheto (i.e., repelência e desidratação) é necessário a inclusão da capacidade de armazenamento máxima de água (Figura 9). Em função da heterogeneidade de organismos que compõem os líquens, o tratamento de remoção pode não ter diferido dos demais em função da impossibilidade de remoção das hifas dos líquens que podem penetrar pelos estômatos e

manter pequenos filmes de água (Burgess e Dawson 2004) e afetar a decomposição. Neste sentido, apenas o tratamento sem colonização apresentou uma homogeneidade (folhas sem colonização prévia) que levou à uma diferença do tratamento com Briófitas.

Apesar de não termos clareza quanto aos mecanismos que levaram ao presente resultado, levantamos hipóteses que adicionam complexidade à avaliação do papel de organismos epífilicos sobre o processo de decomposição. Desta forma, espera-se que avaliações que objetivem essa investigação devam contemplar os elementos adicionais que sugerimos aqui (Figura 8).

No que tange a influência das epifilas sobre outros processos ecossistêmicos, nossos resultados apontam em uma direção importante dadas as alterações na repelência hídrica foliar e retenção hídrica. Rosado e Holder (2013) sugerem que modelos ecohidrológicos contemplem a repelência hídrica foliar uma vez que esta variável pode afetar processos como interceptação de água da chuva pela vegetação. Neste sentido, uma vez que a presença de epifilas briófitas influenciam a molhabilidade foliar florestas que apresentem diferenças quanto a proporção destes organismos podem apresentar variações em processos ecohidrológicos e, portanto, alterar as condições ambientais relacionadas à decomposição.

Apesar da onipresença de organismos epífilicos em espécies vegetais de diferentes ambientes (Aguillar et al 2017), sua influência sobre processos ecológicos em diferentes escalas ainda é escasso (Friesen et al. 2011) e o grau de complexidade associado à inclusão destes organismos (Figura 8) ressalta a não trivialidade da mesma. No entanto, um dos rumos apontados para estudos futuros da ecologia é considerar a relevância destes organismos nos mais diferentes níveis de investigação (Frisen et al. 2011). Isto advém do fato de que que até mesmo processos como filtragem ambiental só podem ser compreendidos a partir do modo como epifilas e outros microrganismos favorecem a permanência das plantas em um dado local, já que passar por um filtro ambiental não depende das características isoladas de um organismo (Aguillar et al 2017).

CONCLUSÃO

- A investigação do papel de mediação das epifilas no processo de decomposição deve incluir medidas adicionais, como a espessura da cobertura de epifilas e a capacidade de armazenamento de água das epifilas.
- A detecção do papel das epifilas sobre processos como a decomposição, passa pela necessidade de inclusão das características dos organismos que compõem a filosfera, além de identificar como estes organismos afetam as características funcionais das plantas para compreendermos a resposta da planta e para ampliar a compreensão de como o efeito exercido por estes organismos se propaga para o funcionamento do ecossistema.
- Ainda que as lacunas mencionadas acima precisem ser preenchidas, a importância do papel das briófitas sobre o processo de decomposição indica a importância de tais organismos mesmo em níveis hierárquicos superiores, neste caso, ligados ao funcionamento do ecossistema.

REFERÊNCIAS

- Aerts R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*. 79: 439–449.
- Aguilar-Trigueros CA, Rillig MC, Ballhausen M-B. 2017. Environmental Filtering Is a Relic. A Response to Cadotte and Tucker. *Trends in Ecology & Evolution*. 32(12): 882-884.
- Anthony PA, Holtum JAM, Jackes BR. 2002. Shade acclimation of rainforest leaves to colonization by lichens. *Functional ecology*. 16(6):808-816.
- Aryal B, Neuner G. 2010. Leaf wettability decreases along an extreme altitudinal gradient. 162(1):1–9. doi:10.1007/s00442-009-1437-3
- Asplund J, Wardle DA. 2017. How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties. *Biological Reviews*. 92(3):1720-1738.
- Baker KF, Cook RJ. 1974. *Biological control of plant pathogens*. San Francisco: WH Freeman and Company.
- Bentley BL, Carpenter EJ. 1984. Direct transfer of newly-fixed nitrogen from free-living epiphyllous microorganisms to their host plant. *Oecologia*. 63: 52-56.
- Bentley, BL. 1987. Nitrogen fixation by epiphylls in a tropical rain forest. *Ann. M. Bot. Gard.* 74: 234-241.
- Bunster L, Fokkema NJ, Schippers B. 1989. Effect of surface- active *Pseudomonas* spp. on leaf wettability. *Applied and Environmental Microbiology*. 55:1340–1345.
- Burd, M. 2007. Adaptive function of drip tips: a test of the epiphyll hypothesis in *Psychotria marginata* and *Faramea occidentalis* (Rubiaceae). *Journal of Tropical Ecology*. 23:449-455
- Burgess SSO, Dawson TE. 2004. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell and Environment*. 27: 1023–1034.
- Burkhardt J. 2010. Hygroscopic particles on leaves: Nutrients or desiccants?. *Ecological Monographs*. 80: 369–399.
- Coley PD, Kursar TA, Machado J-L. 1993 Colonization of Tropical Rain Forest Leaves by Epiphylls: Effects of Site and Host Plant Leaf Lifetime. *Ecological Society of America*. 74(2):619–623.
- Coley PD, Kursar TA. 1996. Causes and consequences of epiphyll colonization. 337–362. doi:10.1007/978-1-4613-1163-8_12
- Dirzo R, Domínguez CA. *Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 304-325, 1995.

- Eller CB, Lima AL, Oliveira RS. 2013. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist* 199: 151–162.
- Fernández V, Bahamonde HA, Peguero-Pina JJ, Gil-Pelegrín E, Sancho-Knapik D, Gil L, Goldbach HE, Eichert T. 2017. Physico-chemical properties of plant cuticles and their functional and ecological significance. *Journal of Experimental Botany*. 68(19):5293-5306.
- Freiberg E. 1998. Microclimatic parameters influencing nitrogen fixation in the phyllosphere in a Costa Rican premontane rain forest. *Oecologia*. 117(1-2):9-18.
- Friesen M, Porter SS, Stark SC, von Wettberg EJ, Sachs JL, Martinez- Romero E. 2011. Microbially Mediated Plant Functional Traits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42:23–46. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-102710-145039
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*. 85(9):2630-2637.
- Hanson DT, Rice S.K. 2014. *Photosynthesis in bryophytes and early land plants*. New York: Springer.
- Holder CD. 2007. Leaf water repellency of species in Guatemala and Colorado (USA) and its significance to forest hydrology studies. *336(1–2):147–154*. doi:10.1016/j.jhydrol.2006.12.018
- Hölscher D, Köhler L, Van Dijk AI, Bruijnzeel LS. 2004. The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Hydrology*. 292(1):308-322.
- Honegger R. 2006. Water relations in lichens. In: Gadd GM, Watkinson SC, Dyer P, editors. *Fungi in the environment*. Cambridge. Cambridge University Press. p. 185-200.
- Ivey CT, De Silva NA. 2001. Test of the Function of Drip Tips. *Biotropica*. 33(1):188-191.
- Jones JDG, Dangl JL. 2006. The plant immune system. *Nature*. 444: 323–329.
- Knoll D, Schreiber L. 1998. Influence of epiphytic micro-organisms on leaf wettability: wetting of the upper leaf surface of *Juglans regia* and of model surfaces in relation to colonization by micro- organisms. *New Phytologist* 140: 271–282. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1998.00269.x
- Knoll D, Schreiber L. 2000. Plant–microbe interactions: wetting of ivy (*Hedera helix* L.) leaf surfaces in relation to colonization by epiphytic microorganisms. *Microbial Ecology*. 40:33–42. DOI: 10.1007/s002480000012
- Lakatos M, Rascher U, Büdel B. 2006. Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *New phytologist*. 172(4):679-695.

- Lang SI, Cornelissen JHC, Klahn T, Van Logtestijn RSP, Broekman R, Schweikert W, Aerts R. 2009. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *Journal of Ecology*. 97(5):886–900. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x
- Last, FT. 1955. Seasonal incidence of *Sporobolomyces* on cereal leaves. *Transactions of the British Mycological Society*. 38(3): 221-239.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. 16:545-556.
- Lavorel S, Storkey J, Bardgett RD, Bello F, Berg MP, Roux X, Moretti M, Mulder C, Pakeman RJ, Díaz S, et al. 2013. A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*. 24(5):942-948.
- Longton RE. 1992. The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. In: Bates JW, Farmer AM, editors. *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon Press, Oxford. p. 32-76.
- Lücking R, Bernecker-Lücking A. 2005. Drip-tips do not impair the development of epiphyllous rain-forest lichen communities. *Journal of tropical ecology*. 21(2):171-177.
- Makkonen M, Berg MP, van Logtestijn RSP, van Hal JR, Aerts R. 2013. Do physical plant litter traits explain non-additivity in litter mixtures? A test of the improved microenvironmental conditions theory. *Oikos*. 122(7):987–997. doi:10.1111/j.1600-0706.2012.20750.x
- Matos IS, Rosado BHP. 2016. Retain or repel? Droplet volume does matter when measuring leaf wetness traits. *Annals of botany*. 117(6):1045-1052.
- Monge-Nájera J, MA Blanco. 1995. The influence of leaf characteristics on epiphyllic cover: a test of hypotheses with artificial leaves. *Tropical Bryology*. 11:5–9.
- Mueller, UG, B Wolf-Mueller. 1991. Epiphyll deterrence to the leafcutter ant *Atta cephalotes*. *Oecologia*. 86(1):36-39.
- Neinhuis C, Barthlott W. 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. *Annals of Botany*. 79(6):667–677.
- Oliveira RS, Dawson T, Burgess. SSO. 2005. Evidence for direct water absorption by the shoot of the desiccation-tolerant plant *Vellozia flavicans* in the savannas of central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 21: 585–588.
- Petrocchi, S. 2017. 2015. Flutuação na disponibilidade de água e sua interação com características funcionais no direcionamento do processo de decomposição [dissertação]. [UFRJ(RJ)]. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Pinokiyo A, Singh KP, Singh JS. 2006. Leaf colonizing lichens: their diversity, ecology and future prospects. *Current Science*. 90(4):509-518.

- Proctor MCF. 2000. Physiological ecology. In: Shaw AJ, Goffinet B, editors. *Bryophyte Biology*. Cambridge. Cambridge University Press. P. 225–247.
- Pypker TG, Unsworth MH, Bond BJ. 2006. The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. I. Laboratory measurements of water storage. *Canadian Journal of Forest Research*. 36(4):809–818.
- Rice SK, Cornelisse NJ, Hans C. 2014. Best practices for measuring photosynthesis at multiple scales. In: *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. Springer. Dordrecht. P. 79-93.
- Rosado BHP, de Mattos EA. 2010. Interspecific variation of functional traits in a CAM-tree dominated sandy coastal plain. *Journal of Vegetation Science* 21:43–54. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01119.x
- Rosado BHP, Dias ATC, de Mattos EA. 2013. Going back to basics: Importance of ecophysiology when choosing functional traits for studying communities and ecosystems. *Natureza & Conservação*. 11(1):15–22. doi:10.4322/natcon.2013.002
- Rosado BHP, Holder CD. 2013. The significance of leaf water repellency in ecohydrological research: A review. *Ecohydrology*. 6(1):150–161. doi:10.1002/eco.1340
- Rosado BHP, Oliveira RS, Aidar MPM. 2010. Is leaf water repellency related to vapor pressure deficit and crown exposure in tropical forests?. *Acta Oecologica*. 36: 645–649. DOI: 10.1016/j.actao.2010.10.001
- Ruinen J. 1961. The phyllosphere. *Plant and soil*. 15(2): 81-109.
- Schreiber L, Krimm U, Knoll D, Sayed M, Auling G, Kroppenstedt RM. 2005. Plant–microbe interactions: identification of epiphytic bacteria and their ability to alter leaf surface permeability. *New Phytologist*. 166(2):589-594.
- Smith WK, McClean TM. 1989. Adaptive Relationship Between Leaf Water Repellency, Stomatal Distribution, and Gas Exchange. *American Journal of Botany*. 76: 465–469.
- Sutherland WJ, Freckleton RP, Godfray HCJ, Beissinger SR, Benton T, Cameron DD, Carmel Y, Coomes DA, Coulson T, Emmerson MC, et al. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*. 101(1):58–67. doi:10.1111/1365-2745.12025
- Toomey M, Roberts D, Nelson B. 2009. Remote Sensing of Environment The influence of epiphylls on remote sensing of humid forests. *Remote Sensing of Environment*. 113: 1787–1798.
- Valladares F, Sancho LG, Ascaso C. 1998. Water storage in the lichen family Umbilicariaceae. *Plant Biology*. 111(2):99-107.
- Villegas JC, Tobón C, Breshears DD. 2008. Fog interception by non-vascular epiphytes in tropical montane cloud forests: dependencies on gauge type and meteorological conditions. *Hydrological Processes*. 22:2484–2492.

Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*. 116(5):882-892.

Wardle DA, Nilsson MC, Zackrisson O, Gallet C. 2003. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil biology and biochemistry* . 35(6):827–835. doi:10.1016/S0038-0717(03)00118-4

Warton DI, Duursma RA, Falster DS, Taskinen S. 2012. smatr 3- an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*. 3(2):257–259. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00153.x

Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*. 81: 259–291.

Zimmermann D, Westhoff M, Zimmermann G, Geßner P, Gessner A, Wegner LH, Rokitta M, Ache P, Schneider H, Vásquez JA, et al. 2007. Foliar water supply of tall trees: evidence for mucilage- facilitated moisture uptake from the atmosphere and the impact on pressure bomb measurements. *Protoplasma*. 232:11–34