

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
FACULDADE DE AGRONOMIA  
DEPARTAMENTO DE SOLO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA DO SOLO

**Funcionalidade de colêmbolos em diferentes usos do solo**

Bruna Raquel Winck  
(Tese de doutorado)

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
FACULDADE DE AGRONOMIA  
DEPARTAMENTO DE SOLO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA DO SOLO

**Funcionalidade de colêmbolos em diferentes usos do solo**

BRUNA RAQUEL WINCK

Engenheira Agrônoma (UNEMAT)

Mestre em Ciência do Solo (UFPR)

Tese apresentada como requisito obrigatório para obtenção do Grau de Doutor  
em Ciência do Solo

PORTO ALEGRE, RS.

Março de 2016

#### CIP - Catalogação na Publicação

Winck, Bruna Raquel  
Funcionalidade de colêmbolos em diferentes usos  
do solo / Bruna Raquel Winck. -- 2016.  
137 f.

Orientador: Enilson Luiz Saccol de Sá.  
Coorientador: Aleksander Westphal Muniz.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio  
Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, Programa de  
Pós-Graduação em Ciência do Solo, Porto Alegre, BR-RS,  
2016.

1. Biologia do solo. 2. Ecologia do solo. 3.  
atributos funcionais. 4. regras de montagem. 5.  
processos funcionais do solo. I. Sá, Enilson Luiz  
Saccol de, orient. II. Muniz, Aleksander Westphal,  
coorient. III. Título.

**BRUNA RAQUEL WINCK**

**FUNCIONALIDADE DE COLÊMBOLOS EM DIFERENTES USOS DO SOLO**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciência do Solo.

**BANCA EXAMINADORA:**

Prof. Dr. Flávio Anastácio Oliveira Camargo  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Profa. Dra. Zaida Inês Antonioli  
Universidade Federal de Santa Maria

Profa. Dra. Ana Paula Ott  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Orientador - Prof. Dr. Enilson Luiz Saccol de Sá  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Co-orientador - Dr. Aleksander Westphal Muniz  
Embrapa Amazônia Ocidental – Embrapa- Manaus/AM

*À minha família, que segurou forte as  
minhas mãos em cada passo dado.*

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul e ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo pela oportunidade de realização do curso de Doutorado.

À Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq pela concessão da bolsa de estudo no país e à Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior - CAPES pela concessão da bolsa do Doutorado sanduíche.

Agradeço meu orientador Enilson Luiz Saccol de Sá pelos anos de orientação e pela confiança. Mas principalmente, pelo encorajamento, empurrões e liberdade que ele me deu durante o doutorado. Realmente impossível de esquecer cada apoio dado todas as vezes que eu me senti desanimada.

Eu também gostaria de agradecer meu co-orientador do sanduíche, Matthieu Chauvat, por ter me aceitado como parte de sua equipe. Foram apenas nove meses de convivência e boas conversas por skype, mas que resultou em um aprendizado que ficará para o resto de minha vida. *Je te remercie!*

Aos membros da banca Flávio A. O. Camargo, Zaida I. Antonioli e Ana Paula Ott que aceitaram avaliar este trabalho e contribuíram significativamente na melhoria do manuscrito.

A todos os amigos e colegas do laboratório de microbiologia do solo... Clarissa Borges, a primeira pessoa que conheci no PPG e grande amiga e companheira de trabalho. Franciane Lemes, Renata Bataioli, Taís Backes, Vitor Rigotti, Gleidson Rieff e Vanessa Silva, obrigada pela animada convivência diária e companheirismo durante o doutorado. Victor Bassani e Kelly Bonilha, em menos de dois anos fizemos uma amizade muito boa, realmente sou muito grata pelas nossas conversas e cumplicidades. Ao Marcio Silveira, pela amizade e por todo suporte dado nos trabalhos de campo e laboratório.

Um obrigado aos meus amigos que não estão mais na equipe do laboratório, Raquel Damasceno e Rafael Goulart, vocês foram muito importantes para o meu começo. Excelentes cafés tomados juntos!

À todos os amigos e colegas da França, Estelle Forey, Sekou Coulibaly, Benoit Richard, Mickaël Le Gall, Audrey Boigné, Philippe Delporte, Ana Ferreira, Marthe Akpa-Vinceslas, Julia Clause, Adrien Blum, Yohanna Laloum. Eu agradeço vocês por tudo que me ajudaram, pelos bons debates durante o café e pelos momentos juntos passados de descontração. *Je vous remercie!*

Aos meus queridos amigos Fernando Arnuti e José Bernardo Borin, pela amizade e pelos bom mates durante os momentos de procrastinação.

À equipe do manejo do solo, que sempre me incluíram no grupo ao longo destes anos. Douglas Adams Weiler e Janquieli Schirmann, sem vocês o começo teria sido muito mais difícil.

Aos técnicos do departamento de solos Luiz Antônio Silveira e Adão Luiz Ramos por todo suporte me dado durante meu doutorado.

Os colegas e amigos Bruno Bellini e Eduardo Assis Abrantes por toda a ajuda e paciência no que se refere à identificação de colêmbolos.

Ao professor Valério Pillar por todo o conhecimento a mim passado de análises multivariadas e análises funcionais que foram cruciais para este trabalho. Posso dizer que foi através de suas aulas que eu abri o caminho pelo qual eu queria seguir na minha carreira dentro da ciência do solo. E minha ex-orientadora e amiga Fabiane M. Vezzani, que juntamente com os professores Jeferson Dieckow, Antonio Carlos Vargas Mota, Vander Freitas Melo e Nerilde Favaretto foram responsáveis pela minha forma de pensar ciência.

Aos meus pais Ana e José por todo amor, confiança e suporte, aos meus sogros Célia e Mauro por terem sempre me apoiado e amado desde que eu entrei na família.

Ao mesmo esposo Daniel Hanke..... Ele também sabe que não preciso dizer o porquê...

Por fim, agradeço a todos os amigos, companheiros, professores não mencionados que fizeram parte de minha vida.

Obrigada a todos / *Merci beaucoup à tous*

## **Funcionalidade de colêmbolos em diferentes usos do solo<sup>1</sup>**

**AUTOR:** Bruna Raquel Winck

**ORIENTADOR:** Prof. Dr. Enilson Luiz Saccol de Sá

**CO-ORIENTADOR:** Dr. Aleksander Westphal Muniz

**RESUMO:** A identificação de atributos funcionais de colêmbolos associada com sua caracterização taxonômica responde aos impactos causados por mudanças de uso e manejo, além de terem um efeito sobre os processos funcionais do solo. Além disso, a descrição de atributos funcionais visa também atender o crescente interesse de investigar mecanismos relacionados com os processos de montagem de comunidade, tais como a convergência e divergência de atributos funcionais. Este trabalho teve três objetivos: 1) investigar a composição e estrutura de comunidades de colêmbolos em relação a alterações de uso do solo e diferentes ofertas de forragem através de uma abordagem funcional e taxonômica; 2) avaliar a existência de filtros ambientais e diferenciação de nichos dentro das comunidades; 3) avaliar o efeito de diferentes grupos funcionais dos colêmbolos no funcionamento do solo. Para isto, foram realizados três estudos, sendo avaliados no primeiro estudo diferentes usos do solo (mata, campo e eucalipto) e no segundo estudo quatro níveis de ofertas de forragem. Como resultado principal de ambos os estudos, observamos que os índices taxonômicos, tais como riqueza e diversidade de espécies, podem apresentar padrões diferentes dos índices funcionais, porém ambas as abordagens foram sensíveis aos tratamentos avaliados. De modo geral, o aumento da riqueza e diversidade de colêmbolos não é diretamente relacionado com o aumento da diversidade funcional. Também foi observado em ambos os estudos que a composição e estrutura das comunidades de colêmbolos foram afetadas significativamente pela existência de um filtro ambiental e pela diferenciação de nicho ecológico, uma vez que observamos convergência e divergência de atributos funcionais significativamente relacionados com os gradientes estudados. O terceiro estudo, realizado em condições de microcosmos, consistiram em 6 tratamentos e um controle, sendo os tratamentos a combinação de diferentes grupos funcionais de colêmbolos. De modo geral, os resultados mostram que a presença de colêmbolos não afetou significativamente o tamanho da comunidade microbiana do solo, porém estimulou a mineralização de C e N. A presença de apenas um grupo funcional de colêmbolos estimulou a atividade microbiana, sendo estes significativamente diferentes do tratamento controle. Estas diferenças são ainda maiores quando há duas e três grupos funcionais no mesmo microcosmo. O estímulo sobre a comunidade microbiana possivelmente deve-se aos diferentes nichos ocupados pelos colêmbolos dentro do solo, pelas modificações na composição microbiana e pela redistribuição de nutrientes no interior do solo.

Palavra-chave: colêmbolos; filtro ambiental; interação biológica; regras de montagem; campos; uso do solo; grupo funcional; atributo funcional; convergência de atributos; divergência de atributos.

---

<sup>1</sup> Tese de Doutorado em Ciência do Solo. Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. (121 p.). Março, 2016. Trabalho realizado com apoio da CNPq e CAPES-PDSE

## Functionality of Collembola across different land-uses <sup>2</sup>

**AUTHOR:** Bruna Raquel Winck

**ADVISOR:** Prof. Dr. Enilson Luiz Saccol de Sá

**CO-ADVISOR:** Dr. Aleksander Westphal Muniz

**ABSTRACT:** Traits-based approach (functional traits) associated with taxonomical description in collembolan communities can response to environmental changes and have a directly effect on soil functioning. Furthermore, trait-based approach also aims to attend the growing interest in investigating mechanisms that are related to assembly process in communities, such as trait-convergence and trait-divergence assembly patterns. This work was three objective: 1) investigating the composition and structure of Collembola communities regarding environmental changes in soil and litter induced by land-use and grassland management using both taxonomic and functional approaches; 2) assessing the existence of environmental filtering and biotic interaction within collembolan communities; 3) evaluating the effect of three collembolan life-form on soil functioning. To this, we carried out three studies to investigate these objectives which two of them was carried out in three land-uses types (study 1) and four herbage allowance (study 2).The results of the studies 1 and 2 showed that taxonomic indices such as richness and taxonomical diversity and functional indices can have different patterns in collembolan communities, but both approaches are sensitive to the treatments evaluated. In general, increasing the richness and diversity of collembola was not directly related with the increase of the functional diversity. We also observed in both studies the composition and structure of Collembolan communities are significantly affected by the existence of an environmental filtering and biotic interaction, since we observed significantly trait-convergence and trait- divergence related to ecological gradients tested. Our findings show that functional traits provide a better understanding of the response of communities to biotic and abiotic changes. The third study was carried out in microcosm conditions and consisted of 6 different combinations of collembolan life-form. Overall, our results showed that collembolan life-forms did not significantly affect microbial biomass but collembolan life-forms affected microbial activities. The presence of only one life-form stimulated C and N mineralization regarding to their CO<sub>2</sub> and enzymatic activities, but these stimulations were higher when there was two or three life-forms in the same microcosm. We suggest that stimulation on the microbial community is due to different niches occupied by each collembolan life-form, the changes on microbial composition and redistribution of nutrients in the soil.

Keywords: collembolan community; environmental filtering; assembly rules; biotic interaction ; grassland ; land-use; life-form; functional trait; trait-convergence; trait-divergence

---

<sup>2</sup> PhD thesis in Soil science. Graduate Program Soil Science, Faculty of Agronomy, Federal university of Rio Grande do Sul, Porto Alegre. (121 p.). March, 2016. Research supported by CNPq and CAPES-PDSE

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2. CAPITULO 1. BIODIVERSIDADE DE COLÊMBOLOS EDÁFICOS E SEU EFEITO NOS PROCESSOS FUNCIONAIS DO SOLO .....	5
2.1. Introdução.....	5
2.2. O solo como ecossistema .....	6
2.2.1 Colêmbolos edáficos .....	8
2.3. Descrição da biodiversidade do solo .....	11
2.3.1. Índices ecológicos: abordagem taxonômica e funcional.....	12
2.3.2. Relação entre atributos funcionais e fatores bióticos e abióticos: mecanismos de montagem de assembleias.....	19
2.4. Efeito dos colêmbolos e de sua diversidade sobre os processos funcionais do solo.....	22
3. CHAPTER 2. RELATIONSHIP BETWEEN LAND-USE TYPES AND FUNCTIONAL DIVERSITY OF EPIGEIC COLLEMBOLA IN SOUTHERN BRAZIL .....	25
3.1. Introduction.....	27
3.2. Materials and methods .....	29
3.2.1. Site description and experimental setup.....	29
3.2.2 Collembola sampling .....	30
3.2.3 Collembola traits.....	30
3.2.4 Litter parameters .....	32
3.2.5 Ecological indices, trait-convergence and trait-divergence patterns	32
3.2.6 Statistical analyses .....	33
3.3. Results .....	34
3.3.1. Land-use types and collembolan assemblage.....	34
3.3.2. Community weighted mean values and functional traits across land use types .....	37
3.4. Discussion .....	39
3.5. Conclusion.....	42
3.6. Supplementary information.....	43

4. CAPITULO 3. COMPOSIÇÃO E ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE COLÊMBOLOS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE OFERTA DE FORRAGEM .....	47
4.1. Introdução.....	49
4.2. Materiais e métodos .....	51
4.2.1. Descrição da área do experimento e desenho experimental.....	51
4.2.2. Gradiente de oferta de forragem .....	53
4.2.3. Método de coleta de colêmbolos edáfico .....	54
4.2.4. Identificação taxonômica .....	54
4.2.5. Descrição dos atributos funcionais .....	54
4.2.6. Análise estatística dos dados .....	55
4.2.6.1. Índices ecológicos .....	56
4.2.6.2. Análise multivariada .....	56
4.3. Resultados.....	59
4.3.1 Gradiente de oferta de forragem .....	59
4.3.2. Abordagem taxonômica e efeito das ofertas de forragem na abundância e diversidade de espécies.....	60
4.3.3. Abordagem funcional: convergência e divergência de atributos funcionais .....	63
4.3.4. Diversidade e redundância funcional nas comunidades de colêmbolos .....	65
4.4. Discussão.....	67
4.4.1. Efeito dos níveis de forragem na estrutura e composição da comunidade de colêmbolos: abordagem taxonômica.....	67
4.4.2. Convergência e divergência de atributos funcionais relacionados com o gradiente de oferta de forragem .....	69
4.4.3. Convergência e divergência de atributos funcionais relacionado com o gradiente de oferta de forragem .....	70
4.4.4. Efeito da convergência e divergência de atributos sobre a diversidade e redundância funcional .....	72
4.5. Conclusões.....	74
4.6. Informações suplementares .....	75

5. CAPITULO 4. EFEITO DE GRUPOS FUNCIONAIS DE COLÊMBOLOS SOBRE PARÂMETROS MICROBIÓLOGICOS DO SOLO: EXPERIMENTO EM MICROCOSMO .....	77
5.1. Introdução.....	79
5.2. Materiais e métodos .....	81
5.2.1. Local do experimento .....	81
5.2.2. Preparação dos microcosmos .....	81
5.2.3. Extração dos colêmbolos e composição dos tratamentos.....	82
5.2.4. Amostragem e análises .....	84
5.2.4.1. Tamanho da comunidade microbiana .....	84
5.2.4.2. Composição da comunidade microbiana: biomassa fúngica .....	84
5.2.4.3. Atividade heterotrófica do solo: ciclo do C.....	85
5.2.4.3. Atividade heterotrófica do solo: ciclo do N.....	86
5.2.5. Estatística .....	86
5.3. Resultados.....	87
5.3.1. Comunidade de colêmbolos .....	87
5.3.2. Tamanho e composição da comunidade microbiana .....	87
5.3.3. Atividade heterotrófica do solo .....	88
5.3.4. Teores de nitrato e amônio e atividade da uréase.....	90
5.4. Discussão .....	92
5.4.1. Efeito do grupo funcional dos colêmbolos sobre o tamanho e atividade microbiana do solo .....	92
5.4.2. Efeito do grupo funcional dos colêmbolos sobre a atividade microbiana do solo e mineralização do C.....	93
5.4.3. Efeito do grupo funcional dos colêmbolos sobre a atividade da $\beta$ -glucosidase e hidrólise da FDA .....	97
5.4.4. Efeito dos grupos funcionais de colêmbolos sobre os teores de N no solo.....	98
5.5. Conclusão.....	100
6. CONSIDERAÇÕES GERAIS .....	101
7. LITERATURA CITADA .....	103

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 2.1.</b> Ecossistema solo: Componentes e dinâmicas das relações entre os componentes (Adaptado de Moreira et al. 2013).....	7
<b>Figura 2.2.</b> Forma de vida de colêmbolos baseada na distribuição vertical no solo. ....	9
<b>Figura 2.3.</b> Exemplo de classificação em grupos funcionais e atributos funcionais de colêmbolos edáficos .....	14
<b>Figura 2.4</b> Modelo de padrões de convergência e divergência de atributos funcionais proposto para três tipos diferentes de vegetação. A) círculos amarelos e de diferentes tamanhos são referente ao atributo tamanho do corpo, quanto maior o circulo, maior o corpo do organismos. B) Diferentes cores e formatos de símbolos à diferentes tamanho de antena.....	21
<b>Figure 3.1.</b> Non-metric multi-dimensional scaling plot of collembola assemblages sampled in three different land-use types (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation) based on Bray-Curtis resemblance matrix calculated using abundance data.....	36
<b>Figure 3.2.</b> Functional diversity (Rao's quadratic entropy) and Functional redundancy of Collembola assemblages parameters in three land-use types (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation). Different letters denote significant differences between means at the 5% level (Tukey HSD test). ....	37
<b>Figure 3.3.</b> Ordination of collembola community-weighted traits means, land-use types, litter abiotic and biotic parameters in a principal component analysis. For abbreviations of traits see Table 3.1.....	38
<b>Figura 4.1.</b> Delineamento em blocos ao acaso em experimento em campo nativo localizado na Estação Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Eldorado do sul/RS.....	52
<b>Figura 4.2.</b> Análise de componentes principais e análise de variância do primeiro eixo de ordenação dos fatores bióticos e abióticos do solo em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%). ....	60
<b>Figura 4.3.</b> Médias e desvios padrões da densidade de indivíduos e da riqueza específica de colêmbolo em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12%	

e 16%). Diferentes letras significam diferença estatística ( $p < 0,05$ , Tukey HSD). .....	61
<b>Figura 4.4.</b> Escalonamento multidimensional não métrico (N-MDS) baseado em medidas de dissimilaridade Bray-Curtis derivadas a partir dos táxons de colêmbolos identificados em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%). .....	62
<b>Figura 4.5.</b> Análise de componentes principais entre atributos funcionais (CWM) e gradiente de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%). Ver siglas de atributos funcionais na Tabela 4.2.....	65
<b>Figura 4. 6.</b> Redundância funcional e diversidade funcional em quatro níveis ofertas de forragem (4%, 8%, 12% e 16%).....	66
<b>Figura 5.1.</b> Método de extração de colêmbolos. A) Camadas de solo referentes a cada grupo funcional de colêmbolos. B) Extração de colêmbolos em extrator de Berlese-Tullgren. Para cada repetição, há dois cilindros com solo (150 g cada), possibilitando a extração de grupos funcionais e a composição dos diferentes tratamentos. ....	82
<b>Figura 5.2.</b> Médias e desvios padrões da atividade microbiana do solo medida a partir da evolução de $CO_2$ aos 30 e 60 dias após introdução dos colêmbolos. Diferentes letras denotam diferença estatística ( $P < 0,05$ , Tukey HSD). Nenhuma letra denota ausência de diferença significativa. Ver legenda na Tabela 5.1.....	89
<b>Figura 5.3.</b> Média e desvios padrões da atividade enzimática da $\beta$ -glucosidase e FDA 60 dias após introdução dos colêmbolos. Diferentes letras denotam diferença estatística ( $P < 0,05$ , UNEQUAL N HSD). Nenhuma letra denota ausência de diferença significativa. Ver legenda na Tabela 5.1. ....	90
<b>Figura 5.4.</b> Média e desvios padrões dos teores de nitrato e amônio 60 dias após introdução dos colêmbolos. Diferentes letras denotam diferença estatística ( $P < 0,05$ , Tukey HSD para nitrato e UNEQUAL N HSD para amônio). Nenhuma letra denota ausência de diferença significativa. Ver legenda na Tabela 5.1. ....	91
<b>Figura 5.5.</b> Média e desvios padrões da atividade da uréase 60 dias após introdução dos colêmbolos. Diferentes letras denotam diferença estatística ( $P < 0,05$ , Tukey HSD). Nenhuma letra denota ausência de diferença significativa. Ver legenda na Tabela 5.1.....	91

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 2.1.</b> Atributos funcionais utilizados para descrever comunidades de colêmbolos edáficos .....	18
<b>Table 3.1.</b> Description of the morphological traits with their ecological consequences.....	31
<b>Table 3.2.</b> Means (and SD) of different litter biotic and abiotic parameters in three land-use types (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation) in southern Brazil. Means of the same parameters sharing identical letter are not significantly different (Tukey HSD test, 5% level).....	35
<b>Table 3.3.</b> Activity and diversity indices of Collembolan assemblages sampled parameters in three land-use types (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation) in southern Brazil. Means and SD are given. Means of the same parameters sharing identical letter are not significantly different (Tukey HSD test, 5% level). .....	35
<b>Table 3.4.</b> Community-weighted means of several Collembola traits in three land-use types (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation). Different letters denote significant differences between means (Tukey HSD test, 5% level). ....	39
<b>Table 3.5.</b> Trait convergence and divergence assembly patterns for Collembola using Pillar index (Pillar et al, 2009). Subsets of traits that maximized Trait Convergence Assembly Patterns (TCAP) or Trait Divergence Assembly Patterns (TDAP) are given (Optimal traits). .....	39
<b>Table 3S.1.</b> Taxa list and dominance structure (%) of Collembola in three land-use (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation). .....	43
<b>Table 3S.2.</b> Species list and functional traits of Collembola. See Tab 1 for details on traits. ....	44
<b>Table 3S.3.</b> Results (R-values and p) of ANOSIM analyses between collembolan communities of three land-uses. ....	45
<b>Table 3S.4.</b> Percent contributions of individual collembolan taxa (SIMPER) .....	45
<b>Table 3S.5.</b> Results of collembola assembly patterns in three ecological gradients .....	46

<b>Tabela 4.1.</b> Características físicas e químicas do solo das áreas experimentais de campo nativo em quatro diferentes ofertas de forragem (OF. 4, 8, 12 e 16%). Dados apresentados para cada bloco (A e B).....	53
<b>Tabela 4.2.</b> Síntese dos atributos funcionais de colêmbolos, tipo de dado e resposta ao gradiente ecológico .....	58
<b>Tabela 4.3.</b> Médias e desvios padrões (entre parênteses) de fatores bióticos e abióticos em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%). Tem: Temperatura do solo a 5 cm; UG: umidade gravimétrica; Ds: densidade do solo; Cmic: Carbono da biomassa microbiana; RBS: Respiração basal solo .....	59
<b>Tabela 4.4.</b> Resultados (valores de F) da análise de variância multivariada (PERMANOVA) entre comunidades de colêmbolos em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%).....	61
<b>Tabela 4.5.</b> Médias e desvios padrões dos índices de diversidade de colêmbolos em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%). 1 – D: índice de diversidade de Simpson; H: índice de diversidade de Shannon; e: índice de equitabilidade .....	63
<b>Tabela 4.6.</b> Atributos divergentes e convergentes relacionados à filtros ambientais bióticos e abióticos induzidos pelos níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%). Ver siglas de atributos funcionais na Tabela 4.2. ....	64
<b>Tabela S4.1.</b> Representatividade de cada táxon de colêmbolo em cada oferta de forragem.....	75
<b>Tabela S4.2.</b> Porcentagem da contribuição de cada grupo taxonômico de colêmbolo identificado (SIMPER) .....	76
<b>Tabela 5.1.</b> Identificação e descrição dos tratamentos. Ep: epiedáficos; He: hemiedáficos; Eu: Euedáficos.....	83
<b>Tabela 5.2.</b> Médias e desvios padrões do tamanho da população microbiana do solo 60 dias após introdução dos colêmbolos. Cmic: carbono da biomassa microbiana; Nmic: Nitrogênio da biomassa microbiana; Ver legenda na Tabela 5.1.....	88

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

Os serviços ecossistêmicos são os benefícios obtidos pelos seres humanos que garantem sua existência no planeta e seu bem estar tais como água, alimento, fibra, combustível, regulação climática e decomposição da biomassa (Swift et al., 2004). Entretanto, a manutenção desses serviços tem sido afetada negativamente pela intensificação do uso de recursos naturais que levam à redução da produtividade, degradação do solo, água e ar, e à perda de biodiversidade (Mosier, 1998; Swift et al., 2004; Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

O solo e seus componentes bióticos e abióticos são cada vez mais reconhecidos pela comunidade científica como reguladores centrais de funções ecológicas que garantem a manutenção e qualidade dos serviços ecossistêmicos (Barrios, 2007; de Vries et al., 2013). O solo comporta uma alta biodiversidade taxonômica e funcional de microrganismos e diversos invertebrados, além de servir como um substrato físico para a maioria das atividades humanas (Barrios, 2007; de Vries et al., 2013; Ponge, 2015).

Por serem os componentes bióticos os principais agentes dos processos ecossistêmicos, estudos da distribuição no tempo e no espaço da abundância e riqueza das espécies e de suas características funcionais são essenciais para compreender e prever respostas ecossistêmicas às alterações ambientais (Lavorel e Garnier, 2002; Moretti et al., 2009). Muitos estudos têm mostrado que as características das comunidades biológicas do solo (abundância, riqueza, diversidade e características funcionais) têm uma forte relação com os processos ecológicos, afetando a ciclagem de nutrientes, o estoque de C e N, a mitigação de gases de efeito estufa e a produtividade de plantas (Barrios, 2007; Coleman, 2008; Endlweber et al., 2009; de Vries et al., 2013; Forey et al.,

2015).

A comunidade biológica do solo é composta principalmente por microrganismos e invertebrados, sendo estes últimos classificados em microfauna (<100µm), mesofauna (100µm a 2 mm) e macrofauna (>2mm). Nesta pesquisa, os estudos foram focados na comunidade de colêmbolos, que são organismos da mesofauna presentes em quase todos os ambientes do mundo e são muito abundantes no solo e na serapilheira (Vandewalle et al., 2010). Além disso, são conhecidos por influenciarem os processos de decomposição, mineralização e imobilização de nutrientes do solo devido seu efeito na fragmentação de resíduos orgânicos e controle a comunidade microbiana do solo (Chahartaghi et al., 2005; Chamberlain et al., 2006a).

Colêmbolos podem ser subdivididos em três grupos funcionais baseados na sua estratégia de vida e preferência alimentar (Gisin, 1943; Chahartaghi et al., 2005). Grupo epiedáfico: colêmbolos que vivem na serapilheira e se alimentam preferencialmente de fungos e de material orgânico de alta qualidade nutricional. Grupo euedáfico: colêmbolos que vivem dentro do solo e possuem um regime alimentar generalista (compostos orgânico, fungos, algas, bactérias, nematoides) e de menor qualidade nutricional. Grupo hemiedáfico: colêmbolos que vivem e se alimentam na interface solo-serapilheira, apresentando características ecológicas intermediárias entre o grupo epiedáfico e euedáfico.

Estudos em ecologia do solo que visam investigar a resposta de comunidades de colêmbolos às alterações do solo tendem a se basear em duas abordagens de avaliação: a) taxonômica, que consiste na determinação do número e abundância de cada espécie presente; b) funcional, que se baseiam no agrupamento das espécies em grupos funcionais tais como estratégia de vida e regime alimentar (Rusek, 1998; Martins da Silva et al., 2016), ou em características morfológicas ou fisiológicas mensuráveis em nível de espécie ou de indivíduos, conhecidos como atributos funcionais (McGill et al., 2006). Apesar de que ambas as abordagens tentem responder ao mesmo objetivo, Hooper et al. (2005) afirmam que a descrição de atributos funcionais tem sido cada vez mais utilizada em estudos de comunidades, pois respondem às perturbações ambientais, tem efeito sobre as funções ecológicas no ecossistema e é considerada uma abordagem simples, rápida e preditiva

(McGill et al., 2006; Moretti et al., 2009; Podgaiski et al., 2011; Pey et al., 2014b; Salmon et al., 2014). Estudos também mostram que a descrição de atributos funcionais permite determinar quais são os mecanismos que estão afetando a formação e estrutura de comunidades (Grime, 2006; Pillar et al., 2009).

Baseada na teoria de “regras de montagem”, comunidades são formadas a partir da existência de filtros ambientais (bióticos e abióticos) (MacArthur e Levins, 1967; Grime, 2006) e interações biológicas entre as espécies (MacArthur e Levins, 1967; Keddy, 1992), que afetam sua estrutura e composição tais como riqueza e diversidade.

Pillar et al. (2009) propõe a determinação de dois índices para investigar a existência de filtros ambientais e interação biológica: os padrões de convergência de atributos funcionais (*trait convergence assembly patterns - TCAP*) e divergência de atributos funcionais (*trait divergence assembly patterns - TDAP*). A convergência de atributos funcionais assume que há a existência de filtros ambientais modelando a comunidade, agrupando indivíduos que semelhantes quanto aos seus atributos funcionais e requerimentos ecológicos (Grime, 2006; Pillar et al., 2009). Contrário a isto, a divergência de atributos funcionais reflete o efeito das interações biológicas (p. ex. competição) que ocorrem dentro das comunidades, que leva a diferenciação de nichos e indica coexistência e utilização de diferentes recursos ecológicos (MacArthur e Levins, 1967; Pacala e Tilman, 1994; Stubbs e Wilson, 2004; Pillar et al., 2009).

Considerando a importância de estudos sobre a fauna de colêmbolos integrando ambas as abordagens taxonômica e funcional, a hipótese geral desta pesquisa foi de que eventos de perturbação, tais como diferentes usos de solo, modificam a estrutura e composição da comunidade de colêmbolos por induzirem a convergência e divergência de atributos funcionais e que estas mudanças nas comunidades de colêmbolos afetam os processos funcionais do solo.

Para investigar esta hipótese, esta tese foi dividida em quatro capítulos, sendo:

Capítulo 1: “Biodiversidade de colêmbolos edáficos e seu efeito nos processos funcionais do solo”. Constitui o capítulo introdutório da tese e teve como objetivo revisar alguns conceitos frequentemente utilizados na ecologia

de comunidades e ecossistemas, tais como conceito de biodiversidade, metacomunidades e comunidades e definições de atributos e grupos funcionais, bem como revisar quais são os mecanismos que regulam a formação ou montagem de comunidades biológicas, que irão posteriormente refletir na estrutura e composição da comunidade estudada. Por fim, revisaram-se quais são os principais efeitos dos grupos funcionais de colêmbolos sobre os processos funcionais do solo, destacando trabalhos realizados em ambientes de microcosmos.

Os capítulos 2 (Relationship between land-use gradient and functional diversity of epigeic collembola in southern Brazil) e 3 (Composição e estrutura da comunidade de colêmbolos ao longo de um gradiente de oferta de forragem em campo nativo) tiveram como objetivo avaliar como diferentes usos do solo e manejo dos campos sulinos modificariam as comunidades de colêmbolos utilizando uma abordagem funcional baseada em atributos, além de ter sido testado a existência de filtros ambientais e interações biológicas modelando estas comunidades.

Capítulo 4 (Estudo 3): “Efeito de grupos funcionais de colêmbolos sobre atributos microbiológicos do solo” constitui o capítulo final da tese que teve como objetivo verificar da comunidade de colêmbolos sobre processos funcionais do solo. Para isto, foi realizado um estudo em microcosmos onde foi manipulada a biodiversidade de grupos funcionais de colêmbolos, a fim de verificar os efeitos dos grupos, isoladamente e em diferentes combinações, nos processos funcionais do solo relacionados com a ciclagem do carbono e nitrogênio.

## **2. CAPITULO 1. BIODIVERSIDADE DE COLÊMBOLOS EDÁFICOS E SEU EFEITO NOS PROCESSOS FUNCIONAIS DO SOLO**

### **2.1. Introdução**

A integridade dos ecossistemas é essencial para funções ecológicas que garantem a existência da vida no planeta e o bem estar da humanidade, como a decomposição de biomassa, a regulação hídrica e climática, e a produção de alimentos, fibras e combustíveis (Swift et al., 2004). Entretanto, a intensificação do uso de recursos naturais tem afetado a estabilidade dos ecossistemas e, por conseguinte, a manutenção desses serviços devido à redução da produtividade de plantas, degradação do solo, água e ar, e a perda de biodiversidade (Mosier, 1998; Swift et al., 2004; Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

Entre os diferentes ecossistemas estudados, o solo representa provavelmente um dos mais complexos e o menos explorado, devido sua alta heterogeneidade física, química e biológica (Lavelle et al., 2006; Decaëns, 2010; Pey et al., 2014a). Perturbações causadas no solo devido à intensificação da agricultura têm sido frequentemente avaliadas por meio de diversos indicadores químicos, físicos e biológicos (Vezzani e Mielniczuk, 2009), sendo a descrição da biodiversidade um indicador muito utilizado em estudos de biologia e ecologia do solo (González et al., 2001; Anderson, 2003; Sousa et al., 2006; Loranger-Merciris et al., 2007; Bastida et al., 2008; Bedano et al., 2011). Há evidências de que ecossistemas com maior riqueza e diversidade seriam mais resistentes e/ou resilientes aos eventos de perturbação (p. ex. mudanças climáticas, uso do solo) e às invasões biológicas

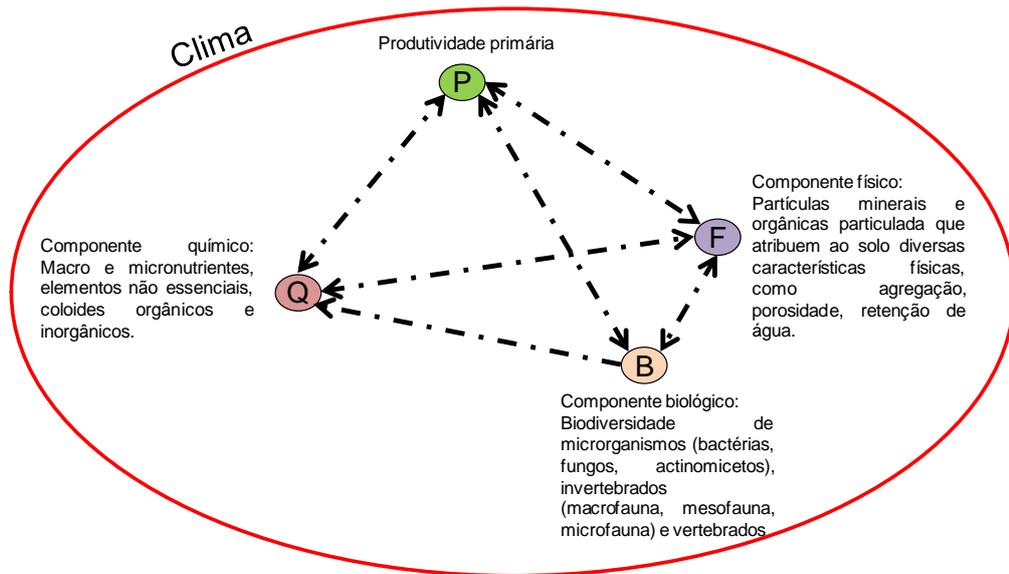
(Dukes, 2001; Pysek et al., 2012; Isbell et al., 2015), pois maior biodiversidade implica em maior estabilidade dos ecossistemas e favorece a manutenção de serviços ecossistêmicos.

Sendo assim, por serem os componentes bióticos os principais agentes dos processos ecossistêmicos, estudos da distribuição no tempo e no espaço da abundância e riqueza das espécies e de suas características funcionais são essenciais para compreender e prever respostas ecossistêmicas às alterações tais como uso e manejo (Loreau et al., 2001; Hooper et al., 2005).

No entanto, uma vez que no Brasil a biodiversidade do solo foi frequentemente descrita com base na composição e abundância de espécies, o objetivo desta revisão é mostrar a importância de estudos que integram atributos funcionais à descrição taxonômica para avaliação de impactos causados pela intensificação do uso de recursos naturais como o solo e vegetação, assim como da sua importância da descrição funcional de comunidades sobre o funcionamento do solo dentro de ecossistemas.

## **2.2. O solo como ecossistema**

Segundo a revisão feita por Ponge (2015), o conceito de ecossistema proposto por Odum (1953) pode ser aplicado ao solo, uma vez que seus componentes bióticos e abióticos interagem entre si em determinada região, produzindo um sistema estável de fluxo de matéria e energia (Figura 2.1). Além disso, devido à ocorrência de diversos tipos de solo, que variam em função de suas propriedades físicas e químicas, tais como matéria orgânica, fertilidade, pH, níveis de metais, profundidade, compactação, porosidade, etc., ocorre a formação de uma grande variedade de micro-habitats, que por sua vez concentra uma comunidade biológica adaptada composta por microrganismos e diversos invertebrados (Crawford et al., 2005; Lavelle et al., 2006; Barrios, 2007).



**Figura 2.1.** Ecossistema solo: Componentes e dinâmicas das relações entre os componentes (Adaptado de Moreira et al. 2013).

De modo geral, o solo comporta aproximadamente 23% de toda a diversidade de invertebrados terrestres (Lavelle, 1996), também chamada de fauna edáfica. A fauna edáfica pode ser classificada utilizando diversos critérios, tais como: fases do ciclo de vida que vivem no solo (Jacot, 1940), hábito alimentar (Lavelle, 1996), estratégia de vida (Bachelier, 1978) e diâmetro corporal (Bachelier, 1978). O principal critério de classificação da fauna utilizada em diversos estudos é com base no diâmetro corporal, sendo a microfauna composta por organismos menores que 200  $\mu\text{m}$ , a mesofauna por organismos entre 200  $\mu\text{m}$  a 2 mm e a macrofauna por organismos maiores que 2 mm, e com base na sua estratégia de vida, onde os organismos são separados com base na posição que eles vivem no solo, tais como epigeico (vivem na superfície do solo) e endogeico (vivem dentro do solo).

A microfauna abrange organismos que vivem no espaço poroso do solo, principalmente nos capilares e na região da rizosfera, e é composta na sua maioria por protozoários, rotíferos e nematoides (Belnap, 2001; Velasco-Castrillón et al., 2014). Estes são subdivididos em diversos grupos alimentares, sendo geralmente bacteriófagos (nematoides e protozoários) ou rizófagos (nematoides). Por consumirem basicamente bactérias, a microfauna modifica o tamanho, atividade e composição desta comunidade, afetando vários processos relacionados com a mineralização de nutrientes, especialmente o N

(Wardle et al., 2006; Chen et al., 2007).

A mesofauna é composta por diversos microartrópodes que vivem no solo e na serapilheira. Alguns organismos são higrófilos (vivem em solo de maior umidade) e outros são xerófilos (suportam longos períodos de seca). Acari e Collembola são os mais abundantes (mais de 90% do número total de organismos), porém há outros grupos de menor abundância, tais como Palpigradi, Protura, Pauropoda, Diplura, Symphyla, Isoptera, Formicidae, larvas e adultos de alguns coleópteros e Díptera (Koebler, 1998; Kandeler et al., 1999). A mesofauna atua diretamente na fragmentação de material orgânico, controle da comunidade microbiana, pelo consumo preferencial por fungos, e controle da microfauna. Indiretamente, a mesofauna afeta a ciclagem de nutrientes por atuarem nos processos de decomposição, mineralização e imobilização nutrientes (Emmerling et al., 2002; Barrios, 2007; Liiri et al., 2012).

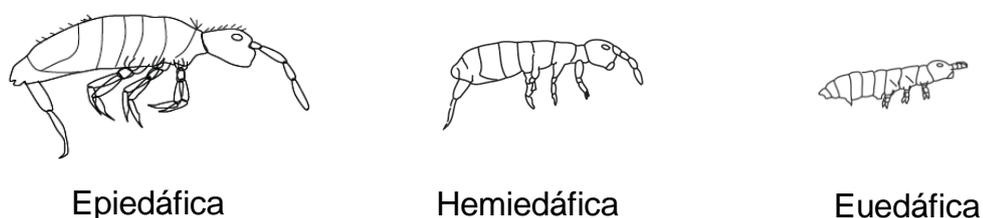
A macrofauna é um grupo muito diversificado, tanto em composição taxonômica, compreendendo diversos insetos, aracnídeos, oligoquetas, crustáceos, diplópodes e miriápodes, quanto em funções, tais como detritívoros, fungívoros e predadores (Giracca et al., 2003; Cole et al., 2006; Wardle et al., 2006). Minhocas, cupins e formigas, por exemplo, têm capacidade de formar estruturas biogênicas no solo, que modificam significativamente suas propriedades físicas (porosidade, densidade, compactação e agregação), químicas (teor de C e N) e biológicas (dispersão) através da mistura de material orgânico e mineral e formação de bioporos (Lavelle, 2002).

### **2.2.1 Colêmbolos edáficos**

Os colêmbolos são um dos principais organismos que compõem a mesofauna edáfica (Bachelier, 1978). Sua densidade média varia em função do tipo, uso e manejo do solo e da vegetação, com valores médios de 10000 indivíduos  $m^{-2}$  em áreas de pastagem e em áreas agrícolas até 100000 indivíduos  $m^{-2}$  em áreas de floresta nativa (Jarnadottir et al., 2004; Salamon et al., 2004; Jucevica e Melecis, 2006; Illig et al., 2010; Chauvat et al., 2011; Perez et al., 2013b).

É estimado um total de 24 mil espécies de colêmbolos ocorrendo no solo em todo mundo, nos quais apenas 35% deste valor são realmente conhecidos (Wall et al., 2001; Barrios, 2007; Bellinger et al., 2014). No Brasil, este número é menor ainda, com apenas 270 espécies identificadas, das quais 56 ocorrem na Amazônia, 30 ocorrem no Espírito Santo, 26 no Pará, 20 na Paraíba, 13 no Pernambuco, 28 em São Paulo e 132 no Rio de Janeiro (Abrantes et al., 2010). Mesmo que o Brasil seja reconhecido internacionalmente por conter uma grande diversidade de espécies dos mais variados grupos, o número de colêmbolos identificados ainda é muito baixo, devido à falta de taxonomistas, e o conhecimento de seu efeito sobre o funcionamento do solo também é limitado (Bellini e Zeppelini, 2004; Makkonen et al., 2011).

Colêmbolos são agrupados em três grupos funcionais (Figura 2.2), que são baseados na sua distribuição vertical no solo, estratégia de vida, preferência alimentar e metabolismo (Gisin, 1943; Rusek, 1998; Petersen, 2002).



**Figura 2.2.** Forma de vida de colêmbolos baseada na distribuição vertical no solo, adaptado de Gisin (1943).

O grupo epiedáfico habita a superfície do solo, são tipicamente representados pelas ordens Entomobromorpha e Symphypleona. Estes colêmbolos possuem maior atividade metabólica e se alimentam de recursos de alta qualidade nutricional. A reprodução geralmente é sexuada e apresentam menor número de descendentes, apesar da maior quantidade de ovos. Morfologicamente, estes organismos são grandes (média de 2 mm), têm apêndices desenvolvidos (antenas, pernas, fúrcula), entre 6 e 8 olhos e são muito pigmentados. Alguns colêmbolos são providos de escamas (p. ex. *Lepidocyrtus ssp.*), tricobótrios e muitas cerdas (Gisin, 1943; Bitzer et al., 2005;

Ngosong et al., 2011; Martins da Silva et al., 2016). Contrariamente, há os colêmbolos euedáficos que vivem no interior do solo, como os da família Onychiuridae e alguns Isotomidae, e tendem a se alimentar de recursos de menor qualidade, pois sua menor mobilidade impossibilita a procura de fontes alimentares mais nutritivas. Possuem baixa atividade metabólica, se reproduzem assexuadamente, por partenogênese, e geram maior número de descendentes. Por viverem dentro do solo, estas espécies têm menor tamanho corporal, formato cilíndrico, ausência de pigmentação, de ocelos, de tricobótrios e de cerdas e seus apêndices são reduzidos ou ausentes. Por outro lado, são providos de órgãos sensoriais desenvolvidos (órgão pós-antenal) e mecanismos de defesa contra predadores, como os pseudocelos encontrados na família Onychiuridae (Gisin, 1943; Larsen et al., 2004; Bitzer et al., 2005; Salmon et al., 2014; Martins da Silva et al., 2016). Colêmbolos hemiedáficos apresentam características intermediárias entre as epiedáficas e euedáficas, pois vivem na interface solo-serapilheira e são muito diversificados, pois compreendem espécies que pertencem à maioria das famílias de colêmbolos já identificadas.

Apesar da diferença na distribuição vertical no solo, os três grupos funcionais dos colêmbolos são considerados em muitos estudos como sendo generalistas e, por sua vez, pertencentes ao mesmo nível trófico (Schröter et al., 2004). Porém os colêmbolos epiedáficos, por habitarem na superfície, são mais seletivos na escolha do alimento, dando preferência a fungos. Isso se deve a maior mobilidade no solo e a maior disponibilidade de recursos disponíveis. Por outro lado, colêmbolos hemiedáficos e euedáficos são menos seletivos, pois tem menor mobilidade e se alimentam dos recursos disponíveis no seu entorno, tais como bactérias, fungos, algas, resíduo vegetal, protozoários e nematoides (Varga et al., 2002; Jørgensen et al., 2008).

A preferência alimentar de colêmbolos tem sido amplamente estudada no mundo. Em estudos realizados em laboratório, observou-se que os colêmbolos são fortemente atraídos por fungos, quando comparados com outras fontes de alimento, como algas e plantas, porém estes se alimentam preferencialmente de fungos micorrízicos e saprofíticos (Staadén, 2009; Staadén et al., 2011; Buse e Filser, 2014). Por outro lado, estudos realizados por Chahartaghi et al. (2005) e Berg et al. (2004) mostraram que colêmbolos

podem ser distintamente separados em três grupos tróficos com base no tipo de enzimas intestinais e relação de  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ , sendo: micófagos/herbívoros; decompositores primários; decompositores secundários. Os micófagos/herbívoros, geralmente da ordem Symphypleona, têm como principal fonte de alimento as algas e líquens, seguido de musgos e tecidos de plantas, além de apresentarem uma alta atividade de trealase e de celulase como enzimas digestivas. Os decompositores primários, p. ex. *Entomobrya ssp.*, *Folsomia ssp.* e *Orchesella ssp.*, tiveram uma assinatura isotópica de -2,4 a -4,4, similar a camada orgânica do solo e de fungos e bactérias que são aderidos à serapilheira. Este grupo também se alimenta de fungos, pois se encontrou uma alta atividade de quitinase dentre as enzimas digestivas. Por fim, os decompositores secundários apresentaram uma assinatura de  $\delta^{15}\text{N}$  de ca. 1,2 a -2,2‰, sendo que este é um grupo muito amplo, incluindo fungívoros (alta produção de quitinase), que se alimentam basicamente fungos saprófitos, endomicorrízicos e ectomicorrízicos. Neste grupo foi encontrado uma assinatura de 0 a 1,7, sugerindo uma alimentação de outros animais, como nematoides e protozoários e ovos de outros microartrópodes.

### 2.3. Descrição da biodiversidade do solo

A biodiversidade é considerada uma componente central desempenho de processos ecológicos e serviços ecossistêmicos (Dukes, 2001; Pysek et al., 2012; Isbell et al., 2015) e por esta razão, estudos da distribuição no tempo e no espaço da abundância e da riqueza são essenciais para compreender e prever respostas aos distúrbios causados pela intensificação do uso dos recursos naturais (Loreau et al., 2001; Swift et al., 2004; Hooper et al., 2005). Na avaliação de impactos causados no solo, o levantamento da biodiversidade também tem sido uma ferramenta muito utilizada (Swift et al., 2004; Lavelle et al., 2006; Barrios, 2007).

Estudos da biodiversidade do solo foram frequentemente baseados na composição e abundância de espécies dentro de uma dada comunidade, visando calcular a riqueza, diversidade, equitabilidade e dominância de espécies (Leibold et al., 2004; Hooper et al., 2005). Entretanto, esta abordagem atribui que as espécies que compõem uma comunidade são únicas e

funcionalmente distinta uma das outras, tornando esta abordagem limitante quanto a sua relação com processos funcionais (Moretti et al., 2009). Devido às limitações da descrição taxonômica, a descrição de atributos funcionais tem sido integrada a estas avaliações, uma vez que as características morfológicas e fisiológicas permite caracterizar a composição funcional de uma dada comunidade, sendo estes atributos relacionados com o requerimento ecológico das espécies e suas funções no ecossistema (McGill et al., 2006; Podgaiski et al., 2011). Além do mais, a descrição de atributos funcionais também permite inferir sobre mecanismos que modelam estas comunidades, refletindo na estrutura e composição.

Algumas pesquisas integrando a descrição taxonômica e funcionais de comunidades têm sido realizadas na região sul do Brasil, como por exemplo, em plantas (Pillar, 1999; Pillar e Sosinski, 2003; Carlucci et al., 2012) e aracnídeos (Podgaiski et al., 2013). Porém, não há estudos até o presente momento em comunidades de colêmbolos do solo, sendo a integração destas duas abordagens crucial para melhor avaliar comunidades em relação mudanças no uso e manejo do solo e processos ecológicos.

### **2.3.1. Índices ecológicos: abordagem taxonômica e funcional**

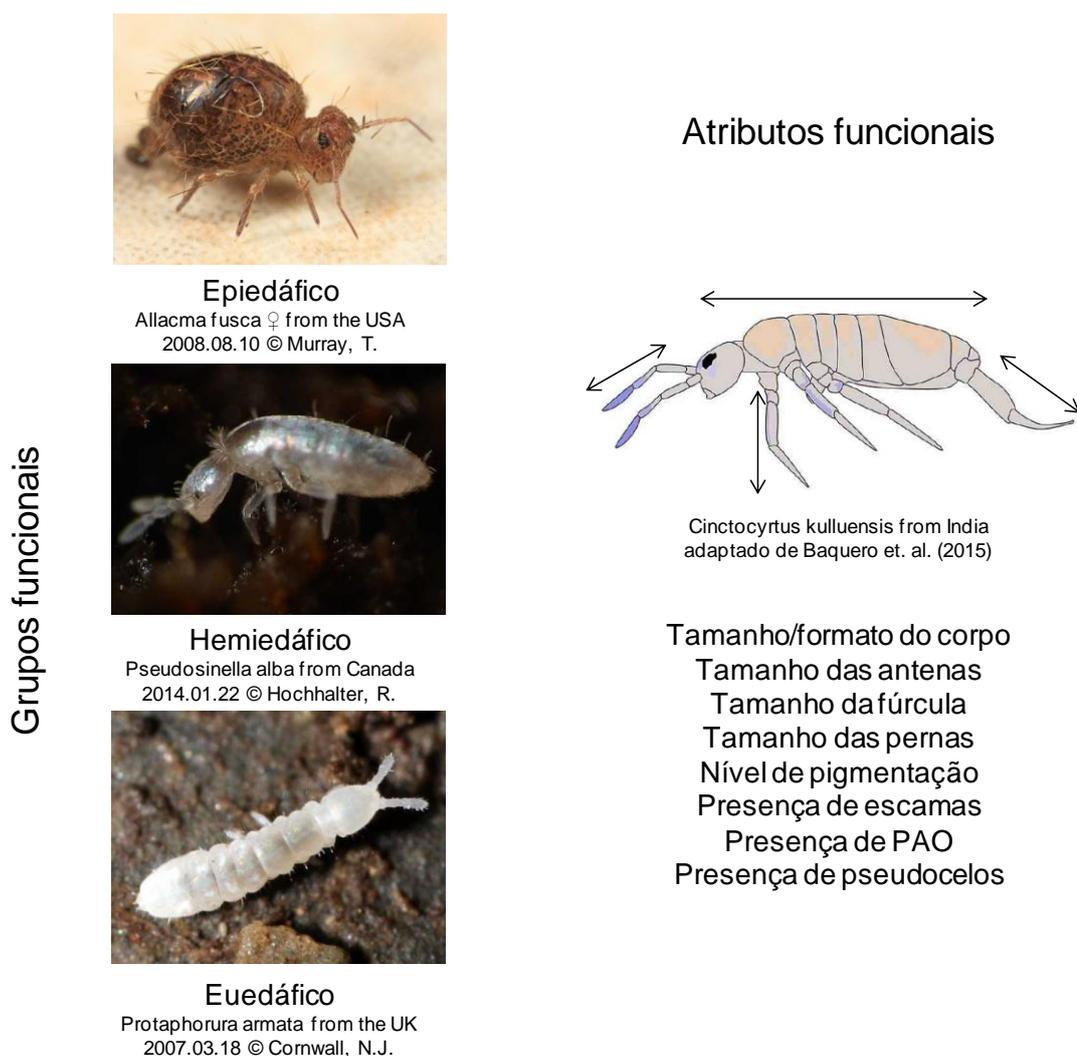
Espécies individuais ou comunidades biológicas inteiras são muito utilizadas como indicadores biológicos, geralmente expressos em número de indivíduos por m<sup>2</sup>, riqueza de espécies, diversidade taxonômica, equitabilidade e uniformidade (Magurran, 2004) e posteriormente relacionados com a composição e estrutura da comunidade em que se tem foco. Estes índices são calculados com base na contagem e descrição taxonômica dos indivíduos amostrados em uma dada comunidade.

A riqueza de espécies (S) consiste no número de diferentes grupos taxonômicos presente dentro da comunidade e por isso atribui o mesmo peso dentro da comunidade para espécies raras e espécies abundantes (Legendre, 2014). Para resolver este problema, os índices de diversidade, tais como Simpson (1-D) e Shannon (H), levam em conta a abundância de cada espécie dentro da comunidade. Apesar de serem índices tradicionais em estudos de comunidade, duas premissas estão contidas nestes índices (Cianciaruso et al.,

2009). A primeira é que todas as espécies dentro da comunidade são distintas quanto suas funções na comunidade. Em outras palavras, se uma espécie é extinta localmente, suas funções no sistema não são substituíveis e consequentemente os processos relacionados com esta função deixam de ser desempenhados. A segunda premissa é que, dentro de uma dada população, assume-se que todas as espécies e indivíduos são equivalentes, não se levando em consideração a plasticidade fenotípica que há entre os indivíduos, ou seja, as mudanças de suas características morfológicas e fisiológicas em função das condições do ambiente, como nutrição, microclima e competição (Whitman e Agrawal, 2009).

Um método alternativo e complementar para avaliações de comunidades é a descrição em nível de indivíduos ou espécies quanto as suas características funcionais (Petchey e Gaston, 2002, 2006; Petchey et al., 2004; Mason et al., 2005; Ricotta e Burrascano, 2008; Joner et al., 2011; Makkonen et al., 2011; Podgaiski et al., 2013). Esta descrição funcional pode ainda ser baseada em grupos funcionais ou atributos funcionais, conforme exemplificado na Figura 2.3.

Grupo funcional: os grupos são geralmente separados tendo como base a principal função dos organismos no ecossistema, como por exemplo, quanto regime alimentar (fungívoro, bacteriófago, fitófago, detritívoro, etc.) e estratégia de vida (epigeico e endogeico; xerófilo e mesófilo; etc.). Os grupos funcionais aglomeram diversas espécies dentro de um mesmo tipo, não considerando as características que há elas e entre os indivíduos (Díaz e Cabido, 2001). Em função disso, este agrupamento tem suas limitações, como a perda de informações pela imposição de uma estrutura discreta sobre as diferenças funcionais de táxons, quando na verdade estas diferenças são frequentemente contínuas (Fonseca e Ganade, 2001) e a escolha dos tipos de grupos funcionais pode não ser uma forma robusta de representar a comunidade (Wright et al., 2006).



**Figura 2.3.** Exemplo de classificação em grupos funcionais e atributos funcionais de colêmbolos edáficos

Atributos funcionais: são definidos como características morfológicas, fisiológicas e fenológicas em nível de espécie e de indivíduos que respondem às mudanças do ambiente (McGill et al., 2006; Petchey e Gaston, 2006). Os atributos de um indivíduo podem ser divididos em atributo de resposta e atributo de efeito e, muitas vezes, uma mesma característica pode ter os dois papéis dentro da comunidade. Por exemplo, o tamanho da antena, um atributo muito utilizado para descrever diversas espécies, pode ser relacionado com sua habilidade de detectar alterações do ambiente, tais como umidade, temperatura, radiação e compostos químicos, sendo este um atributo de resposta ao ambiente, mas também pode ser um atributo de efeito, em que o tamanho da antena pode estar relacionado à escolha do alimento.

A descrição de comunidades utilizando uma funcional baseada em atributos nos permite calcular três índices funcionais frequentemente estudados: diversidade funcional (subdivida em riqueza, igualdade e divergência funcional), a redundância funcional e o peso médio dos atributos dentro da comunidade (Botta-Dukát, 2005; Mason et al., 2005; de Bello et al., 2009), assim como nos permite explorar mecanismos relacionados com a montagem de comunidades, como filtros ambientais e interações bióticas, que levam a convergência e a divergência de atributos funcionais relacionado à um gradiente ecológico.

A diversidade funcional, calculada por meio da “Entropia de Rao”, refere-se como o valor, variação e distribuição dos atributos funcionais dentro de uma dada comunidade (Botta-Dukát, 2005; Mouchet et al., 2010). Duas comunidades podem apresentar valores similares de riqueza e diversidade de espécies, mas podem ser distintas quanto a sua diversidade de atributos e, conseqüentemente, quanto a sua diversidade funcional. Mason et al (2005) decompõem a diversidade funcional em três componentes: riqueza funcional, uniformidade funcional e divergência funcional, sendo estes relacionados com a ocupação de nichos ecológicos. A riqueza funcional indica a qualidade de espaços funcionais ocupados dentro da comunidade. Quando a riqueza é baixa, recursos disponíveis não estão sendo bem utilizados, reduzindo a produtividade do sistema. A uniformidade funcional descreve a distribuição da abundância dentro do espaço funcional, ou seja, dependendo das condições do nicho ecológico, poucas espécies podem estar aproveitando dos recursos disponíveis. E por fim, a divergência funcional é o componente que está diretamente relacionado com o grau de diferenciação do nicho ecológico dentro da comunidade, sendo que quanto maior este valor, maior o nível de diferenciação e menor a competição por recursos.

A redundância funcional, segundo De Bello et al. (2007), pode ser calculada pela diferença entre a diversidade funcional e a diversidade taxonômica ( $RF = DF - D$ ). Os valores da RF variam de 0 – 1, sendo igual a 0 quando as espécies são completamente diferentes quanto seus atributos e igual a 1 quando forem completamente similares. A redundância funcional deve-se, num primeiro momento, ao fato de que espécies compartilham caracteres funcionais similares provavelmente em função de um filtro ambiental e pelo uso

das mesmas fontes de sobrevivência. Uma alta redundância funcional indica que algumas espécies podem desempenhar funções equivalentes em importantes processos funcionais e, a perda de algumas espécies não afeta o funcionamento deste ecossistema, pois estas serão substituídas por organismos com atributos similares (Petchey e Gaston, 2002; Cole et al., 2006; Mouchet et al., 2010; Joner et al., 2011; Pillar et al., 2013).

Muitos estudos já têm utilizado atributos funcionais em estudos de comunidades de plantas relacionados a determinados fatores ambientais (Pillar, 1999; Pillar e Sosinski, 2003; Carlucci et al., 2012), sendo atualmente aplicado também em comunidades animais, como peixe (Villéger et al., 2010), aracnídeos (Podgaiski et al., 2013) e colêmbolos (Salmon e Ponge, 2012; Salmon et al., 2014; Martins da Silva et al., 2016). Geralmente os atributos funcionais utilizados para descrever colêmbolos do solo estão ligados com seu desempenho no ambiente, reprodução, preferência de habitat, defesa contra predadores, etc. Na Tabela 1, estão listados os principais atributos funcionais dos colêmbolos, quais são os atributos que eles descrevem e como eles respondem as mudanças do ambiente edáfico.

A escolha dos atributos funcionais apropriados deve ser baseada no peso desta característica dentro da comunidade, na sua importância funcional e devem ser capazes de explicar as variações dentro da comunidade (Petchey e Gaston, 2006). Por exemplo, se o objetivo for avaliar a comunidade de colêmbolos em relação um gradiente de temperatura do solo induzido pelas diferentes alturas de pastejo, o atributo funcional “tamanho do corpo” pode ser apropriado. Isso porque se supõe que organismos maiores serão mais resistentes à dessecação, o que possibilita sua sobrevivência em condições com alta temperatura.

A quantidade de atributos funcionais utilizados também tem sido discutida em algumas literaturas (Mason et al., 2005; Petchey e Gaston, 2006; Villéger et al., 2008). O uso de um atributo funcional geralmente é relacionado com sua resposta a um fator ambiental específico, como o exemplo supracitado, mas desconsidera que um indivíduo possa responder diferentemente a diversos fatores. Salmon et al. (2014) utilizaram vários atributos funcionais de colêmbolos relacionados à adaptação ao solo, movimentação, dispersão, proteção e reprodução (Tabela 1), visando

relacionar estes atributos à temperatura, umidade, qualidade do material orgânico, abertura do habitat e posição vertical no solo. Os resultados indicam que alguns atributos, p. ex. nível de pigmentação, são influenciados pela abertura do dossel da vegetação e nível de luminosidade que incide no solo, enquanto que a presença do órgão pós-antenal e tricobótrios relacionam-se com a posição vertical que os colêmbolos vivem no solo.

Outra vantagem da descrição de atributos funcionais em comunidades é sua utilização em nível de indivíduos. Com isso, é possível descrever comunidades considerando os diferentes estágios de vida e dimorfismo sexual dentro de uma mesma espécie. Por exemplo, Tordoff et al. (2008) observaram que formas jovens de *Folsomia candida* têm um efeito mais pronunciado no pastoreio de fungos do solo do que os adultos, uma vez que estes organismos tendem a se alimentar somente de hifas de fungos, em razão de sua alta palatabilidade e riqueza nutricional. Além disso, a descrição dos atributos em nível de indivíduo também possibilita estudos sobre comunidade em que não se consegue identificar os organismos até o nível de espécies, como é caso dos colêmbolos edáficos.

**Tabela 2.1.** Atributos funcionais utilizados para descrever comunidades de colêmbolos edáficos (Makkonen et al., 2011; Salmon et al., 2014)

Atributos funcionais	Significado do atributo	Resposta do atributo ao ambiente	Efeito no ecossistema
Nível de pigmentação	Preferência de habitat	Aumenta em áreas com vegetação mais aberta, alta luminosidade e radiação	Ocupação de diferentes nichos
	Proteção contra luminosidade e radiação		
Escama	Preferência de habitat	Aumenta em áreas com vegetação mais aberta, alta luminosidade e radiação	Ocupação de diferentes nichos
	Proteção contra luminosidade e radiação		
Tamanho da fúrcula	Órgão locomotor	Relacionado com a distribuição vertical no solo, ambientes abertos	Dispersão
	Preferência de habitat		
Tamanho do corpo	Preferência de habitat	Relacionado com a posição que o organismo ocupa no solo, sendo maior na superfície do que no interior do solo	Pressão de consumo
	Resistência a dessecação		Desempenho no ambiente
Órgão pós antenal	Órgão sensorial	Disponibilidade de alimento	FORAGEAMENTO Desempenho no ambiente
Tricobótrios	Órgão sensorial	Presença de outros organismos, disponibilidade de alimento	Migração
	Defesa contra predadores		
Tamanho da antena	Órgão sensorial	Relacionado com a fonte de alimento disponível e habitat	Migração/forageamento
			Desempenho no ambiente
Número de ocelos	Órgão sensorial	Relacionado com a distribuição vertical no solo, ambientes abertos e presença de predadores	Migração/forageamento
	Defesa contra predadores		Desempenho no ambiente
Partenogênese	Modo de reprodução	Relacionado com a distribuição vertical no solo e estratégia de vida	Ocupação de diferentes nichos
Sexuada			
Mista			

### **2.3.2. Relação entre atributos funcionais e fatores bióticos e abióticos: mecanismos de montagem de assembleias**

De acordo com Hooper et al. (2005), para melhor entender como a composição e estrutura de comunidades são afetadas por fatores bióticos e abióticos ao longo de um gradiente ecológico, faz-se necessário a caracterização dos atributos funcionais das espécies envolvidas. Isso por que espécies geralmente se aglomeram e ou se diferenciam dentro de uma comunidade em função da similaridade e dissimilaridade de seus atributos funcionais, que por sua vez é governado pela presença de um filtro ambiental e interações biológicas (McGill et al., 2006; Widenfalk et al., 2015).

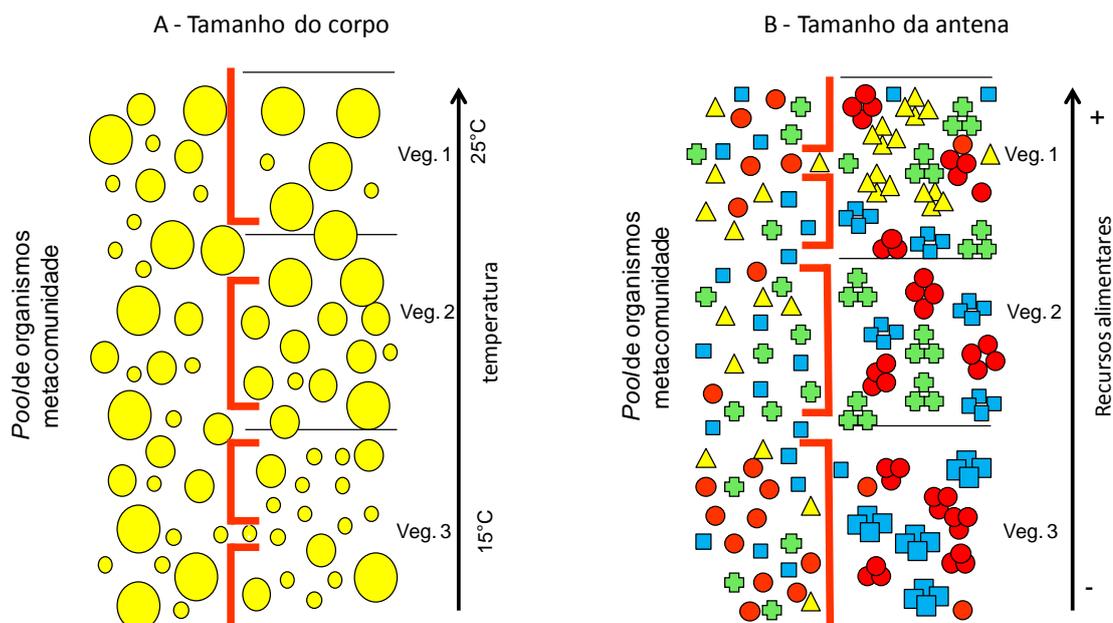
O gradiente ecológico, aqui definido como as variações dos os fatores bióticos e abióticos nos ecossistemas estudados, pode ser formado naturalmente, como as variações de vegetação, topografia ou tipo de solo, como também pode ser induzido pela intensificação do uso dos recursos naturais. Diversos indicadores podem ser utilizados para caracterizar um gradiente ecológico. No solo, por exemplo, estes indicadores geralmente são: pH, temperatura, umidade, teores de nutrientes, matéria orgânica, biomassa e atividade microbiana (Tsiadouli et al., 2005; Sousa et al., 2006; Perez et al., 2013b).

Mesmo que vários estudos mostrem que a comunidade edáfica responde as alterações dos fatores abióticos e bióticos ao longo de um gradiente ecológico, é fundamental entender quais são os mecanismos que atuam na formação destas comunidade, que são: a) presença de um filtro ambiental que leva a convergência de atributos funcionais e a sobreposição de nichos ecológicos e pelas interações bióticas – coexistência – que leva a divergência de atributos funcionais e a diferenciação de nichos ecológicos. Estes mecanismos são já bem estudados em comunidades de plantas (MacArthur e Levins, 1967; Pillar et al., 2009; de Bello, 2012), contudo tem sido aplicada em comunidades animais (Moretti e Legg, 2009; Podgaiski et al., 2013).

Índices ecológicos, tais como riqueza, diversidade de Shannon e Simpson, diversidade funcional e redundância, são determinados no nível de comunidade, ou seja, são obtidos para cada comunidade local. Por outro lado,

a análise da convergência e divergência de atributos funcionais é realizada em nível de metacomunidade (Leibold et al., 2004), que considera que a composição e estrutura de cada comunidade local é decorrentes da resposta dos indivíduos presentes em um compartimento regional (metacomunidade) ao filtro ambiental e as interações biológicas.

A convergência de atributos funcionais ocorre quando os fatores bióticos e abióticos atuam como filtro ambiental (Díaz e Cabido, 2001; Grime, 2006). Espécies convergentes são similares em relação aos seus atributos funcionais e responderão da mesma forma em relação às mudanças do ambiente, indicando a utilização das mesmas fontes de sobrevivência, como água, luz, espaço e alimento (Makkonen et al., 2011; Salmon et al., 2014). A Figura 2.4 (adaptada de Pillar e Duarte, 2010; Vandewalle et al., 2010) mostra um exemplo de como a temperatura do solo poderia atuar como filtro ambiental sobre o tamanho do corpo de organismos edáficos. Nota-se que o tamanho do corpo tende a ser mais similar entre as espécies que vivem nas mesmas condições de temperatura do solo, sendo maior nas maiores temperaturas e menor nas menores temperaturas. Estas afirmação foram observadas por Makkonen et al. (2011), em que em experimento de manipulação climática (temperatura e umidade) concluíram que colêmbolos maiores e menores foram encontrados em maiores e menores temperaturas, respectivamente. Isso ocorre porque espécies maiores, geralmente ligados ao grupo funcional epiedáfico e hemiedáfico, são mais resistentes à dessecação, e as espécies menores neste lugar, ou migram ou são extinta localmente. Uma vez que a convergência agrupa organismos que são similares em seus atributos funcionais e, por sua vez, quanto aos requerimentos ecológicos, podemos afirmar que a convergência também é o mecanismo que pode levar ao aumento da redundância funcional e diminuição da diversidade taxonômica (Pillar et al., 2009; Mouchet et al., 2010; Joner et al., 2011).



**Figura 2.4** Modelo de padrões de convergência e divergência de atributos funcionais proposto para três tipos diferentes de vegetação. A) círculos amarelos e de diferentes tamanhos são referente ao atributo tamanho do corpo, quanto maior o círculo, maior o corpo do organismos. B) Diferentes cores e formatos de símbolos à diferentes tamanho de antena (baseado no modelo proposto por Grime, 2006; Pillar e Duarte, 2010; Vandewalle et al., 2010)

A divergência de atributos funcionais ocorre quando a interação entre as espécies leva à restrição da similaridade (Mason et al., 2005; de Bello et al., 2009; de Bello, 2012), favorecendo a coexistência de espécies funcionalmente distintas entre si. Em outras palavras, comunidades com espécies divergentes utilizam os recursos de formas diferentes, o que leva à formação de nichos ecológicos (MacArthur e Levins, 1967; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008; Clark et al., 2012). Na Figura 2.4 é exemplificado como o tamanho da antena (diferentes símbolos) pode estar relacionado com os padrões de divergência ao longo do gradiente ecológico. Supondo que o gradiente avaliado seja a fonte de alimento (biomassa microbiana, biomassa fúngica, resíduos vegetais) e que os colêmbolos utilizam suas antenas para forragear o ambiente na busca de recursos, pode dizer que a heterogeneidade de alimentos disponíveis e, seja tanto em quantidade quanto em qualidade, bem como as diferentes capacidades de percepção do alimento pelo colêmbolo induzem a diferenciação de nicho ecológico, pois estes organismos vão ocupar diferentes nichos dentro da comunidade. Os órgãos sensoriais dos colêmbolos,

como a antena, são capazes de perceber compostos liberados no ambiente (Altner e Thies, 1984). Contudo, esta percepção vai depender do quão desenvolvido são os órgãos sensoriais (tamanho da antena, número de sensílas) e da concentração e tipo de odores (Bengtsson et al., 1988, 1991; Staaden, 2009). Por exemplo, colêmbolos que percebem mais rapidamente odores liberados por fungos, são mais hábeis em ocupar primeiramente um nicho ecológico, enquanto outros colêmbolos, para evitar a competição, ocupam outros nichos ecológicos. Este é um exemplo claro de como um atributo funcional pode influenciar na diferenciação de nicho ecológico e, por sua vez, afetar a diversidade funcional dentro da comunidade. Quanto mais alto os valores de divergência, mais a diferenciação de nicho e, por sua vez, melhor o aproveitamento dos recursos disponíveis.

#### **2.4. Efeito dos colêmbolos e de sua diversidade sobre os processos funcionais do solo**

Nos tópicos anteriores, destacou-se a importância da biodiversidade no funcionamento de ecossistemas, bem como as ferramentas utilizadas para avaliar alterações na biodiversidade. No entanto, a relação entre biodiversidade de organismos da fauna e funcionamento do solo ainda não são adequadamente avaliadas, mesmo sendo bem aceita a importância destes organismos em processos que ocorrem no solo, como a ciclagem de nutrientes (Emmerling et al., 2002; Lavelle et al., 2006).

Estudos em microcosmos geralmente são utilizados para estes fins e possibilitam isolar fatores que não seriam possíveis no campo, p. ex. temperatura e umidade. Com isso, se torna possível investigar a relação entre dois componentes e os reflexos sobre os processos funcionais do solo no ecossistema. O uso de microcosmos já é muito utilizado em estudos de manipulação substratos, seja orgânico ou mineral, e seu efeito na mineralização C, N e outros macronutrientes, onde o objetivo é fazer uma relação direta entre o manejo do solo e sua fertilidade nutricional.

Nos últimos tempos, a relação entre fauna edáfica e microrganismos e os processos funcionais afetados também têm tido muito pesquisada. Embora a ciclagem de nutrientes seja um processo primeiramente influenciado

pela microbiota e seu substrato (Larsen et al., 2007; Kemmitt et al., 2008; Sharma et al., 2010), sabe-se que sua biomassa, composição e atividade são fortemente controladas pela fauna edáfica (Kandeler et al., 1999; Ke et al., 2005; Lenoir et al., 2006). Lenoir et al. (2006) mostrou que a presença de organismos da fauna em microcosmos, principalmente de colêmbolos, reduz a comunidade fúngica, pois foi observada menor atividade da FDA fúngica e menor conteúdo de ergosterol, sendo o primeiro um indicador de atividade fúngica (Gaspar et al., 2001) e o segundo uma medida direta de biomassa fúngica (Djajakirana et al., 1996).

A relação entre colêmbolos e microrganismos também tem sido frequentemente investigada em ambientes de microcosmos, geralmente os colêmbolos *Onychiurus armatus*, *Protaphorura armata*, *Folsomia candida*, *Pseudosinella alta*, todas muito abundantes no solo e facilmente cultivadas em laboratório (Sabatini et al., 2004; Harold et al., 2005; Kaneda e Kaneko, 2011). Grande parte destes estudos mostra que microcosmos com colêmbolos quando comparados com o controle (sem colêmbolos) também afetam a taxa de mineralização de C e N, principalmente pelas alterações na relação biomassa de fungos e biomassa de bactérias.

O efeito da redução da comunidade fúngica no solo leva a um aumento nas taxas de mineralização da N e C (Hanlon e Anderson, 1979; de Vries et al., 2013), sendo em alguns aspectos negativo, pois podem ocorrer perdas deste elemento via lixiviação ou volatilização. Hanlon e Anderson (1979) destacam que a redução da biomassa fúngica é ainda mais evidente em altas densidades de colêmbolos, sendo posteriormente confirmados estes efeitos em outros trabalhos (Harold et al., 2005; Tordoff et al., 2008). Tordoff et al. (2008) observaram que colêmbolos euedáficos, p. ex. *Folsomia candida* Willem 1902, têm maior impacto no crescimento e desenvolvimento de fungos do que os colêmbolos epiedáficos, sendo este efeito mais negativo em altas densidades e em estágio de desenvolvimento juvenil.

Além do efeito sobre a comunidade microbiana, colêmbolos afetam a mineralização de C e N pela redistribuição dos nutrientes no solo, que ocorre devido à movimentação de espécies euedáficas e hemiedáficas, que promove a mistura de solo e material orgânico, e devido ao consumo de um material orgânico mais recalcitrante e sua excreção numa forma mais disponível via

urina e fezes (Cragg e Bardgett, 2001; Bakonyi et al., 2002; Kaneda e Kaneko, 2011; Hedě nec et al., 2013).

A maioria dos estudos supracitados se baseia em experimentos que manipulam ambientes com e sem colêmbolos ou a combinação entre algumas espécies. Porém não há estudos que investigam o efeito de grupos funcionais ou o efeito da dominância de um determinado atributo funcional de colêmbolos sobre os processos ecossistêmicos do solo, menos ainda de sua diversidade. Resultados para este tipo de experimento nos permite extrapolar hipóteses de qual seria o efeito se encontrássemos dentro de uma dada comunidade de colêmbolos a dominância de um tipo funcional no solo.

Foi observado por Craag et al. (2001) o efeito de três espécies diferentes de colêmbolos - *F. candida*, *Pseudosinella alba* (Packard 1873), *Protaphorura armata* (Tullberg 1869) sobre a evolução de CO<sub>2</sub>, liberação de carbono orgânico dissolvido (COD) e mineralização de N. Os autores notaram que quando comparado ao controle, a presença de colêmbolos aumenta em até 119% o teor de COD, sendo estes valores menor quando há duas e três espécies de colêmbolos no mesmo ambiente de microcosmos (89 e 81%). O autor sugere que este efeito deve-se ao controle de uma população de colêmbolos sobre a outra, pois foi observado que a população da espécie introduzida no microcosmo isoladamente era superior do que nos tratamentos em que foram introduzidas em combinação.

Considerando que os colêmbolos são classificados em três grupos funcionais, é de particular interesse entender como estes grupos afetariam o funcionamento do solo. A relação trófica entre as espécies é determinante na eficiência de um processo funcional, pois se espera que um ecossistema funcional e sustentável não tenha perdas, refletido na forma de gases de efeito estufa ou de nutrientes lixiviados, mas que disponibilize estes nutrientes numa dinâmica que possa ser aproveitados por todos os componentes do solo.

### 3. CHAPTER 2. RELATIONSHIP BETWEEN LAND-USE TYPES AND FUNCTIONAL DIVERSITY OF EPIGEIC COLLEMBOLA IN SOUTHERN BRAZIL<sup>3</sup>

**Abstract:** Land-use (LU) change has been identified, among global changes, as the main threat causing biodiversity loss, locally and regionally. This is especially true in Southern Brazil with the two main biomes facing high conversion into agricultural land to meet increasing demand for food and fuel. Within this region, we focused on belowground biota across three land-use types (forest, grassland and eucalyptus plantation) forming a gradient of land-use intensification. We used both a taxonomical and a trait-based approach to depict the response of Collembola assemblages across land-use types. Results showed different patterns according to the taxonomical or trait-based approach. In general, diversity indices did not differ between forest and grassland based on the taxonomical approach with Eucalyptus plantation showing lower diversity values. In opposite, Functional diversity based on traits, was higher in forest (0.39) and similar between grassland and eucalyptus plantation (0.31 and 0.25, respectively). Furthermore, we found both convergence and divergence of subsets of traits across land-use types. Convergence was maximized for the number of ocelli, antenna length, trichobothria, level of pigmentation, scale, furca development and body size while divergence was maximized for sensorial traits (antenna length and postantennal organ). Our findings show that a trait-based approach associated with a taxonomic one provide a better understanding of the response of collembolan communities to biotic and abiotic changes across land-use types

**Keywords:** environmental filters; functional traits; functional diversity; land-use

---

<sup>3</sup> Paper submitted to Applied Soil Ecology (APSOIL-D-16-00129) written by Bruna Raquel Winck, Enilson Luiz Saccol de Sá, Vitor Mateus Rigotti and Matthieu Chauvat.

### 3. CAPÍTULO 2. RELAÇÃO ENTRE TIPOS DE USO DO SOLO E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE COLÊMBOLOS EPIGEICOS NA REGIÃO SUL DO BRASIL<sup>4</sup>

**Resumo:** A alteração do uso do solo foi identificada, entre as mudanças globais, como uma das principais causas de perda de biodiversidade em nível local e regional. Isto é especialmente verdadeiro no sul do Brasil onde os dois principais biomas da região são convertidos em terras agrícolas e pecuárias para atender à crescente demanda por alimentos e combustível. Para esta região, focamos nosso estudo na fauna do solo relacionada com três diferentes tipos de uso do solo (floresta, campo nativo sob pastejo e plantações de eucalipto). Utilizou-se uma abordagem taxonômica e funcional baseada em atributos funcionais para descrever a resposta das assembleias de colêmbolos ao longo dos três tipos de uso do solo. Os resultados mostraram padrões diferentes entre as abordagens taxonômica e funcional. Em geral, os índices de diversidade não diferiram entre a floresta e o campo com base na abordagem taxonômica, porém o eucalipto apresentou baixa diversidade taxonômica. Por outro lado, a diversidade funcional foi maior na floresta (0,39) e semelhante entre o campo (0,31) e (0,25). Além disso, encontramos convergência e divergência de atributos relacionados aos diferentes tipos de uso do solo. Convergência foi maximizada para o número de ocelos, comprimento da antena, tricobótrios, nível de pigmentação, presença de escamas, desenvolvimento da fúrcula e tamanho do corpo, enquanto a divergência foi maximizada para características sensoriais (comprimento da antena e de órgãos pós-antenal). Nossos resultados mostram avaliações de comunidades utilizando uma abordagem baseada em atributos funcionais associada com a taxonômica proporciona uma melhor compreensão da resposta das comunidades de colêmbolos em relação as mudanças bióticos e abióticos induzidas pelos diferentes uso do solo.

Palavras-chave: filtros ambientais; atributos funcionais; diversidade funcional; uso do solo

---

<sup>4</sup> Trabalho submetido à Applied Soil Ecology ( APSOIL-D-16-00129) escrito por Bruna Raquel Winck, Enilson Luiz Saccol de Sá, Vitor Mateus Rigotti e Matthieu Chauvat.

### 3.1. Introduction

Worldwide, in order to optimize productivity to meet the increasing demand for food, biofuel and fibre, native grasslands and forests have been replaced by intensively managed agricultural lands (Overbeck et al., 2007; Dahms et al., 2010). Land-use change has been identified, among global changes, as the main threat causing biodiversity loss, locally and regionally (Hooper et al., 2005; Vandewalle et al., 2010; Martins da Silva et al., 2016). This is especially true in Southern Brazil with the two main biomes (Kaschuk et al., 2010) facing high conversion into agricultural land. Around 88% of the Atlantic Forest area (Ribeiro et al., 2009) and 25% of the pampas (Overbeck et al., 2007) were converted over the last century. Basically, the natural vegetation consisting of grassland, shrubland and different forest types (Müller et al., 2007) has been either used for grazing activities or replaced by plantations of *Eucalyptus* ssp. (Nabinger et al., 2000; Pillar et al., 2012). This led nowadays to a mosaic of land-use types forming a gradient of intensification (i.e human influence).

Within ecosystem, it is now recognized that the belowground compartment plays an essential role in maintaining ecosystem structure and functioning. Soils support a wide array of ecological functions (e.g soil organic matter decomposition, carbon and nutrient cycles, food web interactions) leading to several ecosystem services (C storage, food production and climate mitigation) [Barrios, 2007; de Vries et al., 2013; Lavelle et al., 2006].

As LU type partly determines abiotic and biotic soil properties (Sousa et al., 2006; Vandewalle et al., 2010; Liiri et al., 2012), Land-use changes have an important impact on several soil processes and thereby on ecosystem functioning (Dahms et al., 2010; Grandy and Robertson, 2007; de Vries et al., 2013).

Within soil, fauna plays fundamental roles in belowground key processes such as carbon and nitrogen cycling (Chamberlain et al., 2006; Eisenhauer et al., 2009; Lenoir et al., 2006). In this study we focused our investigation on the collembolan community. Collembola are dominant invertebrates, with numerous species (Hopkin, 1997) affecting decomposition and mineralization processes by feeding on a wide range of microorganisms

and organic sources (Lenoir et al., 2006; Tordoff et al., 2008). Therefore, the study of soil collembola responses related to soil changes along a land-use gradient is of great interest (Chamberlain et al., 2006; Hopkin, 1997; Salmon et al., 2014). So far, studies tended to evaluate the structure and organization of collembola communities mainly based on taxonomic diversity and species abundances (Coleman e Whitman, 2005; Sousa et al., 2006; Wardle et al., 2006; Diekötter et al., 2010) or on a limited number of cases using life-forms or feeding preferences (Russell et al., 2004; Taylor et al., 2010; Perez et al., 2013b).

However, both taxonomic and functional group approaches have limits. Firstly, ecological indices based only on taxonomic identification are not enough to evaluate assembly organisms, because these indices do not consider the functional variability between species (Moretti et al., 2009), i.e., they consider each species as unique in its response to the environment and in its functionality. Secondly, as synthesized by Villéger et al. (2008) and Pey et al., (2014b), functional group approaches may lead to loss of information since they impose a discrete structure on functional differences between species, which are usually continuous (Fonseca e Ganade, 2001) and the conclusion on the importance of functional diversity depends on the choice of the functional group. To obviate this, trait-based approaches (functional traits) were developed to evaluate a given structure and organization of a given community (Lavorel e Garnier, 2002; McGill et al., 2006).

Functional traits refers to the characteristics of an individual that strongly influence its performance in the environment (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007). According to De Bello et al. (2009) and Pillar et al. (2009), the assemblage of organisms within a given community is organized by environmental filtering and biotic interactions. Environmental filtering may lead to trait-convergence patterns and the result is an assemblage of organisms that share similar functional traits (Mason et al., 2005; de Bello et al., 2009; Pillar et al., 2009). For example, Makkonen et al. (2011) observed that Collembola in similar conditions of moisture are similar regarding body size and habitat preference. Likewise, Salmon et al. (2014) found several traits of collembola (e.g. the presence of a postantennal organ, the absence of trichobothria) over-represented in deep soil and closed habitats.

In contrast, biotic interactions may lead to trait-divergence patterns, resulting in an assemblage in which organisms are dissimilar to each other with respect to their functional traits (Mason et al., 2005; Wiens, 2008; de Bello, 2012). Trait divergence, one of the mechanisms of ecological niche differentiation, leads to an increase in functional diversity in a given community (MacArthur e Levins, 1967; Mason et al., 2005; de Bello et al., 2009).

In the present work, we hypothesized that both the structure and organization of collembolan assemblages across land-use types are affected by both environmental filters and biotic interactions, inducing trait-convergence and divergence within the assemblages.

In order to investigate this hypothesis we aimed at 1) assessing how Collembola respond to different land-use types from a taxonomic and a functional trait approach and 2) exploring Collembola trait-convergence and trait-divergence across land-use types.

## **3.2. Materials and methods**

### **3.2.1. Site description and experimental setup**

We selected 12 sites located at the Agronomic Experimental Station of UFRGS (30°5'S, 51°39'W at 46 m a.s.l.), Eldorado do Sul municipality, Rio Grande do Sul, Brazil.

All soils were classified as Aluic Acrisol (IUSS, 2006). The climate was classified by Köppen as Cfa (a transitional zone between tropical and temperate climates), in which annual precipitation is about 1445 mm and mean temperature ranges from 9°C in winter to 25°C in summer with an annual temperature of about 18.8°C (Bergamaschi et al., 2013).

The 12 sites were evenly distributed across three land-use types: natural gallery forest ( $n = 4$ ), natural grassland ( $n = 4$ ) and eucalyptus plantation ( $n = 4$ ). The gallery forests had a canopy formed by trees of medium height, between 7 and 15 m. Myrtaceae species, which stand out because of their smooth trunks, were abundant, especially *Myrcia multiflora* and *Myrciaria cuspidate* (Müller et al., 2007). Grasslands were mainly dominated by grass species with co-occurring herbs, shrub and forbs species, including N-fixers

(Nabinger et al., 2000; Overbeck et al., 2007). Grassland management in the study area has traditionally consisted of grazing of domestic cattle that use gallery forests for shelter and forage in the colder season (Carlucci et al., 2012). At the time of data collection, there was no grazing and the vegetation was about 30 cm in height. *Eucalyptus saligna* plantation was installed in 1990 with a spacing of 7 x 7 m between plants, and these sites are also used by cattle as a shelter during the warmer seasons (Sep-Mar).

### **3.2.2 Collembola sampling**

At three sampling dates (February, April and September of 2013), four pitfall traps of 4.5 cm diameter were used to collect Collembola at each site. The four traps were arranged along a 32 m transect with a spacing of 8 m between traps and filled with formaldehyde solution (4%) and a drop of detergent. The traps were removed from the site after 7 days and the collembola counted and determined down to genus or family level (Zepellini e Bellini, 2004; Abrantes, 2011).

### **3.2.3 Collembola traits**

We assessed the functional response of collembola to land-use types using morphological and sensorial attributes for each collembola taxa. Traits were chosen on the basis of their influence on the collembola community and are related to habitat preference, dispersion and sensorial ability. All traits, data type, relationship with the environment and how they were measured are listed on Table 3.1.

**Table 3.1.** Description of the morphological traits with their ecological consequences.

Functional trait	Abbreviation	Attributes <sup>1</sup>	Types of data	Trait response mechanism to ecological filters
Pigmentation level body	PI	Habitat preference Protective features	0 = absent 1 = low 2 = high	Higher pigmentation level in open sites
Scale	Sc	Habitat preference Protective features	0 = absent 1 = present	Scale present in the open sites
Furca development	Fu	Habitat preference, locomotory organ	0 = absent 1 = vestigial 2 = developed	Furca more developed in open sites and soil surface
Body size	Bs	Habitat preference Protective features	1 = < 1 mm 2 = 1 e 2 mm 3 = 2 e 4 mm 4 = > 4 mm	Organisms larger in open sites, soil surface, drier environments
Post antennal organ	Pao	Sensorial organ	0 = absent 1 = present	Availability of food, water and temperature
Trichobothria	Tr	Sensorial organ Defense against predators	0 = absent 1 = present	Environmental changes (moisture, temperature, atmospheric pressure) Detection of predator movement
Antenna length <sup>1</sup>	Al	Sensorial organ	1 = shorter than head 2 = longer than head and shorter than body 3 = longer than body	Availability of food Environmental changes (moisture, temperature, atmospheric pressure). Detection of chemical compounds (Zn, Cu)
Number of ocelli	No	Sensorial organ, defense against predators, habitat preference	0 = absent 1 = from 0 - 5 2 = from 6 - 8	Vertical distribution Movement detection Site openness

1. Abrantes, (2011); Bellinger et al. (2014); Hopkin (1997); Jucevica and Melecis (2006); Makkonen et al. (2011); Salmon et al. (2014)

### 3.2.4 Litter parameters

In order to evaluate each land-use, we characterized the collembolan habitat through measurements of abiotic and biotic parameters. Briefly, moisture and litter mass were determined following the methods described in Embrapa (1997). Microbial biomass (Cmic) was determined by a fumigation-extraction method (Vance et al., 1987), with the C-content being measured by dichromate digestion (Silva et al., 2007b). Microbial activity was determined by estimating CO<sub>2</sub> after incubation for 10 days at 23°C (Anderson, 1982; Silva et al., 2007a).

### 3.2.5 Ecological indices, trait-convergence and trait-divergence patterns

We organized the collembola community, environment and traits data in three matrices: Matrix W, containing the abundances of species in each community standardized by plot total; Matrix B, which includes species described on the basis of 13 traits (morphological, sensorial and ecological) and matrix E, describing samples in each unit according to the ecological variables (abiotic and biotic factors).

We used matrix W to calculate the following indices: species richness (S), Simpson diversity (D), Shannon diversity (H) and Shannon evenness (E) (Magurran, 2004).

Using matrices W and B, we calculated functional diversity (FD), functional redundancy (FR) and community-weighted mean trait scores (CWM) (Botta-Dukát, 2005; de Bello et al., 2010; Vandewalle et al., 2010; Pillar et al., 2013).

$$DF = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s dij pi pj$$

Functional diversity is based on the quadratic entropy of Rao (1982), which summarizes the sum of dissimilarity of the traits  $d_{ij}$ , in the range of 0-1,

between species  $i$  and  $j$  weighted by the relative abundance of species ( $p_i p_j$ ) in the community.

$$FR = DF - D$$

Functional redundancy was proposed by Bello et al. (2007) and is defined as the difference between species diversity and functional diversity. FR values range from 0 to 1 and when the species are completely different for the traits, then  $FR = 0$  and  $FD = D$ . When all the species are identical for all traits, then  $FR = D$  and  $FD = 0$ .

CWM are the mean of a given functional weighed by the relative abundance  $p_i$  of the  $i$  collembola taxa and  $x_i$  is the trait value for species  $i$ .

$$CWM = \sum_{i=1}^s p_i x_i$$

### 3.2.6 Statistical analyses

The effect of land-use on abiotic (litter mass and moisture content), biotic parameters (microbial biomass and activity) and ecological indices were evaluated either by analysis of variance (ANOVA) when data ensure normality and homoscedasticity or by Kruskal-Wallis multiple comparison tests when the assumptions of ANOVAs were not respected. To localize differences between sites, ANOVAs were followed by Tukey-HSD tests. Univariate statistical analyses were performed with the STATISTICA software package version 8.0.

A permutation test using analysis of similarity (ANOSIM Global-R, Bray-Curtis similarity matrix) was performed to determine the effect of land-use type on collembola taxonomic structure. The ANOSIM Global-R test was described by Clarke (1993) and is based on rank dissimilarities (non-metric ANOSIM). We performed Non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on Bray-Curtis dissimilarity index to represent the difference between land-use on the collembola composition found by ANOSIM Global-R. In addition, Similarity percentages (SIMPER) analyses were run to determine species contributions to the observed collembolan assemblage structure under the different land-use types (Clarke, 1993).

The traits, biotic and abiotic parameters and functional indices were analyzed by Principal Component Analysis (PCA) and we performed ANOVA on the first ordination axis to test the differences between land-use types. ANOSIM, SIMPER, N-MDS and PCA analyses were performed using the statistical software PAST v.3.15.

We used the method described in Pillar et al. (2009) for discriminating trait-convergence assembly patterns (TCAP) and trait-divergence assembly patterns (TDAP) across land-use types. Then, since not all traits may be related to the ecological gradient, we searched for optimal traits subsets following the method described Pillar and Sosinski (2003).

Ecological indices were calculated using the free statistical software PAST 3.15 (Hammer et al., 2001). Functional diversity, functional redundancy, TCAP and TDAP were performed using the statistical software SYNCOSA (by V. Pillar, v.2.90 available at <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>).

### **3.3. Results**

#### **3.3.1. Land-use types and collembolan assemblage**

With the exception of microbial biomass ( $F = 1.513$ ,  $p = 0.29$ ), all other parameters significantly differed between land-use types: litter moisture ( $F = 9.64$ ,  $p = 0.013$ ) was 50% higher in the native forest than in the Eucalyptus plantation, while litter mass ( $F = 5.018$ ,  $p = 0.0002$ ) showed highest value in the Eucalyptus plantation, which was 1.6-fold higher than in Forest and 6.2-fold higher than in grassland. Microbial activity ( $F = 8.557$ ,  $p = 0.017$ ) was found to be significantly higher in Grassland compared to Eucalyptus (+16%) [Table 3.2].

In total 3093 individuals of collembola belonging to 39 taxa were sampled (Table 3.3). The five dominant Taxa were *Entomobrya* II, *Entomobrya* I, *Desoria* ssp., *Entomobrya* III, and *Lanocyrtus* ssp. with relative abundances of 29.28%, 20.85%, 13.86%, 7.77%, and 6.3% respectively.

**Table 3.2.** Means (and SD) of different litter biotic and abiotic parameters in three land-use types (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation) in southern Brazil. Means of the same parameters sharing identical letter are not significantly different (Tukey HSD test, 5% level).

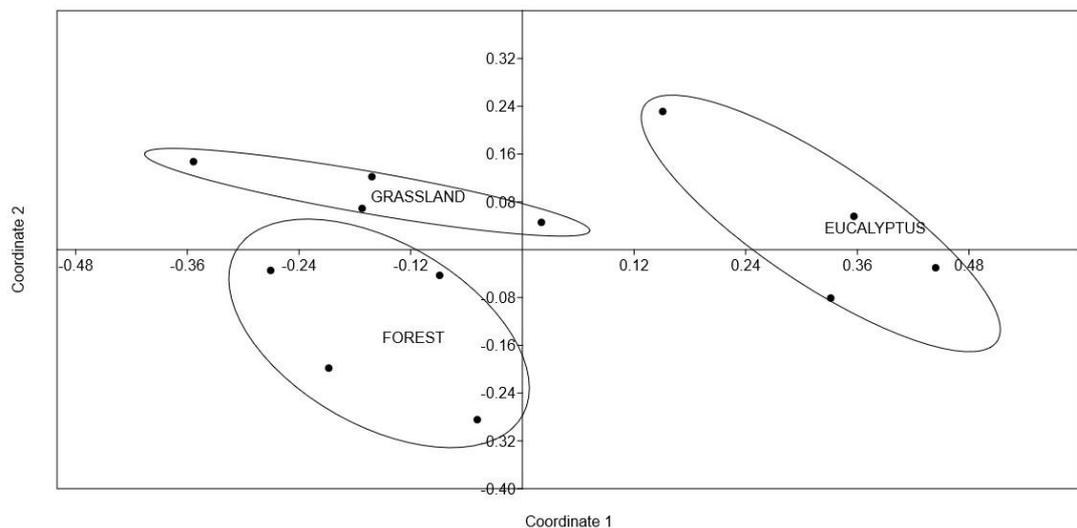
	F	<i>p</i>	Land-use type		
			Forest	Grassland	Eucalyptus
Litter Moisture (g g <sup>-1</sup> )	9.636	0.01	0.61 a (0.08)	0.55 ab (0.04)	0.43 b (0.05)
Litter Mass (kg ha <sup>-1</sup> )	50.18	0.0002	9878 b (1534)	2563 c (765)	15926 a (2204)
Microbial Biomass (mg C g <sup>-1</sup> )	1.5129	0.29	12117 (2657)	13719 (1627)	11642 (2337)
Microbial Activity (mg CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> )	8.557	0.02	16016 ab (843)	17068 a (956)	14644 b (288)

The global R statistics from ANOSIM was 0.709 with  $p = 0.0002$ , demonstrating that the overall differences of collembolan assemblages between sites were large and statistically significant, which is reflected in the separation of sites in the ordination space (Fig. 3.1). Pairwise comparisons revealed differences between all land-use types: forest and eucalyptus ( $R = 0.96$ ,  $p = 0.026$ ); Grassland and Eucalyptus ( $R = 0.82$ ,  $p = 0.028$ ); Grassland and Forest 0.36 ( $p = 0.026$ ).

**Table 3.3.** Activity and diversity indices of Collembolan assemblages sampled parameters in three land-use types (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation) in southern Brazil. Means and SD are given. Means of the same parameters sharing identical letter are not significantly different (Tukey HSD test, 5% level).

	F	<i>p</i>	Land-use type		
			Forest	Grassland	Eucalyptus
Activity	0.6254	0.5568	23.23 (5.20)	18.63 (4.53)	22.19 (8.02)
Richness	10.8371	0.004	19.0 a (0.82)	17.3 a (2.06)	12.5 b (2.08)
Simpson index	20.3071	0.0007	0.81 a (0.03)	0.79 a (0.02)	0.64 b (0.06)
Shannon index	7.8833	0.0194	2.05 a (0.1)	1.99 ab (0.06)	1.39 b (0.11)
Evenness	4.1342	0.0533	0.41 (0.04)	0.43 (0.05)	0.33 (0.06)

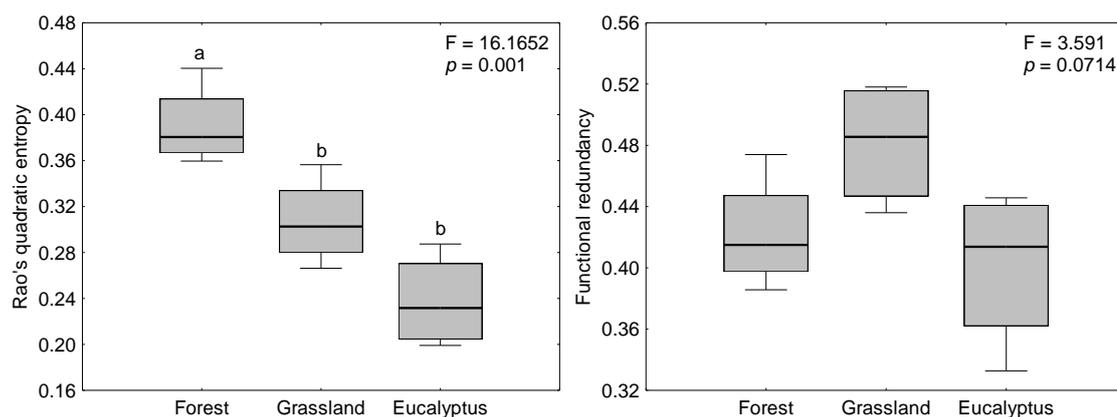
SIMPER analysis showed that *Entomobrya* I, II and III, *Desoria* and *Lanocyrtus* were responsible for 76.1% of the dissimilarity between Forest and Eucalyptus (overall average dissimilarity = 65%) and *Entomobrya* I, II and III, *Desoria* and Bourletiellidae were responsible for 80.54% of the dissimilarity between Grassland and Eucalyptus (overall average dissimilarity = 61.2%). Finally, the lowest dissimilarity (41.77%) of collembolan assemblages occurred between grassland and forest with *Desoria*, *Entomobrya* II, Bourletiellidae, *Lanocyrtus*, *Entomobrya* I, Sminthurididae I and Sminthuridae I, altogether responsible for 75.2% of this dissimilarity.



**Figure 3.1.** Non-metric multi-dimensional scaling plot of collembola assemblages sampled in three different land-use types (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation) based on Bray-Curtis resemblance matrix calculated using abundance data.

Land-use types significantly affected diversity indices (Species richness, Shannon index and Simpson index) of collembolan assemblages (Table 3.3). Overall, we observed a general impoverishment of the collembolan assemblage in the Eucalyptus plantation sites compared to the other land-use types (Forest and Grassland). Species richness decreased by 34.5% from Forest to Eucalyptus, while Simpson and Shannon index decreased by 21% and 32%, respectively (Table 3.3.) These differences were not paralleled at the activity level with no differences between land-use types ( $F = 0.6254$ ,  $p =$

0.5568) and evenness ( $F = 4.1314$ ,  $p = 0.0533$ ). Regarding the functional approach (Fig. 3.2), we found the same dominant pattern with Functional diversity ( $F = 16.16$ ,  $p = 0.001$ ) highest in Forest (0.39) and lower in Grassland (0.31) and Eucalyptus (0.25). Functional redundancy was 2 times higher in Grassland than in Eucalyptus.



**Figure 3.2.** Functional diversity (Rao's quadratic entropy) and Functional redundancy of Collembola assemblages parameters in three land-use types (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation). Different letters denote significant differences between means at the 5% level (Tukey HSD test).

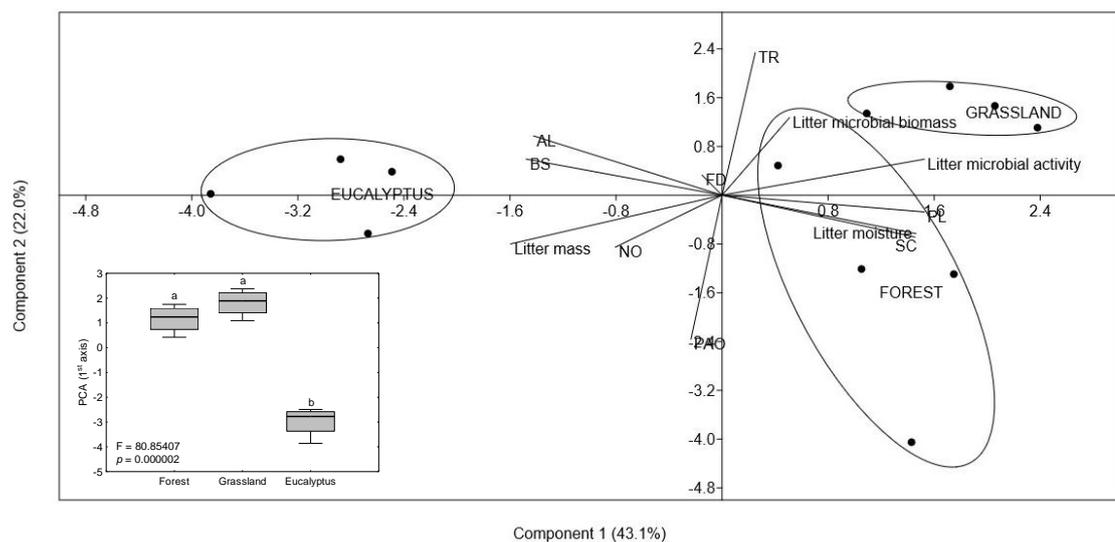
### 3.3.2. Community weighted mean values and functional traits across land use types

Intensification of land-use, from forest to eucalyptus through grassland, had an effect on collembola traits (Figure 3), with the two first axes of PCA accounting for 65.1% of the variance. Axis 1 separates sites according to litter mass (Eucalyptus sites with high amounts). This abiotic factor was correlated with functional traits mostly linked to habitat preference, protective features and sensorial function (Bs, Al, No). The first axis was also driven by moisture and microbial activity (high values in Grassland and Forest) and these variables affected several traits such as trichobothria (Tr), number of ocelli (No), antenna length (Al), scale presence (Sc), and pigmentation level (PI).

According to the CWM matrix (Table 3.4), several functional traits varied significantly between all sites. Sensorial organs (Pao and Tr) were

significantly different between grassland and forest, where forest showed an increase in collembola with Pao, followed by Eucalyptus and Grassland (0.37, 0.27 and 0.10). Unlike Pao, Tr increased in the grassland, Eucalyptus and forest (0.32, 0.28, 0.26). However, the other functional traits (Bs, Sc, Pi) in forest and grassland were significantly similar, differing only from Eucalyptus sites. We can observe collembola with higher Bs and PI and Sc presence were more abundant in forest and grassland than in Eucalyptus.

In order to understand how the collembolan assemblage was affected by land-use types, we explored trait-convergence (TCAP) and trait-divergence (TDAP) related to the biotic and abiotic factors induced by the three land-use types (Table 3.5). We found that both morphological and sensorial characteristics (No, Al, Tr, Lp, Sc, Fu, Bs) were responsible for maximization of convergence (TCAP) ( $\rho(\text{TE}) = 0.67$ ,  $P = 0.029$ ) while sensorial attributes (Al, Pao) were responsible for maximization of divergence (TDAP) ( $\rho(\text{XE.T}) = 0.65$ ,  $p = 0.002$ ).



**Figure 3.3.** Ordination of collembola community-weighted traits means, land-use types, litter abiotic and biotic parameters in a principal component analysis. For abbreviations of traits see Table 3.1.

**Table 3.4.** Community-weighted means of several Collembola traits in three land-use types (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation). Different letters denote significant differences between means (Tukey HSD test, 5% level).

Traits	F	$\rho$	Land-use type		
			Forest	Grassland	Eucalyptus
Number of ocelli	1.7	0.2315	0.289 ns	0.287 ns	0.290 ns
Antenna length	5.3	0.0302	0.283 b	0.284 ab	0.298 a
PAO presence	4.78295	0.0384	0.367 a	0.105 b	0.267 ab
Trichobothria presence	5.1	0.0331	0.261 b	0.317 a	0.283 ab
Pigmentation level	22.091	0.0003	0.318 a	0.305 a	0.234 b
Scale presence	14.8948	0.0014	0.376 a	0.296 a	0.089 b
Furca developed	0.5	0.6419	0.287 ns	0.289 ns	0.289 ns
Body size	7.755	0.0110	0.277 b	0.278 b	0.309 a

**Table 3.5.** Trait convergence and divergence assembly patterns for Collembola using Pillar index (Pillar et al., 2009). Subsets of traits that maximized Trait Convergence Assembly Patterns (TCAP) or Trait Divergence Assembly Patterns (TDAP) are given (Optimal traits).

Land-use types	Optimal Traits		$\rho$	$P$
	TCAP	No, Al, Pl, Sc, Fu, Bs	0.67	0.029
TDAP	Al, Pao	0.65	0.002	

See Tab 1 for details on traits.  $\rho$  gives the result of a correlation test based on Procrustes rotation between explained matrices (traits combined with abundance) and the explanatory matrix.  $P$ : level of significance at 5%.

### 3.4. Discussion

It is well known that management intensity induce changes in biotic and abiotic properties in soil and litter (Ponge et al., 2006; Beylich et al., 2010; Illig et al., 2010; Chauvat et al., 2011; Perez et al., 2013a) but few studies have approached this topic by focusing on a trait-based approach looking for convergence or divergence of soil fauna traits according to different land-use types (Podgaiski et al., 2013).

Our findings indicated that the activity of epigeic Collembola did not differ between land-use types. Taxonomic richness and diversity basically discriminated between the less intensively managed land-use (Forest) and the most intensively managed (Eucalyptus plantation). However, regarding taxonomic composition and structure, assemblages of Collembola were found to be specific to each land-use type, pointing to the low sensitivity of coarse

parameters such as total activity or abundances (Chauvat et al., 2003). Using a functional approach, patterns were slightly different with, for example, strong differences in functional diversity between Grassland and Forest, although they shared same values of species richness and diversity indices. A similar result of different patterns of taxonomic and functional diversity was already observed by Leps et al. (2006). They observed that two biological assemblages can have the same number of taxa, but communities can differ with respect to their functional traits. Furthermore, studies have also suggested that a decrease in functional diversity indicates a risk in ecosystem functioning, even when no differences in taxonomic diversity are observed (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2010). We also revealed that the collembolan assemblages were different according to the land-use types, in agreement with ANOSIM results based on a taxonomic list. As also observed by Petchey and Gaston (2002), Mouchet et al. (2010) and Pillar et al. (2013), we found a positive correlation between species richness and functional diversity ( $R = 0.62$ ,  $p = 0.0029$ ). According to these authors, functional diversity is the result of a combination of species richness, number of functional groups, community composition, and species identity.

We observed the highest values of both taxonomic and functional indicators of collembolan assemblages in Forest, the less human-influenced land-use. The low perturbation in this land-use may explain the high diversity found belowground. This supports the findings of Ponge et al. (2003) reporting that natural forest had the highest taxonomic diversity in comparison to five others more intensified land-use. We also suggest that the high microhabitat diversity and the food sources available favored by the higher diversity of plants (Müller et al. 2007) in the natural forests compared to Eucalyptus plantations and pastured grasslands, play a crucial role in obtaining a high diversity belowground. High diversity of plants provide an increase in ecological niches available to soil fauna by multiplying not only litter quality, but also quantity and then, moisture content and microbial biomass in litter (Wardle et al., 2006; Milcu e Manning, 2011). Furthermore, it is known that the heterogeneity of the forest floor covered by different higher plant groups, an uneven distribution of understory plants, patches of moss cushions, and varying depths of litter layer influence distribution of soil Collembola (Hågvar, 1982; Rusek, 2001).

While functional diversity is considered an important feature within biological assemblages to enable prediction of the rate and reliability of ecosystem processes and is a key to understand environmental stress (Mason et al., 2005; Leps et al., 2006; Petchey e Gaston, 2006), redundancy is also considered critical (Joner et al., 2011; Pillar et al., 2013). Functional redundancy (de Bello et al., 2009), defined as the fraction of species diversity not expressed by functional diversity, was similar between the land-use, suggesting that the loss of species in Eucalyptus land-use tends to be functionally overcome by another species sharing the same functional traits (Cole et al., 2006; Joner et al., 2011; Pillar et al., 2013). However, further disturbances and consequent loss of species in the Eucalyptus land-use may rapidly lead to the loss of unique functional traits and therefore alter the ecosystem functioning.

Among several factors explaining both FD and FR within a given community, two mechanisms were investigated in this study, namely trait-convergence assembly patterns (TCAP) and trait-divergence assembly patterns (TDAP). The method used to determine TCAP and TDAP works on a metacommunity scale (Pillar e Duarte, 2010; Carlucci et al., 2012). Thus, both patterns of convergence and divergence of traits can be observed across different sites. As stated above, convergence of traits (TCAP) results from environmental filtering (de Bello et al., 2009; Pillar et al., 2009) while divergence (TDAP) is promoted by biotic interactions. Our results showed that both morphological and sensorial traits had a strong response to land-use types (Table 5). Convergence was observed for a subset of traits (Tr, Al, Bs, SC, and Lp) that are related to drought tolerance (Fig. 3.3). For example, Collembola, with their soft tegument, are rather inefficient at regulating their water content, but a large body-size (Bs) decreased the overall rate of water loss due to the decrease in surface-to-volume ratio (Hilligsøe e Holmstrup, 2003; Kærsgaard et al., 2004; Makkonen et al., 2011). Secondly, in grassland land-use, collembolan communities were characterized by individuals adapted to high luminosity and canopy openness. We found a high abundance of pigmented and scaly collembola fitted with Trichobothria and longer antenna in this site (Makkonen et al., 2011). Interestingly, Forest and Grassland showed convergence for the same subset of traits as shown in Figure 3. This was rather unexpected as in the literature, based on taxonomic expertise, collembolan assemblages

commonly differ between opened and closed sites, especially for epedaphic species sampled using pitfall traps (Querner e Bruckner, 2010).

Across land-use Types, we also depicted trait-divergence assembly patterns (TDAP) for two specific traits (AI, Pao) related to chemical perception of the environment. We suggest that this mechanism (divergence) may be responsible for the FD differences found between land-use types. Our results showed that divergence was highest in Forest. This land-use also showed the highest litter mass and microbial biomass. Several studies reported the ability of Collembola to detect and select food resources (Chauvat et al., 2014), in particular fungi (Bengtsson et al., 1991; Chahartaghi et al., 2005; Staaden, 2009). Therefore, we suggest that more important and more diversified food resources like those found in Forest result in divergence of traits related to the sensory ability of Collembola to maximize niche distinction (Chahartaghi et al., 2005). Furthermore, it could be that divergence resulting from biotic interactions may be promoted in more stable environments, such as less human-influenced land-use.

### **3.5. Conclusion**

Soil with higher species richness and diversity are commonly assumed to be of better quality than impoverished ones. However, recent studies suggested that functional trait-based approaches are keys to understanding ecosystem processes and organism responses to their environment (Clark et al., 2012; Pey et al., 2014a). Our results indicated that patterns of diversity across different land-use types might differ between taxonomic indices or functional indices based on traits. This clearly demonstrates the need to use a trait-based approach when considering management effect or evaluating site condition. Across the land-use types, Collembola assemblages were shown to respond both to abiotic conditions (convergence of traits) and to biotic interactions (divergence of traits). But further studies are needed to depict linkages between traits and ecosystem processes or functions.

### 3.6. Supplementary information

**Table 3S.1.** Taxa list and dominance structure (%) of Collembola in three land-use (Forest, Grassland, Eucalyptus plantation).

Identification	Abbreviation	Forest	Grassland	Eucalyptus
<i>Pseudosinella</i> ssp.	Pseudo	44	0	56
<i>Metasinella</i> ssp.	Meta	0	100	0
<i>Lepidobrya</i> ssp.	Lepi	80	20	0
<i>Willowsia</i> ssp.	Will	0	67	33
<i>Lanocyrtus</i> ssp.	Lano	62	29	9
<i>Lepidocyrtus</i> ssp.	Lepido	42	55	2
<i>Acrocyrtus</i> ssp.	Acro	100	0	0
<i>Onerocyrtus</i> ssp.	Onero	100	0	0
<i>Setogaster</i> ssp.	Seto	0	0	100
<i>Cinctocyrtus</i> ssp.	Cincto	60	20	20
<i>Aconthocyrtus</i> ssp.	Acon	100	0	0
<i>Sinella</i> ssp.	Sinella	20	40	40
<i>Entomobryodes</i> ssp.	Entom	67	17	17
<i>Entomobrya</i> ssp. I	Ento I	50	41	10
<i>Entomobrya</i> ssp. II	Ento II	16	23	61
<i>Entomobrya</i> ssp. III	Ento III	1	13	85
<i>Orsechella</i> ssp.	Orse	67	33	0
<i>Seira</i> ssp.	Seira	0	100	0
<i>Dicranocentrus</i> ssp.	Dicra	73	6	21
<i>Proisotoma</i> ssp.	Proiso	90	8	2
<i>Desoria</i> ssp.	Deso	49	12	39
<i>Paracerura</i> ssp.	Para	0	0	100
<i>Archisotoma</i> ssp.	Arch	100	0	0
<i>Folsomides</i> ssp.	Fol	100	0	0
<i>Psommisotoma</i> ssp.	Psom	0	0	100
Sminthuridae 1	Smin I	61	27	12
Sminthuridae 2	Smin II	0	75	25
Sminthurididae 1	Smint I	69	26	5
Sminthurididae 2	Smint II	41	59	0
Sminthurididae 3	Smint III	100	0	0
Sminthurididae 4	Smint IV	4	96	0
Mackenziellidae	Macken	67	33	0
Dicyrtomidae	Dicy	100	0	0
Bourletiellidae	Bour	1	99	0
Neanuridae	Nean	50	22	28
Hypogastruridae 1	Hyp I	5	18	77
Hypogastruridae 2	Hyp II	100	0	0
<i>Cyphoderus</i> ssp.	Cypho	28	61	11
Tomoceridae	Tomo	100	0	0
Total species richness	S	32	26	22

**Table 3S.2.** Species list and functional traits of Collembola. See Tab 1 for details on traits.

Identification	NO	AL	PAO	TR	PL	SC	FU	BS
<i>Pseudosinella</i> ssp.	1	2	0	1	0	1	2	2
<i>Metasinella</i> ssp.	1	3	0	1	0	1	2	2
<i>Lepidobrya</i> ssp.	2	1	0	1	1	1	2	2
<i>Willowsia</i> ssp.	2	1	0	1	1	1	2	2
<i>Lanocyrtus</i> ssp.	2	1	0	1	1	1	2	2
<i>Lepidocyrtus</i> ssp.	2	1	0	1	2	1	2	2
<i>Acrocyrtus</i> ssp.	2	1	0	1	1	1	2	2
<i>Onerocyrtus</i> ssp.	2	1	0	1	1	1	2	2
<i>Setogaster</i> ssp.	2	1	0	1	1	1	2	2
<i>Cinctocyrtus</i> ssp.	2	1	0	1	1	1	2	2
<i>Aconthocyrtus</i> ssp.	2	1	0	1	1	1	2	2
<i>Sinella</i> ssp.	1	2	0	1	0	0	2	2
<i>Entomobryodes</i> ssp.	2	2	0	1	2	0	2	4
<i>Entomobrya</i> ssp. I	2	2	0	1	2	0	2	3
<i>Entomobrya</i> ssp. II	2	2	0	1	1	0	2	3
<i>Entomobrya</i> ssp. III	2	2	0	1	1	0	2	3
<i>Orsechella</i> ssp.	2	3	0	1	2	0	2	4
<i>Seira</i> ssp.	2	2	0	1	2	1	2	4
<i>Dicranocentrus</i> ssp.	2	3	0	1	1	1	2	4
<i>Proisotoma</i> ssp.	2	2	1	0	2	0	2	1
<i>Desoria</i> ssp.	2	2	1	0	2	0	2	3
<i>Paracerura</i> ssp.	2	1	1	0	2	0	2	2
<i>Archisotoma</i> ssp.	1	1	1	1	2	0	1	1
<i>Folsomides</i> ssp.	1	1	1	0	1	0	1	2
<i>Psommisotoma</i> ssp.	2	2	0	0	0	0	2	1
Sminthuridae 1	2	2	0	1	2	0	2	2
Sminthuridae 2	2	2	0	1	2	0	2	2
Sminthurididae 1	2	2	0	1	2	0	2	2
Sminthurididae 2	2	2	0	1	2	0	2	2
Sminthurididae 3	2	2	0	1	2	0	2	2
Sminthurididae 4	2	2	0	1	2	0	2	2
Mackenziellidae	2	2	0	1	1	0	2	2
Dicyrtomidae	2	2	0	1	1	0	2	2
Bourletiellidae	2	2	0	1	2	0	2	2
Neanuridae	2	1	0	0	2	0	0	2
Hypogastruridae 1	2	2	1	0	2	0	2	2
Hypogastruridae 2	2	2	1	0	2	0	2	2
<i>Cyphoderus</i> ssp.	0	2	0	1	0	1	2	2
Tomoceridae	2	3	0	1	2	1	2	4

**Table 3S.3.** Results (R-values and p) of ANOSIM analyses between collembolan communities of three land-uses.

Global R (all land-use)		R = 0.70	P = 0.0002
	Forest	Grassland	Eucalyptus
Forest	-	0.3646*	0.9583*
Grassland	-	-	0.8229*
Eucalyptus	-	-	-

**Table 3S.4.** Percent contributions of individual collembolan taxa (SIMPER)

Taxon	Average dissimilarity	Con tribution (%)	Cum ulative %
<i>Entomobrya ssp. II</i>	13.88	24.79	24.79
<i>Entomobryodes ssp.</i>	8.624	15.4	40.19
<i>Desoria ssp.</i>	6.706	11.98	52.17
<i>Entomobrya ssp. III</i>	6.368	11.37	63.54
Bourletiellidae	3.55	6.341	69.88
<i>Lanocyrtus ssp.</i>	3.348	5.979	75.86
Sminthuridae 1	2.04	3.643	79.51
<i>Lepidocyrtus ssp.</i>	1.749	3.123	82.63
<i>Proisotoma ssp.</i>	1.744	3.115	85.74
Sminthuridae 1	1.374	2.454	88.20
Sminthuridae 3	0.9963	1.779	89.98
<i>Dicranocentrus ssp.</i>	0.8408	1.502	91.48
Sminthuridae 4	0.8388	1.498	92.98
Hypogastruridae 1	0.5185	0.926	93.90
Neanuridae	0.4359	0.7785	94.68
Sminthuridae 2	0.4273	0.7633	95.45
<i>Cyphoderus ssp.</i>	0.401	0.7163	96.16
<i>Pseudosinella ssp.</i>	0.2523	0.4507	96.61
Sminthuridae 2	0.2498	0.4462	97.06
<i>Orsechella ssp.</i>	0.1803	0.322	97.38
Mackenziellidae	0.1768	0.3159	97.70
<i>Entomobrya ssp. I</i>	0.1417	0.2531	97.95
<i>Lepidobrya ssp.</i>	0.1349	0.241	98.19
<i>Sinella ssp.</i>	0.1262	0.2255	98.42
<i>Cinctocyrtus ssp.</i>	0.1213	0.2166	98.63
<i>Willowsia ssp.</i>	0.08951	0.1599	98.79
<i>Setogaster ssp.</i>	0.08866	0.1583	98.95
<i>Archisotoma ssp.</i>	0.08817	0.1575	99.11
Tomoceridae	0.06969	0.1245	99.23
<i>Seira ssp.</i>	0.06867	0.1226	99.36
<i>Aconthocyrtus ssp.</i>	0.06232	0.1113	99.47
<i>Psommisotoma ssp.</i>	0.05474	0.09777	99.56
<i>Paracerura ssp.</i>	0.04433	0.07917	99.64
<i>Acrocyrtus ssp.</i>	0.03484	0.06224	99.71
<i>Onerocyrtus ssp.</i>	0.03484	0.06224	99.77
<i>Folsomides ssp.</i>	0.03321	0.05932	99.83
Hypogastruridae 2	0.03321	0.05932	99.89
Dicyrtomidae	0.03321	0.05932	99.95
Global dissimilarity		76.1	

**Table 3S.5.** Results of collembola assembly patterns across land-use types (biotic and abiotic factor) and biotic and abiotic factors separately.

	Optimal Traits - TCAP	$\rho(\text{TE})$	$P$
Land-use types	No, AI, PI, Sc, Fu, Bs	0.67	0.029
Abiotic factors across the three land-use types	AI, Tr, PI, Sc, Bs	0.73	0.015
Biotic factor across the three land-use types	AI, PI, Fu, Bs	0.51	0.15
	Optimal Traits - TDAP	$\rho(\text{XE.T})$	$P$
Land-use types	AI, PAO	0.65	0.002
Abiotic factors across the three land-use types	AI, PAO	0.69	0.011
Biotic factor across the three land-use types	AI, PAO	0.48	0.030

$P < 0.05$  indicates significant results.

#### 4. CAPITULO 3. COMPOSIÇÃO E ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE COLÊMBOS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE OFERTA DE FORRAGEM

**Resumo:** Campos é um ecossistema natural da região sul do Brasil e a estrutura da vegetação é mediada pela intensidade de pastejo. Considerando que a vegetação afeta as comunidades biológicas, nosso trabalho teve como objetivo avaliar o efeito da oferta de forragem na composição e estrutura das comunidades de colêmbos utilizando uma abordagem taxonômica e funcional. O trabalho foi realizado em 4 ofertas de forragem (OF = 4, 8, 12 e 16%) em área de campo nativo, localizado na cidade de Eldorado do Sul, RG. Foram caracterizados parâmetros bióticos e abióticos do solo e a comunidade de colêmbos amostrada até a camada de 7 cm e extraída por Berlese-Tullgren, sendo posteriormente identificados e caracterizados quanto aos seus atributos funcionais. Foram calculados os índices ecológicos: riqueza, densidade de espécie, diversidade de Shannon, diversidade de Simpson, equitabilidade, diversidade funcional e redundância funcional e se a oferta de forragem induz a convergência e divergência de atributos funcionais. Os resultados mostraram modificações na comunidade de colêmbos através da análise de ANOSIM, sendo distintamente diferentes as OF 16% em relação às OF 4% e 8%. Observamos um enriquecimento 69 e 82% de espécies de colêmbos da menor OF para as maiores (16 e 12%, respectivamente), acompanhado pelo aumento da diversidade (Shannon e Simpson). Por outro lado, a abordagem funcional mostrou um padrão diferente de organização da comunidade de colêmbos. Primeiramente notou-se que somente os fatores bióticos induz a divergência de atributos (tamanho da antena, presença de órgãos pós-antenal e nível de pigmentação) dentro da comunidade de colêmbos, que levou ao aumento da diversidade funcional nas OF. 8 e 12%, enquanto a que somente os fatores abióticos induziram a convergência dos atributos número de ocelos, tricobótrios, escamas e nível de pigmentação, que levou ao aumento da redundância funcional da menor para a maior oferta de forragem. Por fim, nossos resultados indicam que associar índices taxonômicos e funcionais é fundamental para uma melhor avaliação de comunidades biológicas do solo e sua resposta as mudanças de uso e manejo do solo e vegetação.

Palavras-chaves: pressão de pastejo; diversidade; filtro ambiental; diferenciação de nicho; atributos funcionais.

#### 4. CHAPTER 3. COMPOSITION AND STRUCTURE OF COLLEMBOLAN COMMUNITIES RELATED TO HERBAGE ALLOWANCE GRADIENT

**Abstract:** *Campos* is a natural ecosystem in southern Brazil and its vegetation structure is driven intensity of grazing. Considering vegetation structure affects all other biological communities, our study aimed to assess how different herbage allowance (grazing intensity) affect the collembola composition and structure using a taxonomic and functional approach. The study was carried out in four forage allowances (FA - 4%, 8%, 12% and 16%) on natural grassland, located in Eldorado do Sul, RS. The soil was characterized by biotic and abiotic parameters and collembolan communities were sampled at 7 cm layer and extracted by Berlese-Tüllgren. After collembolan were identified and characterized regarding their functional traits. Ecological indices calculated were: richness, density, diversity Shannon, Simpson diversity, evenness and functional redundancy and functional diversity and we tested if the soil factors induced traits-convergence and trait-divergence along the ecological gradient. The results clearly showed changes in collembolan community by ANOSIM analysis, in which the FA 16% was different from all other forage allowances. We observed enrichment of 69% and 82% of species from FA 4% to FA 16% and 12% accompanied by diversity indices. In other hand, functional approach showed a different pattern within collembolan community. Firstly we noted that only the biotic factors were induced trait-divergence (antenna size, presence of post-antennary organs and level of pigmentation and these patterns affected the higher functional diversity in FA 8% and 12%. Secondly, only abiotic factors were responsible for trait-convergence and induce environmental filtering. Trait-convergence was maximized by number of ocelli, trichobothria, scales and pigmentation level that these traits led functional redundancy that increased from 4% to 16%. Finally, our results indicate that associate taxonomic and functional levels are key to a better assessment of biological soil communities and their response use changes and management of soil and vegetation.

**Keywords:** grazing pressure; diversity; environmental filtering; niche differentiation; functional traits.

#### 4.1. Introdução

Os campos sulinos são ecossistemas naturais que possuem uma grande diversidade vegetal, com predominância de gramíneas (*Andropogon lateralis* Nees, *Aristida* sp., *Paspalum notatum* Flugge), porém com a presença de algumas leguminosas como *Desmodium* sp. e outros arbustos. No entanto, a estrutura desta vegetação é mediada pela variação da intensidade e frequência de distúrbios causados por agentes perturbadores, como o fogo e o pastejo (Overbeck et al., 2007)

O pastejo é uma das principais atividades econômicas em todo o campo nativo do sul do Brasil e é considerado um fator intrínseco na manutenção das propriedades ecológicas e fisiológicas da vegetação. O pastejo intensivo mantém a vegetação sempre nova e uniforme, com dominância de espécies como *Paspalum notatum* e com uma altura média de 2 a 5 cm. Por outro lado, quando o pastejo é muito baixo, há dominação de gramíneas altas e de baixa qualidade nutricional, de arbustivas e outras espécies forrageiras como *Baccharis* e *Eryngium*, acarretando num engrossamento do campo nativo e redução da diversidade florística (Nabinger et al., 2000). Sendo assim, o ajuste da oferta da forragem é fundamental para a manutenção dos campos nativos, visando manter uma vegetação diversificada e propiciar ganhos econômicos, principalmente por meio da produção de gado de corte.

Soares et al. (2005) constataram que níveis moderados de oferta de forragem resultam em maior produção animal. Porém, quando se visa uma produção sustentável de um sistema de produção, a definição do nível de oferta de forragem adequado deve não somente considerar a produção vegetal e animal, mas também seu efeito no ecossistema.

Poucos estudos foram desenvolvidos nos campos nativos do sul do Brasil visando investigar como diferentes ofertas de forragem afetam as propriedades físico-químicas e biológicas do solo. Conte et al. (2011) ao estudarem diferentes níveis de oferta de forragem em campos nativos do RS, constataram que a densidade do solo tende a aumentar com o aumento da oferta de forragem ( $R^2 = 0,97$ ), acompanhado de uma redução nos teores de carbono lábeis. Sabendo que a diversidade de plantas e a pressão de pastejo

em áreas de campo nativo afetam a qualidade física e química do solo, faz necessário compreender como estas alterações afetam a comunidade biológica do solo.

A fauna edáfica é direta e indiretamente afetada pelas alterações na estrutura da vegetação induzida por diferentes intensidades de pastejo (Dombos, 2001; Petersen et al., 2004). Isso porque, em primeira ordem, alterações na vegetação afetam o micro-habitat edáfico, como temperatura, umidade e radiação solar, seguido de alterações na estrutura trófica do ambiente, modificando o tipo e qualidade da fonte de alimento disponível (Heděnec et al., 2013; Chauvat et al., 2014). De acordo com Hooper et al. (2005) e MacArthur e Levins (1967), mudanças dos fatores bióticos e abióticos de um dado ecossistema influenciam as comunidades biológicas em função de dois mecanismos relacionados com a regra de montagem de comunidades, que é a ocorrência de filtros ambientais que leva a convergência de atributos funcionais, e interações biológicas, que leva a divergência de atributos funcionais. Os atributos funcionais são definidos neste estudo como as características morfológicas, fisiológicas, ecológicas e ou fenológicas que respondem às mudanças do gradiente ecológico e que afetam os processos funcionais do ecossistema (McGill et al., 2006).

A existência de um filtro ambiental, que são os fatores bióticos e abióticos dentro de um dado ecossistema, monta comunidades biológicas similares (convergentes) quanto aos seus atributos funcionais, indicando sobreposição de nichos ecológicos e a utilização dos mesmos recursos dentro da comunidade. Makkonen et al. (2011) mostrou que a temperatura do solo seleciona colêmbolos convergentes quanto ao tamanho do corpo e nível de pigmentação, que está relacionado com sua adaptação à seca e resistência a dessecação. Assim, é esperado que com o aumento da convergência de atributos funcionais, haja um aumento da redundância funcional, considerando que organismos convergentes desempenham o mesmo papel funcional dentro de uma dada comunidade.

As interações bióticas, como a competição por espaço e alimento, podem levar a um arranjo de espécies que divergem em relação aos seus atributos funcionais (MacArthur e Levins, 1967; Mason et al., 2005), indicando diferenciação de nicho ecológico, e por sua vez, a utilização dos diferentes

recursos disponíveis na comunidade. A diferenciação de nichos é um componente essencial da diversidade funcional e do funcionamento de ecossistemas, pois quanto maior a diferenciação de nicho, maior o número e a eficiência da utilização dos recursos disponíveis na comunidade (Mouillot et al., 2005; de Bello et al., 2009).

Supondo-se que ambos os mecanismos de divergência e convergência possam afetar a diversidade e redundância funcional dentro de uma comunidade edáfica, também se espera que ocorram efeitos sobre processos ecossistêmicos, tais como o fluxo de C e N. Dentre os invertebrados do solo, colêmbolos foram escolhidos para testar nossas hipóteses, por ser um grupo abundante e diversificado no solo e por serem amplamente utilizados em estudos de alterações do solo e vegetação. Além disso, poucos estudos utilizam colêmbolos dentro de uma abordagem funcional para avaliação de ecossistemas (Vandewalle et al., 2010; Malmström, 2012; Salmon et al., 2014).

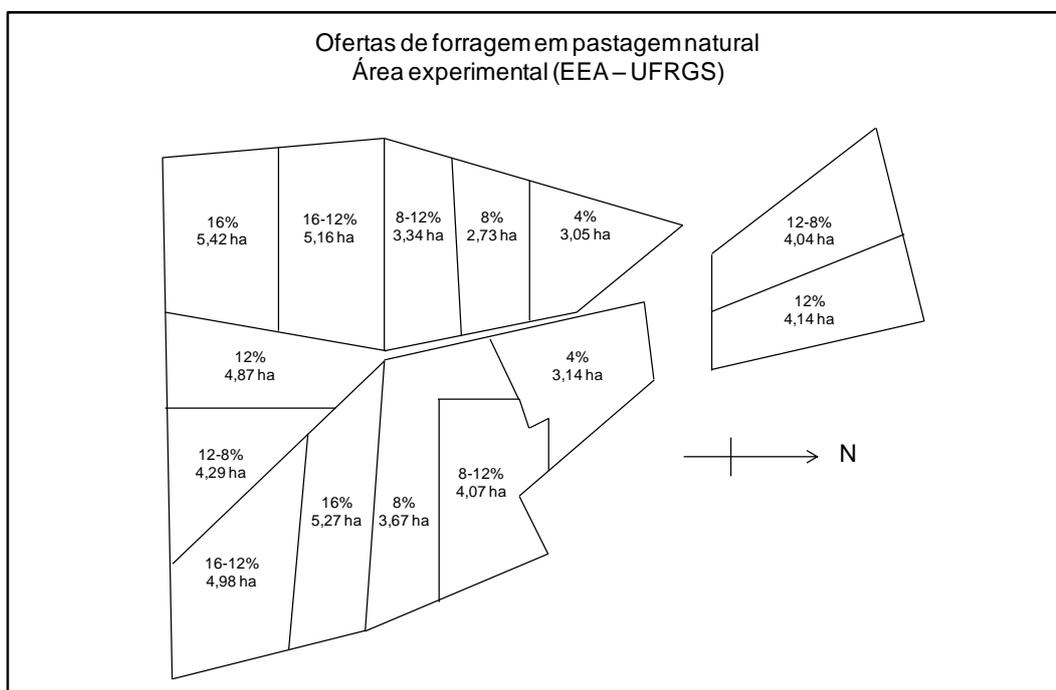
A hipótese deste estudo é que a diversidade taxonômica e funcional e redundância funcional de colêmbolos são maiores em campo nativo com maior oferta de forragem, em função da menor perturbação do solo e vegetação, e que os mecanismos de convergência e divergência de atributos funcionais são responsáveis pelos padrões de organização das comunidades de colêmbolos. Para responder estas hipóteses, o objetivo deste estudo foi: 1) avaliar alterações na comunidade de colêmbolos utilizando as abordagens taxonômicas e funcionais em diferentes níveis de oferta de forragem em área campo; 2) testar se a ocorrência de filtros ambientais e interações biológicas induzem convergência e divergência de atributos funcionais dos colêmbolos.

## **4.2. Materiais e métodos**

### **4.2.1. Descrição da área do experimento e desenho experimental**

O experimento foi realizado em uma área de campo nativo (área de 35 ha) localizado na estação agronômica da UFRGS, em Eldorado do Sul-RS (30°05' S; 51°40' O) [Figura 4.1]. O clima é do tipo Cfa (subtropical úmido de

verão quente) segundo Köppen. A precipitação média anual é de 1445 mm e a evapo-transpiração de referência é de 1210 mm (Bergamaschi et al., 2013).



**Figura 4.1.** Delineamento em blocos ao acaso em experimento em campo nativo localizado na Estação Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Eldorado do sul/RS.

A topografia do relevo é suave ondulada e os solos predominantes são classificados como Argissolo Vermelho-Amarelo distrófico típico, com granulometria distribuída em 250, 150, 300, 300 g kg<sup>-1</sup> de areia grossa, areia fina, silte e argila, respectivamente. As demais propriedades físicas e químicas são apresentadas na Tabela 4.1.

O experimento vem sendo conduzido há 25 anos com diferentes pressões de pastejo, consistindo em quatro diferentes níveis de ofertas de forragem (kg de matéria seca (MS)/kg de peso vivo/dia) expressos em: 4%, 8%, 12% e 16%. O delineamento utilizado foi de blocos ao acaso, com duas repetições, avaliando-se 8 unidades amostrais.

**Tabela 4.1.** Características físicas e químicas do solo das áreas experimentais de campo nativo em quatro diferentes ofertas de forragem (OF. 4, 8, 12 e 16%). Dados apresentados para cada bloco (A e B).

OF	Argila %	pH	SMP	P	K mg dm <sup>-3</sup>	MO	NT %
OF. 4% - A	25	5.4	6.3	2.7	158	2.8	0.15
OF. 4% - B	14	5.3	6.6	1.8	105	2.3	0.09
OF. 8% - A	20	5.3	6.5	1.6	74	2.6	0.13
OF. 8% - B	14	5.0	6.2	4.4	126	3.2	0.14
OF. 12% - A	22	5.3	6.2	3.0	91	2.8	0.12
OF. 12% - B	24	4.8	6.1	1.8	67	2.3	0.11
OF. 16% - A	18	5.1	6.3	2.1	92	2.9	0.14
OF. 16% - B	18	4.7	6	1.2	86	2.5	0.1
Tratamentos/ Blocos	Al	Ca cmolc dm <sup>-3</sup>	Mg	Al + H	CTC	V %	m
OF. 4% - A	0.2	1.8	1.2	3.1	6.6	52	5.5
OF. 4% - B	0.2	1.1	0.7	2.2	4.3	48	8.7
OF. 8% - A	0.6	1.0	0.7	2.5	4.4	43	23.7
OF. 8% - B	0.4	1.7	1.0	3.5	6.5	46	11.5
OF. 12% - A	0.5	1.5	1.0	3.5	6.2	44	15.3
OF. 12% - B	1.1	1.0	0.6	3.9	5.7	31	37.8
OF. 16% - A	0.3	1.7	1.1	3.1	6.2	49	8.8
OF. 16% - B	0.7	0.9	0.6	4.4	6.1	28	28.3

Argila determinada pelo método do densímetro; pH em água 1:1; P e K determinados pelo método Mehlich; MO por digestão úmida; Ca, Mg, Al e Mn trocáveis extraídos com KCl 1 mol L<sup>-1</sup>; S-SO<sub>4</sub> extraído com CaHPO<sub>4</sub> 500 mg L<sup>-1</sup> de P; Zn e Cu extraídos com HCl 0,1 mol L<sup>-1</sup>; B extraído com água quente.

#### 4.2.2. Gradiente de oferta de forragem

O gradiente de oferta de forragem, aqui também chamado de gradiente ecológico, é caracterizado pelas diferentes intensidades de pastejo em cada oferta de forragem, sendo o mais intensivo a OF. 4% e o menos intensivo o 16%.

Foram medidos parâmetros físicos e microbiológicos do solo na camada de 0-7,5 cm para caracterizar o gradiente. Os parâmetros físicos medidos visaram caracterizar as alterações microclimáticas do solo, enquanto que os parâmetros microbiológicos caracterizam o efeito do gradiente sobre a disponibilidade de alimento, neste caso os microrganismos (fonte preferencial de alimento dos colêmbolos.)

A densidade e umidade foram determinadas conforme Embrapa(1997) e a temperatura do solo foi medida concomitantemente às coletas de solo e de organismos edáficos, na profundidade de 0-5 cm utilizando-se de um termômetro (termistor portátil). O carbono da biomassa microbiana (Cmic) foi determinado pelo método de fumigação-extração,

segundo proposto por Vance et al.(1987). A atividade microbiana do solo foi medida com base na respiração basal do solo - RBS (Anderson, 1982).

#### **4.2.3. Método de coleta de colêmbolos edáfico**

A coleta de colêmbolos foi realizada no mês de março e agosto de 2015. Em cada parcela foi definido um transecto de 120 m, com amostragem de fauna edáfica e de solo a cada 20 m (6 amostras por área). Cada uma destas amostras de colêmbolos foi tratada como uma comunidade de colêmbolos.

Os colêmbolos foram coletados a partir de amostras indeformadas de solo com auxílio de um anel de 7 cm de diâmetro e 7 cm de altura, sendo posteriormente extraídos em extrator de Berlese-Tüllgren. Os colêmbolos extraídos foram mantidos em álcool 70% e posteriormente fixados e clarificados em lâminas semipermanentes com meio Hoyer para identificação taxonômica e descrição dos atributos funcionais de cada táxon identificado.

#### **4.2.4. Identificação taxonômica**

A identificação foi realizada até o nível taxonômico de gênero para organismos da família Isotomidae (Abrantes, 2011) e Entomobryidae, e até o nível de família para as demais ordens de colêmbolos (BELLINGER et al., 2014).

#### **4.2.5. Descrição dos atributos funcionais**

Um total de 8 atributos funcionais foram utilizados neste estudo (Tabela 4.2). Os atributos funcionais escolhidos são considerados atributos de respostas (Pey et al., 2014b), uma vez que eles respondem as modificações do ambiente. O nível de pigmentação, presença de escamas e tamanho do corpo foram relacionados com proteção contra raios UV e resistência à dessecação, e estes atributos respondem a abertura da copa da vegetação, além de indicarem a posição que estes organismos vivem no solo (Verhoef e Witteveen, 1980; Makkonen et al., 2011). O número de ocelos, tamanho da antena,

presença de tricobótrios e órgão pós-antenal foram relacionados com sua capacidade sensorial e estes atributos respondem as mudanças do microclima, p. ex. concentração de CO<sub>2</sub>, presença de metais, variação da umidade e temperatura e pressão atmosférica (Altner e Thies, 1976; Hopkin, 1997). Por fim, o tamanho da fúrcula foi relacionado com a habilidade de dispersão da espécie e a preferência de habitat, sendo que fúrculas mais desenvolvidas são associadas com espécies epiedáficas e hemiedáficos, enquanto que fúrculas menos desenvolvidas ou ausentes com espécies euedáficas (Hopkin, 1997; Ponge et al., 2006).

Neste estudo não foi considerado a variabilidade intraespecífica (plasticidade fenotípica) dos atributos funcionais, uma vez que as os valores finais de cada atributo se deu com base na média dentro de cada táxon.

Os dados são binários (p. ex. presença/ausência de escamas), categóricos (p. ex. nível de pigmentação) e quantitativos (p. ex. tamanho do corpo), sendo que estes foram obtidos por meio de visualização em microscópio e por meio de chaves taxonômicas.

#### **4.2.6. Análise estatística dos dados**

Uma vez que o objetivo do estudo não foi trabalhar com as variações sazonais da comunidade de colêmbolos, foi feito da abundância de colêmbolos e de todos os parâmetros bióticos e abióticos avaliados nos dois períodos de coleta (março e agosto 2015). Os dados foram organizados em três matrizes, sendo a Matriz **W** (abundância de colêmbolos em cada comunidade), Matriz **B** (atributos funcionais para cada táxon identificado) e Matriz **E** (gradiente ecológico).

Foram utilizadas análises univariadas e multivariadas para avaliar o efeito dos diferentes níveis de oferta de forragem sobre as comunidades de colêmbolos. Todos os testes estatísticos sobre dados univariados foram realizados no software Statistica (version 8.0, StatSoft Inc., Tulsa, StatSoft 2007), enquanto que os análises de componentes principais (ACP), Escalonamento multidimensional não métrico (N-MDS), análise de variância por permutação (PERMANOVA) e porcentagem da similaridade (SIMPER) foram realizadas utilizando o programa Past, versão 3.15 (Hammer et al.,

2001). Por fim, as análises funcionais foram realizadas utilizando o programa SYNCSA 2.9.0 (Pillar, 2015).

#### 4.2.6.1. Índices ecológicos

A partir da matriz **W** foram calculados índices ecológicos (Magurran, 2004): abundância total (indivíduos m<sup>2</sup>); riqueza específica (S); diversidade de Simpson (1-D); diversidade de Shannon (H); equitabilidade (e).

A partir das matrizes **W** e **B** se obteve os índices de diversidade funcional (DF), calculada com base na Entropia quadrática de Rao, a redundância funcional (RF), calculada com base na diferença entre a diversidade taxonômica de Simpson e a diversidade funcional (de Bello et al., 2009) e o peso médio dos atributos na comunidade (CWM - *community-weighted mean trait*).

Os dados foram testados quanto a sua normalidade e homocedasticidade utilizando os testes Shapiro-Wilk e Bartlett, respectivamente. Quando ambas as condições foram satisfatórias, as médias foram comparadas usando ANOVA One-way e Tukey HSD ( $p < 0,05$ ). Quando umas das premissas foram rejeitadas, primeiramente os dados foram transformados e ambos os testes refeitos. Não corrigindo tais premissas, foi aplicado o teste não paramétrico Kruskal-Wallis para análise de variância e as médias ( $n = 4$ ) foram comparadas aos pares (*parwise*) usando o teste Z.

#### 4.2.6.2. Análise multivariada

Os parâmetros bióticos e abióticos medidos em cada oferta de forragem foram submetidos a análise de componentes principais (ACP), com o intuito de confirmara ocorrência de um gradiente ecológico induzido pelos quatro níveis de oferta de forragem (4, 8, 12 e 16%).

Para analisar o efeito do gradiente de oferta de forragem sobre a abundância e riqueza de táxons de colêmbolos, primeiramente foi realizada uma análise de variância por permutação (PERMANOVA) baseada em análise de dissimilaridade de Bray-Curtis. Feito isto, determinou-se a contribuição de cada grupo taxonômico nas diferenças observadas na PERMANOVA por meio

de uma análise de porcentagem de similaridade (SIMPER). Por fim, por meio de uma análise de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS), foi possível observar as diferenças entre as ofertas de forragem encontradas na PERMANOVA e a distribuição das unidades amostrais no espaço de ordenação.

As análises com base nos atributos funcionais dos colêmbolos foram realizadas em nível de metacomunidade, em que se verificou se há a existência de filtros ambientais e interações biológicas atuando na montagem de comunidades de colêmbolos ao longo do gradiente. A análise de metacomunidade foi baseada no método proposto por Pillar et al.(2009), em que se determinou a convergência de atributos funcionais (TCAP – *trait convergence assembly patterns*) ao longo de um gradiente ecológico induzido pelos diferentes níveis de oferta de forragem, que indica a existência de filtro ambiental, e a divergência de atributos funcionais (TDAP – *trait divergence assembly patterns*), que indica a existência de interações biológicas e diferenciação de nichos ecológicos. Para mais detalhes da definição de divergência e convergência de atributos funcionais, ver Pillar et al. (2009).

Para se determinar a convergência e divergência de atributos, utilizaram-se como base as matrizes **W**, **B** e **E**. Uma vez que nem todos os atributos funcionais medidos podem ser relacionados com o gradiente, foi realizado um ranqueamento dos atributos funcionais através de modelo nulo para selecionar um conjunto de atributos que melhor expliquem (ou maximizem) os padrões de convergência e a divergência ao longo do gradiente (Pillar e Sosinski, 2003). Além disso, os padrões de convergência e divergência de atributos foram testados ao longo de todo o gradiente ecológico (fatores bióticos e abióticos conjuntamente) ao longo do gradientes abiótico (microclima) e biótico (fonte de alimento). Com o objetivo de verificar se os padrões de convergência e divergência de atributos funcionais estão afetando a composição e estrutura da comunidade de colêmbolos, foi recalculada a redundância e diversidade funcional dos colêmbolos utilizando somente os atributos que foram maximizados para cada mecanismo.

**Tabela 4.2.** Síntese dos atributos funcionais de colêmbolos, tipo de dado e resposta ao gradiente ecológico

Atributos funcionais	Resposta do atributo ao gradiente	Tipos de dados
Nível de pigmentação (NP)	Preferência de habitat Abertura do dossel/altura de plantas Proteção contra raios UV Proteção contra predadores (camuflagem)	0 = ausente 1 = baixa 2 = média 3 = alta
Escamas (ES)	Preferência de habitat Abertura do dossel/altura de plantas Resistência à dessecação Proteção contra raios UV	0 = ausência 1 = Presença
Desenvolvimento da fúrcula (FU)	Preferência de habitat Abertura do dossel/altura de plantas Habilidade de movimentação e dispersão Fuga de predadores	0 = ausente 1 = Não alcança o abdômen III 2 = Alcança o abdômen III
Tamanho do corpo (TC)	Preferência de habitat Resistência à dessecação Pressão de pastejo sobre os microrganismos	mm (média do táxon)
Órgão pós-antenal (PAO)	Preferência de habitat Atratividade por microrganismos (fonte de alimento)	0 = ausente 1 = presente
Tricobótrio (TR)	Preferência de habitat Habilidade sensorial: detecção de mudanças do microclima, Proximidade de predadores	0 = ausente 1 = presente
Tamanho da antena (TA)	Preferência de habitat Habilidade sensorial: detecção de mudanças do microclima Atratividade por microrganismos (fonte de alimento)	Relação entre tamanho da antena e diagonal da cabeça
Número de ocelos (NO)	Preferência de habitat Abertura do dossel/altura de plantas	0-8 ocelos

### 4.3. Resultados

#### 4.3.1 Gradiente de oferta de forragem

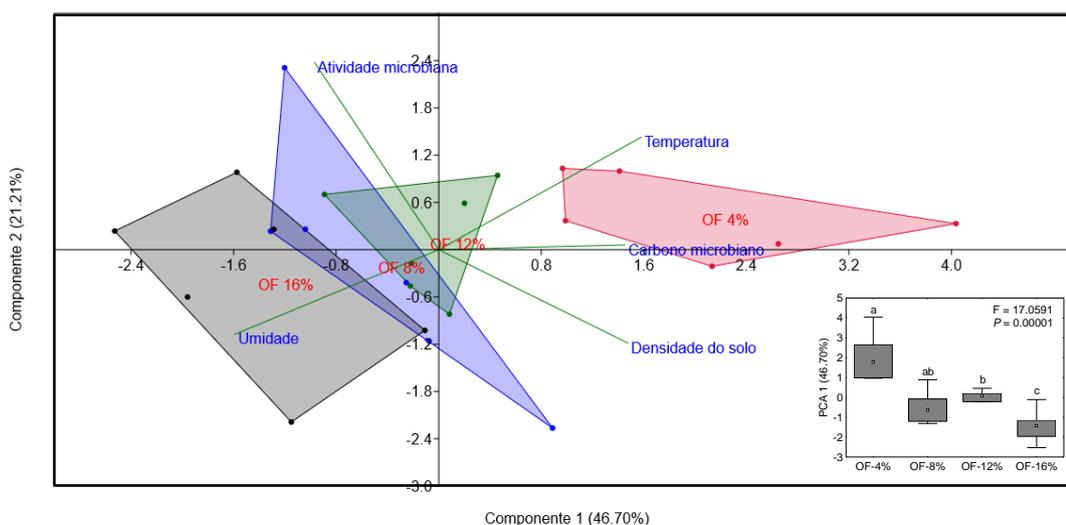
Com exceção da densidade do solo (F: 0,3648; p: 0,7794) e atividade microbiana (F: 3,0612; p: 0,0605), todos os parâmetros abióticos e bióticos variaram em função dos níveis de oferta de forragem (OF) (Tabela 4.3). A temperatura variou 4°C entre os sistemas de menor e maior oferta de forragem, com 20,7°C na OF. 16% e 24,7°C na OF. 4%. A umidade do solo teve um padrão inverso, sendo maior na OF. 16% (0,13 g g<sup>-1</sup>) e menor na OF. 4% (0,10 g g<sup>-1</sup>). Quanto aos atributos microbiológicos, a maior biomassa microbiana (Cmic) ocorreu na OF. 4% (393,7mg C g<sup>-1</sup>) e a menor na OF. 16% (270,6 mg C g<sup>-1</sup>).

**Tabela 4.3.** Médias e desvios padrões (entre parênteses) de fatores bióticos e abióticos em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%). Tem: Temperatura do solo a 5 cm; UG: umidade gravimétrica; Ds: densidade do solo; Cmic: Carbono da biomassa microbiana; RBS: Respiração basal solo

Oferta de forragem	Tem °C	UG g g <sup>-1</sup>	Ds g dm <sup>-3</sup>	Cmic mg C g <sup>-1</sup>	RBS mg CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup>
OF, 4%	24,7 a (0,3)	0,10 b (0,01)	1,4 ns (0,1)	393,7 a (38,2)	195,4 ns (64,6)
OF, 8%	21,6 c (0,6)	0,11 ab (0,01)	1,4 ns (0,2)	313,8 ab (122,6)	133,2 ns (23,9)
OF, 12%	23,3 b (0,4)	0,12 ab (0,01)	1,3 ns (0,1)	271,2 b (38,1)	140,0 ns (38,3)
OF, 16%	20,7 d (0,7)	0,13 a (0,01)	1,4 ns (0,2)	270,6 b (28,9)	147,0 ns (31,3)
F	83,7322	83,7322	0,3648	5,2449	3,0612
P	0,0001	0,0055	0,7794	0,0112	0,0605

ns: Não significativo pelo teste F (p < 0.05). Diferentes letras dentro do mesmo parâmetro denotam diferença significativa (p < 0.05, Tukey HSD).

A análise de componentes principais entre todos os parâmetros bióticos e abióticos medidos (Figura 4.2) revelou que as diferentes ofertas de forragem induzem à formação de um gradiente ecológico.

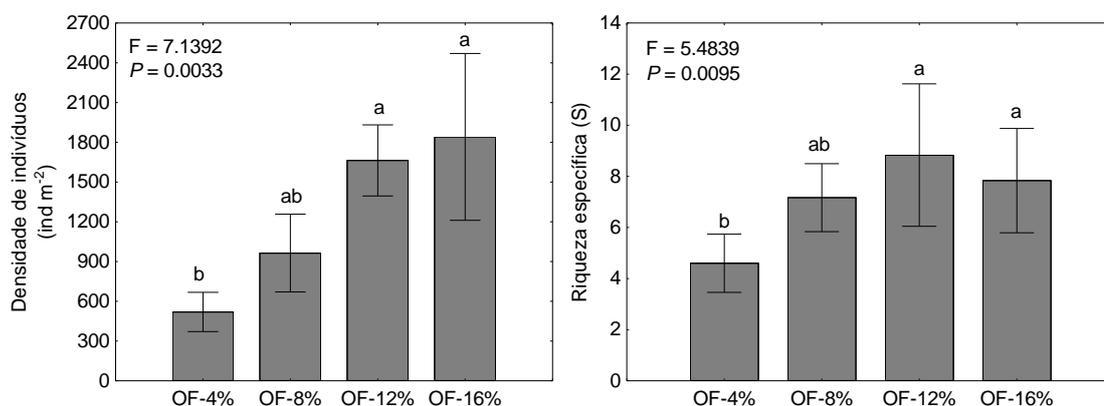


**Figura 4.2.** Análise de componentes principais e análise de variância do primeiro eixo de ordenação dos fatores bióticos e abióticos do solo em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%).

Os dois primeiros eixos de ordenação explicaram 67,91% da variação dos dados e a análise de variância do primeiro eixo mostra que houve variação entre as ofertas de forragem ( $F = 17.0591$ ;  $p = 0,00001$ ). Primeiramente, nota-se que a OF. 4% foi distintamente separada das demais ofertas de forragem no espaço de ordenação, enquanto que as OF. 8, 12 e 16% tendem a apresentar uma separação mais discreta entre as comunidades.

#### 4.3.2. Abordagem taxonômica e efeito das ofertas de forragem na abundância e diversidade de espécies

Um total de 24 táxons de colêmbolos foi determinado em todas as comunidades estudadas, sendo mais dominantes os colêmbolos do gênero *Entomobrya ssp.*, *Lanocyrtus ssp.*, *Lepidocyrtus ssp.*, *Desoria ssp.* e *Proisotoma ssp.* (Tabela S.4.1), respectivamente, todos do grupo funcional epiedáfico e hemiedáfico. A variação da densidade de colêmbolos ( $n^{\circ}$  ind  $m^{-2}$ ) foi significativamente afetada pela oferta de forragem ( $F = 7.1392$ ;  $p: 0,0033$ ) [Figura 4.3], em que a densidade de colêmbolos cresceu na seguinte ordem: 4% < 8% < 12% < 16%.



**Figura 4.3.** Médias e desvios padrões da densidade de indivíduos e da riqueza específica de colêmbolo em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%). Diferentes letras significam diferença estatística ( $p < 0,05$ , Tukey HSD).

A riqueza específica de táxons de colêmbolos tende a acompanhar o aumento da abundância de colêmbolos ( $F = 5,2387$ ;  $p: 0,0113$ ), porém com diminuição na OF. 16%. O enriquecimento no número de táxons de colêmbolos foi de 80% entre a OF. 4% e OF. 12% e de 60% entre as OF. 4% e OF.16%.

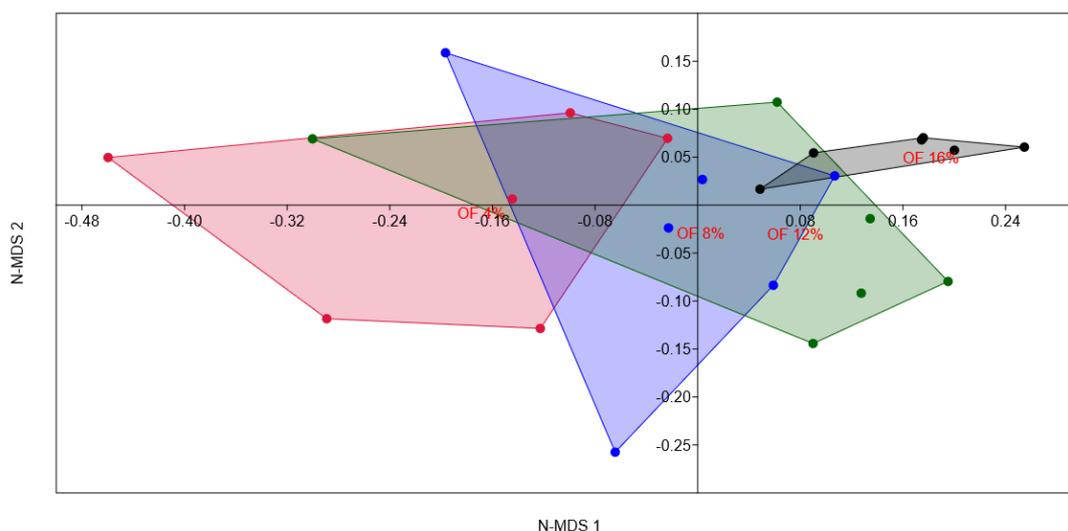
O teste de PERMANOVA mostrou diferenças nas comunidades de colêmbolos entre as diferentes ofertas de forragem ( $F = 3,151$ ;  $p = 0,0001$ ) com base na distribuição da abundância de espécies em cada unidade amostral, refletindo na distribuição das OF observada no espaço de ordenação da N-MDS (Figura 4.4).

**Tabela 4.4.** Resultados (valores de F) da análise de variância multivariada (PERMANOVA) entre comunidades de colêmbolos em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%).

	OF. 4%	OF. 8%	OF. 12%	OF. 16%
OF. 4%	-	1,98 ns	2,37*	6,97**
OF. 8%	-	-	1,82 ns	4,20**
OF. 12%	-	-	-	2,91**
OF. 16%	-	-	-	-

ns: diferença não significativa; \*  $p < 0.05$  e \*\*  $p < 0.01$

Comparando as comunidades de colêmbolos em cada oferta de forragem (Tabela 4.4), nota-se que os tratamentos com OF. 4% versus OF. 8% e OF.8% versus OF. 12% não diferiram entre si ( $F = 1,98$ ;  $p = 0,0582$  e  $F = 1,82$ ;  $p = 0,0566$ ), mesmo apresentando um valor baixo de  $p$ , possivelmente devido a alta variabilidade da densidade de colêmbolos observados em cada comunidade amostrada (Figura 4.4). A análise de porcentagem de similaridade (SIMPER, Tabela S.4.2) mostrou que os táxons *Entomobrya ssp. 1* (21,68%), *Entomobrya ssp. 2* (15,94%), *Desoria ssp.* (11,97%), *Proisotoma ssp.* (9,53 %), *Lanocyrtus ssp.* (7,66%), Sminthuridae (4,66%), e *Cyphoderus ssp.* (3%) são responsáveis por 67,31% da dissimilaridade global entre as áreas, sendo os valores entre parênteses o peso de cada táxon na diferença estatística entre os níveis de oferta de forragem.



**Figura 4.4.** Escalonamento multidimensional não métrico (N-MDS) baseado em medidas de dissimilaridade Bray-Curtis derivadas a partir dos táxons de colêmbolos identificados em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%).

O gradiente de oferta de forragem afetou significativamente os índices de diversidade taxonômica de Shannon ( $F = 4,96$ ;  $p = 0,0137$ ), Simpson ( $F = 4584$ ;  $p = 0,0198$ ) e equitabilidade das espécies ( $F = 5,314$ ;  $p = 0,0107$ ). [Tabela 4.5]. Os índices de Shannon e Simpson variaram de 1,38 a 1,84 e de

0,71 a 0,81, respectivamente, da OF. 4% para OF. 12%. Curiosamente, mesmo havendo maior abundância de colêmbolos na OF. de 16%, tais comunidades tendem a apresentar menor diversidade taxonômica, assim como observado na riqueza específica, muitas vezes se assemelhando aos sistemas com menor OF. A equitabilidade de espécies variou de 0,72 a 0,88 (16 a 4%, respectivamente), indicando que as abundâncias não estão distribuídas de forma equivalente entre os táxons, o que reduz a diversidade taxonômica de uma dada comunidade.

**Tabela 4.5.** Médias e desvios padrões dos índices de diversidade de colêmbolos em quatro níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%). 1 – D: índice de diversidade de Simpson; H: índice de diversidade de Shannon; e: índice de equitabilidade

	1-D	H	e <sup>H/S</sup>
OF-4%	0,71 b (0,08)	1,38 b (0,25)	0,88 a (0,03)
OF-8%	0,81 a (0,01)	1,81 a (0,11)	0,87 a (0,10)
OF-12%	0,80 a (0,05)	1,84 a (0,30)	0,76 ab (0,10)
OF-16%	0,77 ab (0,03)	1,68 ab (0,16)	0,72 b (0,12)
F	4,4584	4,96	5,314
p	0,0198	0,0137	0,0107

ns: diferença não significativa; Diferentes letras significa diferença estatística ( $p < 0.05$ , Tukey HSD).

#### 4.3.3. Abordagem funcional: convergência e divergência de atributos funcionais

Foi testada a ocorrência de filtros ambientais e interações biológicas através dos padrões de convergência e divergência de atributos funcionais (TCAP e TDAP) ao longo de três gradientes ecológicos, sendo o primeiro todas as variáveis bióticas e abióticas do solo e os outros dois com as variáveis separadas (Tabela 4.6).

A avaliação dos gradientes de forma separada visou avaliar o efeito do microclima e da fonte de alimento na montagem das comunidades de colêmbolos ao longo do gradiente testado.

**Tabela 4.6.** Atributos divergentes e convergentes relacionados à filtros ambientais bióticos e abióticos induzidos pelos níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%). Ver siglas de atributos funcionais na Tabela 4.2.

Gradiente	Convergência de atributos	Divergência de atributos
Todo gradiente	NO, TA, TC, FU, NP, ES 0,48*	TC 0,32 ns
Abiótico (Tem, Ug, Ds)	NO, TR, NP, ES 0,51*	TC 0,27 ns
Biótico (Cmic, RBS)	FU, ES 0,36 ns	TA, PAO, NP 0,29*

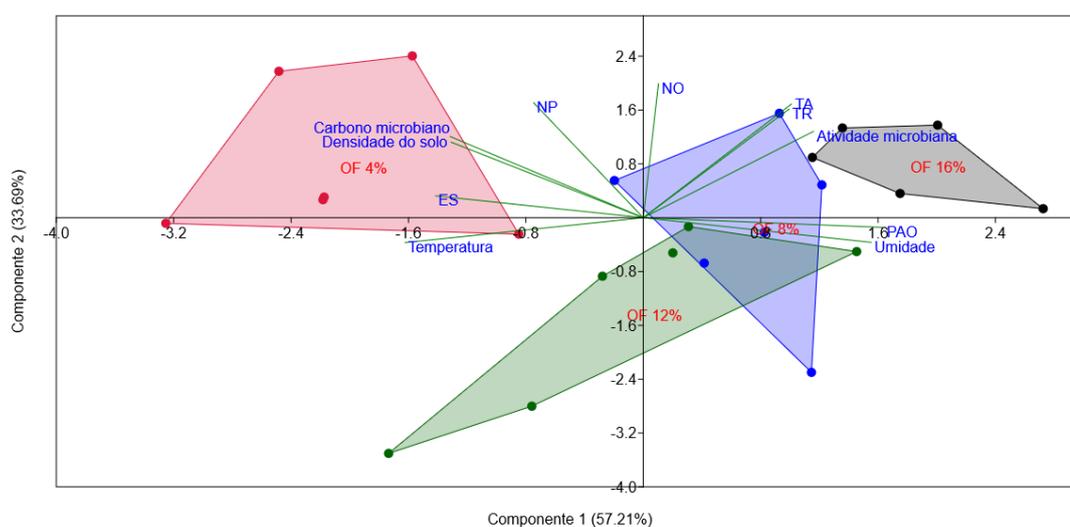
Valores de  $p$  obtidos por meio de teste de permutação (1000 interações); ns: não significativo; \*  $p < 0,05$ ;

Primeiramente, não foram encontrados padrões de convergência e divergência relacionado ao mesmo gradiente avaliado (Tabela 4.6). Encontramos somente convergência de atributos funcionais de colêmbolos relacionado com todo o gradiente ecológico ( $\rho(TE) = 0,48$ ;  $p = 0,044$ ) e com o gradiente microclimático ( $\rho(TE) = 0,51$ ;  $P = 0,029$ ) e divergência de atributos relacionado com o gradiente biótico ( $\rho(XE.T) = 0,29$ ;  $P = 0,024$ ).

Somente atributos morfológicos número de ocelos, tamanho da antena, tamanho do corpo, desenvolvimento da fúrcula, nível de pigmentação e presença de escamas foram atributos convergentes ao longo de todo o gradiente de oferta de forragem. Isto indica que as ofertas de forragem teve um efeito na seleção de colêmbolos similares que no se refere à resistência à dessecação e preferência de habitat. Por outro lado, quando testado somente o gradiente microclimático, o número de ocelos, a presença de tricobótrios, o nível de pigmentação e a presença de escamas foram os atributos funcionais convergentes. O mesmo padrão não se repetiu ao longo do gradiente biótico, onde dois atributos sensoriais (tamanho da antena e presença de órgão pós-antenal) e um atributo morfológico (nível de pigmentação) foram atributos divergentes ao longo do gradiente.

Na análise de componentes principais (ACP) observa-se como se dá a distribuição dos atributos funcionais e do gradiente ecológico (fatores bióticos e abióticos) de cada comunidade de colêmbolo avaliada (Figura 4.5). Os dois primeiros eixos de ordenação da ACP explicaram 90,90% e nota-se que uma separação nítida entre as ofertas de forragem, exceto entre as OF. 8% e 12%.

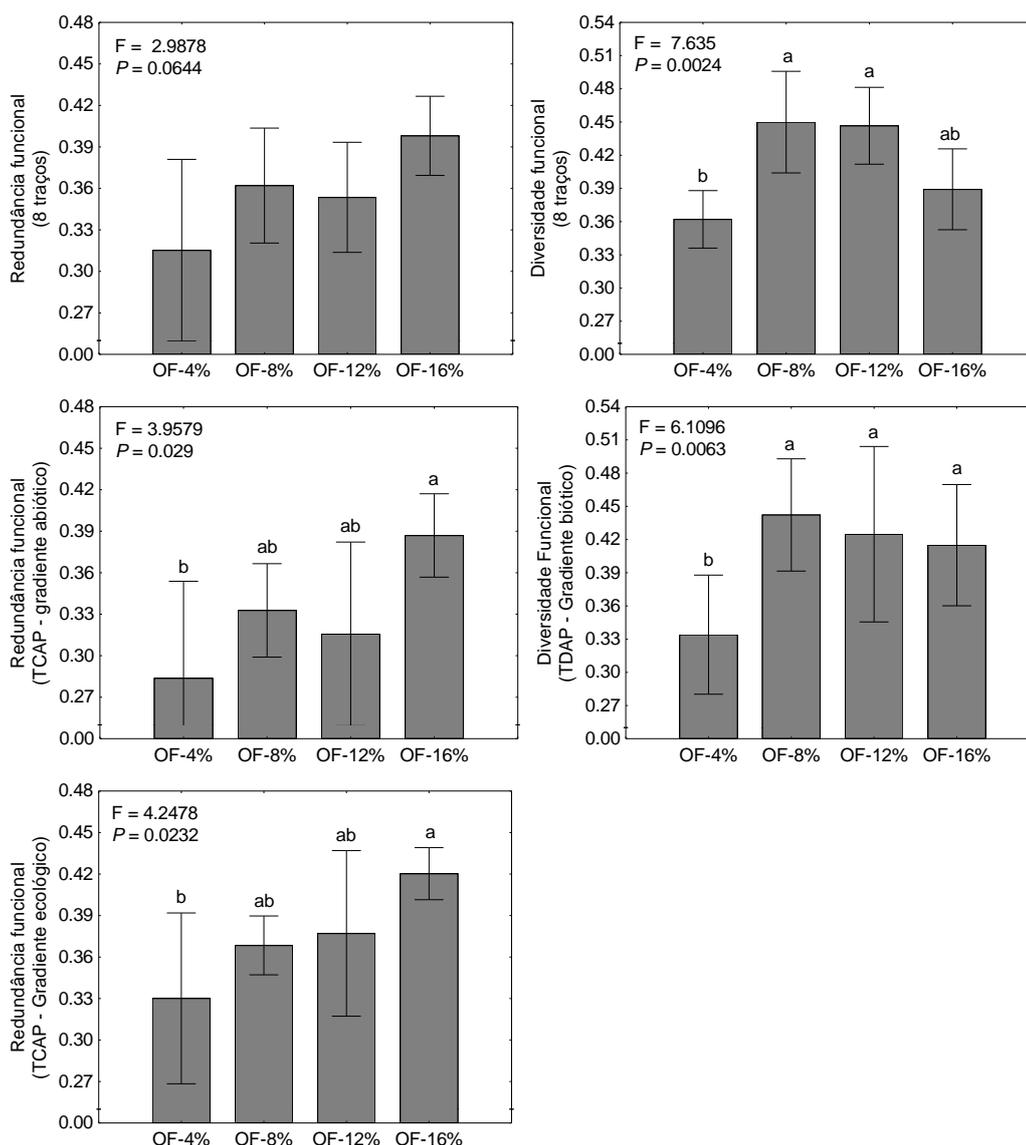
A ACP revelou que os atributos funcionais NO, TA, TR e PAO foram positivamente relacionados com a atividade microbiana do solo e com a umidade gravimétrica, indicando que colêmbolos com estas características são mais abundantes nas áreas de maior oferta de forragem, enquanto que colêmbolos similares quanto aos atributos funcionais NP e ES foram positivamente correlacionados com as áreas de menor oferta de forragem, além de serem dependentes dos teores de Cmic, densidade do solo e temperatura.



**Figura 4.5.** Análise de componentes principais entre atributos funcionais (CWM) e gradiente de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%). Ver siglas de atributos funcionais na Tabela 4.2

#### 4.3.4. Diversidade e redundância funcional nas comunidades de colêmbolos

A determinação da diversidade e da redundância funcional (Figura 4.6) foram realizadas com todos os atributos funcionais e com aqueles que maximizaram a convergência e divergência de atributos funcionais (Tabela 4.6) para cada gradiente testado. Neste estudo consideramos que a diversidade e redundância funcional de colêmbolos em cada comunidade foram afetadas pela convergência e divergência de atributos funcionais (MacArthur e Levins, 1967; Villéger et al., 2008).



**Figura 4. 6.** Redundância funcional e diversidade funcional em quatro níveis ofertas de forragem (4%, 8%, 12% e 16%).

Somente a diversidade funcional com base em todos os oito atributos funcionais de colêmbolos variou entre as diferentes ofertas de forragem ( $F = 7,635$ ;  $P = 0,0024$ ). A diversidade funcional é maior nas ofertas 8 e 12%, sendo a maior oferta de forragem similar estatisticamente a todos os demais tratamentos. Porém, uma vez que estes índices foram calculados com base nos atributos funcionais maximizados TDAP, os padrões de diversidade funcional se alteram.

A redundância funcional aumentou do menor nível para o maior nível de OF, em que podemos ver uma aumento relativo de 55% da OF. 4% para OF.

16%. A diversidade funcional não seguiu o mesmo padrão da redundância funcional. Nota-se que as maiores ofertas de forragem (8%, 12% e 16%) foram estatisticamente similares e que a menor diversidade funcional ocorreu na menor de forragem ( $F = 4,0445$ ;  $p = 0,0271$ ).

#### **4.4. Discussão**

Este trabalho objetivou estudar a resposta de comunidades de colêmbolos relacionada com quatro níveis de oferta de forragem em campo nativo, utilizando duas abordagens de avaliação: taxonômica e funcional. Uma vez que é bem conhecida que o manejo e uso do solo e da vegetação afetam a abundância, riqueza e diversidade de táxons dentro de uma dada comunidade (Sousa et al., 2004; Chauvat et al., 2011; Perez et al., 2013b), nós intencionamos também estudar como perturbações causadas pelos diferentes níveis de oferta de forragem afetam a diversidade e redundância funcional, além de verificar a ocorrência de filtros ambientais e interações biológicas atuando na montagem das comunidades de colêmbolos.

##### **4.4.1. Efeito dos níveis de forragem na estrutura e composição da comunidade de colêmbolos: abordagem taxonômica**

Nossos resultados mostram que as alterações no habitat edáfico causada pelos diferentes níveis de oferta de forragem alteram a composição e estrutura de táxons dentro das comunidades de colêmbolos avaliadas.

Na maior parte da literatura científica, quanto menor a perturbação de um ambiente, menor o impacto sobre a fauna edáfica e, por consequência, maior a abundância, riqueza e diversidade taxonômica. Petersen et al. (2004) e Dombos (2001) constataram que o pastejo altera a composição de colêmbolos na comunidade, sendo os grupos funcionais epiedáficas e hemiedáficas as mais afetadas, como os gêneros *Lepidocyrtus ssp.*, *Entomobrya ssp.* e a família Isotomidae. Nossos dados concordam com esta conclusão, pois de modo geral os colêmbolos *Entomobrya ssp.1*, *Entomobrya ssp. 2*, *Lanocyrtus ssp.* e *Desoria ssp.* foram os grupos mais afetados pelas diferentes ofertas de forragem.

Por outro lado, nossos resultados mostraram que mesmo ocorrendo maior abundância de colêmbolos na OF. 16%, a riqueza específica e os índices de diversidade apresentam uma ligeira queda quando comparado com as OF. 8 e 12%. Três fatores podem explicar a diferença entre as ofertas de forragem e a queda destes índices na OF. 16%: a composição florística, a comunidade microbiana do solo e o microclima formado devido às mudanças na estrutura da vegetação em cada oferta.

A composição florística é fundamental na estruturação de comunidades de colêmbolos no solo (Eisenhauer et al., 2011; Sechi et al., 2014), considerando que uma mudança na vegetação acarreta em mudanças na base dos recursos disponíveis (Chauvat et al., 2014; Sechi et al., 2014). De acordo com Maraschin et al. (1997), em estudos nesta mesma área experimental, a diversidade e qualidade nutricional de plantas aumentam nas maiores ofertas de forragem, porém no tratamento OF. 16% estes padrões não se mantêm. Os índices de Shannon da vegetação foram de 2,28; 3,30; 3,5; 3,36 para as ofertas 4, 8, 12 e 16, respectivamente (Azambuja Filho, 2013). Quando a intensidade de pastejo é alta (p. ex. OF. 4%), aumenta a dominância de *Paspalum notatum* Flügge e *Paspalum paucifolium* (Parodi) Herter. Com a diminuição da oferta de forragem, uma estrutura de mosaico vai se formando, possibilitando a ocorrência de outras gramíneas (*Andropogon lateralis* Nees, *Aristida* sp.) e de leguminosas (*Desmodium incanum* DC.), sendo esta segunda geralmente protegida no interior das touceiras. Porém há uma redução na diversidade de plantas em altas ofertas de forragem (p. ex. OF. 16%), devido ao excesso de touceiras e arbustos que afetam negativamente as demais plantas pelo sombreamento excessivo (Nabinger et al., 2000; Azambuja Filho, 2013).

Além das alterações da qualidade dos resíduos orgânicos induzida pela vegetação, as diferentes ofertas de forragem também afetam a comunidade microbiana do solo (Li et al., 2004; Franchini et al., 2007), que é a base da nutrição da maioria dos colêmbolos (Tordoff et al., 2008; Staaden, 2009). Nossos dados mostraram que a biomassa microbiana foi diferente entre os tratamentos, sendo menor nas maiores ofertas de forragem. A maior biomassa microbiana nas menores ofertas de forragem pode estar relacionada com o aumento de C orgânico e de raízes das plantas estimuladas pelo pastejo

(Conte et al., 2011). Mesmo que não tenhamos observado uma correlação significativa entre Cmic e densidade de colêmbolos, muitos estudos afirmam que o aumento da densidade de colêmbolos no solo estimula a atividade microbiana e o crescimento de fungos e bactérias, porém quando excessivo, há efeito contrário, pois há um superpastejo de microrganismos pelos colêmbolos (Hanlon e Anderson, 1979; Kaneda e Kaneko, 2011), o que pode justificar a menor biomassa microbiana na OF. 16%.

A terceira sugestão é que há formação de diferentes microclimas dentro de cada oferta de forragem, modificando a composição e estrutura da comunidade de colêmbolos. A maior umidade e menor temperatura do solo observado nas maiores ofertas de forragem podem justificar a alta abundância de colêmbolos nestes tratamentos, uma vez que estes fatores abióticos afetam diretamente a taxa de reprodução dos colêmbolos e número de ovos eclodidos (Hopkin, 1997; Frampton et al., 2000). Além disso, a variação da umidade e temperatura do solo pode afetar o comportamento dos colêmbolos, principalmente das espécies epiedáficas. Por serem mais móveis no solo, espécies epiedáficas podem migrar para micro-habitats onde as condições abióticas são mais favoráveis para seu desenvolvimento (Hopkin, 1997; Tsiafouli et al., 2005; Fox et al., 2007).

#### **4.4.2. Convergência e divergência de atributos funcionais relacionados com o gradiente de oferta de forragem**

O efeito de fatores bióticos e abióticos sobre a comunidade de colêmbolos tem sido reportado por diversos estudos (Kærsgaard et al., 2004; Sousa et al., 2004; Tsiafouli et al., 2005; Fox et al., 2007; Chauvat et al., 2014), mas poucos foram realizados visando entender quais são os mecanismos que estão envolvidos na montagem das comunidades de colêmbolos relacionada com gradientes de uso e manejo do solo e da vegetação (Vandewalle et al., 2010; Malmström, 2012; Salmon et al., 2014). Mesmo sabendo que a vegetação, a comunidade microbiana e o microclima afetam a composição e estrutura das comunidades de colêmbolos, verificamos se a ação de filtros ambientais e interações biológicas levam a convergência e divergência de

atributos funcionais ao longo do gradiente de oferta de forragem e como estes mecanismos afetariam, *a posteriori*, a diversidade e redundância funcional.

Os resultados de TCAP sugerem que houve filtros ambientais relacionado com o gradiente de oferta de forragem atuando nos padrões de organização dentro das comunidades de colêmbolos, levando a convergência de atributos funcionais. A convergência significativa do número de ocelos, tamanho da antena, do corpo e da fúrcula, nível de pigmentação e presença de escamas sugere que os colêmbolos tendem a se organizar em função de sua adaptabilidade ambiente, tais como resistência à dessecação, adaptações à alta luminosidade e altas temperaturas, bem como em função de sua habilidade sensorial e preferência de habitat (Hilligsøe e Holmstrup, 2003; Makkonen et al., 2011; Salmon et al., 2014). Estes dados também sugerem que comunidades semelhantes quanto aos seus fatores ambientais são compostas por colêmbolos que possuem atributos funcionais similares, indicando sobreposição de nicho ecológico e utilização dos mesmos recursos (Grime, 2006).

Resultados similares também foram observados por Salmon et al. (2014), que estudaram a relação de atributos funcionais de colêmbolos e diversos fatores abiótico em diversas áreas da Europa. Foi mostrado que em ambiente mais aberto, como vegetação de campo, a comunidade de colêmbolos é formada por colêmbolos que possuem escamas, com corpo maior, mais globuloso e mais pigmentado, sugerindo maior abundância de organismos epiedáficis. Por sua vez, em ambientes mais fechados, tais como florestas, foi observado um predomínio de espécies providas de órgão pós-antenal e pseudocelos, com poucos ocelos e pigmentação, sugerindo maior abundância de espécies hemiedáficis e euedáficis.

#### **4.4.3. Convergência e divergência de atributos funcionais relacionado com o gradiente de oferta de forragem**

O efeito dos fatores abióticos e bióticos sobre a comunidade de colêmbolos foi analisado separadamente. Notou-se que os fatores abióticos induzem a formação de comunidades convergentes quanto aos seus atributos

funcionais e que os fatores bióticos induzem a formação de comunidades divergentes.

A convergência de colêmbolos quanto ao número de ocelos e presença de tricobótrios relacionado ao gradiente abiótico sugere que as mudanças microclimáticas no habitat edáfico, como temperatura e umidade, atuam como filtro ambiental agrupando espécies similares quanto aos seus órgãos sensoriais capazes de perceber estas mudanças. Antenas e tricobótrios do colêmbolos possuem diversas funções dentro da comunidade, dentre elas a capacidade de perceber estas alterações no habitat (temperatura, umidade, compostos químicos, radiação solar, pressão atmosférica), fazendo com que a comunidade de colêmbolos adote diversas estratégias de sobrevivência, tais como entrar em dormência, reduzir a taxa de reprodução e migrar para outros habitat (Hopkin, 1997).

A divergência de atributos foi relacionado somente com o gradiente biótico (Cmic e atividade microbiana), maximizada por dois atributos sensoriais, tamanho da antena e presença de PAO e pelo nível de pigmentação. A divergência indica que os nichos ecológicos estão sendo ocupados por diferentes comunidades, que são diferentes quando seus atributos funcionais e utilização dos recursos disponíveis na comunidade, o que leva à diferenciação de nichos ecológicos e a coexistência dos diferentes grupos de colêmbolos (Mason et al., 2005; de Bello et al., 2009).

Considerando que houve divergência do tamanho da antena e presença de PAO, sugerimos que isso se deve a heterogeneidade dos teores de Cmic e atividade microbiana no solo ao longo do gradiente biótico, ou seja, pela heterogeneidade da fonte de alimento disponível e de seu potencial de atratividade. Colêmbolos se alimentam de uma ampla gama de recursos, sendo fungos sua preferência, e a busca pelo alimento no solo é fortemente dependente da capacidade que estes organismos têm em perceberem os compostos liberados pelos microrganismos. Em adição, estudos têm mostrado que colêmbolos são sensível à concentração de voláteis liberados pelos microrganismos, como CO<sub>2</sub> e outros voláteis orgânicos, ao passo que esta concentração é controlada pela atividade microbiana e sua taxa de crescimento (Bengtsson et al., 1988; Staaden et al., 2011). Os resultados sugerem que não é somente o tamanho da comunidade microbiana que está relacionada com a

disponibilidade de alimento, mas também a qualidade da mesma e seus níveis de atividade. Se observarmos a Figura 4.6, percebe-se que o órgão pós-antenal e tamanho da antena estão positivamente relacionada somente com a atividade microbiana do solo, que tende a aumentar nas maiores ofertas de forragem.

#### **4.4.4. Efeito da convergência e divergência de atributos sobre a diversidade e redundância funcional**

Os índices de diversidade e redundância funcionais (DF e RF), quando associado a uma abordagem taxonômica, nos permitem não somente verificar que de fato há alterações no ambiente edáfico, mas também se os serviços ecossistêmicos têm sido desempenhados. Isso porque estes índices funcionais levam em contas na sua determinação atributos funcionais, que são caracterizados por responderem as alterações do ambiente e por estar ligados a funções dentro da comunidade (Moretti et al., 2009; Webb et al., 2010; Pey et al., 2014b).

Considerando que a divergência de atributos leva a diferenciação de nicho e, por sua vez, ao aumento da DF dentro de uma dada comunidade (Mason et al., 2005; Clark et al., 2012), podemos afirmar que, de maneira geral, a divergência tende a aumentar nos maiores níveis de oferta de forragem, principalmente da OF. 4% para OF.12%. Segundo Mason et al. (2005), o aumento da divergência é fundamental para o aumento da produtividade e estabilidade dos ecossistemas, pois representa um alto grau de diferenciação de nicho ecológico, que estão relacionados também com a alta disponibilidade de recursos na comunidade, tais como água, luz, alimento e espaço. Além disso, a DF tem sido diretamente relacionada com o funcionamento do ecossistema e se aumento leva a concluir que há um maior número de funções sendo desempenhadas pela comunidade estudada (Petchey e Gaston, 2002, 2006; Clark et al., 2012; Pey et al., 2014b). Com base nesta afirmação, o aumento da oferta de forragem favorece o desempenho de um maior número de funções no solo mediadas pelos colêmbolos, nos quais poderíamos citar a ciclagem de nutrientes, aumento da fertilidade do solo e dispersão e controle da população microbiana.

Os colêmbolos são frequentemente caracterizados por afetarem direta e indiretamente os processos de decomposição e mineralização no solo (Hertzberg et al., 2000; Tordoff et al., 2008; Kaneda e Kaneko, 2011). No entanto, não podemos desconsiderar que a variação de atributos dentro da comunidade também afeta o desempenho das suas funções. Por exemplo, colêmbolos epiedáficos maiores vão exercer uma maior pressão de pastejo sobre a microbiota devido sua maior biomassa, o que causa modificações no tamanho, composição e atividade dos microrganismos do solo (Chauvat e Wolters, 2014).

Determinar a RF é também crucial para se entender como os níveis de perturbação afetam comunidades biológicas. A RF pode ser interpretada com um mecanismo de resiliência e manutenção da continuidade dos processos biológicos dentro de uma dada comunidade (Joner et al., 2011; Pillar et al., 2013). Nossos resultados indicam que o aumento da intensidade de pastejo diminui a resiliência das comunidades de colêmbolos e a manutenção de seus processos funcionais, pois foram observados os valores de RF encontrado nas menores ofertas de forragem. O impacto do pastejo sobre a comunidade de colêmbolos já foi identificada em outros estudos (Dombos, 2001), em que foi observada uma diminuição de espécies maiores (epiedáficas) devido ao consumo excessivo da parte aérea das plantas e baixa quantidade de serapilheira. Tal afirmação justifica porque a convergência tende a ser maximizada por atributos morfológicos. Por outro lado, nas maiores ofertas de forragem, o impacto do pastejo sobre as espécies epiedáficas é compensado pela substituição desta espécie por outras que desempenham as mesmas funções no ambiente, pois há maior redundância funcional devido a convergência dos atributos funcionais. Provavelmente esta maior redundância nas OF. 12 e 16% devem-se as condições favoráveis para o desenvolvimento de uma ampla variedade de grupos funcionais de colêmbolos no solo, por serem sistemas com alta disponibilidade de recursos que propiciam a coexistência de diversas espécies de colêmbolos, sejam elas convergentes ou divergentes quanto aos seus atributos funcionais.

#### 4.5. Conclusões

Neste estudo, o objetivo foi verificar como diferentes níveis de oferta de forragem afetam comunidades de colêmbolos do solo e verificar se o gradiente biótico e abiótico induzido pelos diferentes níveis de oferta de forragem induziriam a convergência e divergência de atributos funcionais como resposta da existência de filtros ambientais e interações biológicas. Como base nos resultados desse estudo, conclui-se que:

1) a composição e estrutura das comunidades de colêmbolos são afetadas pela variação da oferta de forragem em função das modificações na estrutura da vegetação e dos fatores bióticos e abióticos do solo, como observado pelas abordagens taxonômicas e funcionais de avaliação das comunidades de colêmbolos.

2) a estrutura e composição das comunidades de colêmbolos são mediadas pela ação de filtros ambientais e interações biológicas que induzem a convergência e divergência de atributos funcionais de colêmbolos ao longo dos gradientes testados.

3) os fatores bióticos e abióticos do solo afetam diferentemente os mecanismos de convergência e divergência de atributos funcionais, uma vez que ambos os padrões não ocorrem ao longo de todos os gradientes testados.

#### 4.6. Informações suplementares

**Tabela S4.1.** Representatividade de cada táxon de colêmbolo em cada oferta de forragem

Táxons	OF. 4%	OF. 8%	OF. 12%	OF. 16%
<i>Entomobrya ssp. 1</i>	19,5	30,4	21,1	33,5
<i>Entomobrya ssp. 2</i>	4,9	4,3	3,0	4,1
<i>Entomobrya ssp. 3</i>	9,8	10,1	7,5	27,6
<i>Pseudosinella ssp.</i>	0,0	0,0	4,5	2,4
<i>Lanocyrtus ssp.</i>	31,7	15,9	5,3	7,1
<i>Lepidocyrtus ssp.</i>	2,4	2,9	1,5	0,6
<i>Proisotoma ssp.</i>	17,1	0,0	15,0	1,2
<i>Desoria ssp.</i>	2,4	8,7	14,3	12,4
<i>Psammisotoma ssp.</i>	2,4	1,4	1,5	0,0
<i>Cryptopygus ssp.</i>	0,0	2,9	1,5	1,2
<i>Isotomodes ssp.</i>	0,0	0,0	0,0	0,6
<i>Arlea ssp.</i>	2,4	1,4	0,0	0,6
<i>Folsomides ssp.</i>	0,0	0,0	0,0	0,6
<i>Folsomina ssp.</i>	0,0	0,0	2,3	0,6
<i>Isotomiella ssp.</i>	0,0	1,4	0,0	0,0
Paronellidae	0,0	0,0	0,8	0,0
<i>Cyphoderus ssp.</i>	0,0	4,3	8,3	0,6
Arrhopalitidae	0,0	0,0	0,8	0,0
Sminthurididae	2,4	13,0	9,0	2,9
<i>Mesophorura ssp.</i>	0,0	1,4	0,0	1,8
<i>Onychiurus ssp.</i>	4,9	0,0	2,3	0,6
Brachystomellidae	0,0	1,4	1,5	0,0
Hypogastruridae	0,0	0,0	0,0	0,6
Neanuridae	0,0	0,0	0,0	1,2
Riqueza total	11	14	17	19

**Tabela S4.2.** Porcentagem da contribuição de cada grupo taxonômico de colêmbolo identificado (SIMPER)

Táxon	Dissimilaridade	Contribuição (%)	Cumulativo (%)
<i>Entomobrya ssp. 1</i>	14,6	21,68	21,68
<i>Entomobrya ssp. 3</i>	10,73	15,94	37,62
<i>Desoria ssp.</i>	8,057	11,97	49,59
<i>Proisotoma ssp.</i>	6,412	9,526	59,12
<i>Lanocyrtus ssp.</i>	5,156	7,66	66,78
Sminthurididae	4,659	6,922	73,70
<i>Cyphoderus ssp.</i>	2,991	4,444	78,14
<i>Entomobrya ssp. 2</i>	2,338	3,473	81,62
<i>Pseudosinella ssp.</i>	2,204	3,274	84,89
<i>Onychiurus ssp.</i>	1,429	2,123	87,01
<i>Cryptopygus ssp.</i>	1,303	1,935	88,95
<i>Psammisotoma ssp.</i>	1,273	1,892	90,84
<i>Lepidocyrtus ssp.</i>	1,153	1,712	92,55
<i>Folsomina ssp.</i>	1,082	1,608	94,16
<i>Mesophorura ssp.</i>	0,8151	1,211	95,37
<i>Arlea ssp.</i>	0,7966	1,184	96,56
Brachystomellidae	0,6384	0,9485	97,50
Neanuridae	0,3719	0,5525	98,06
Isotomiella	0,3155	0,4687	98,53
Arrhopalitidae	0,2757	0,4096	98,94
Paronellidae	0,2089	0,3104	99,25
<i>Isotomodes ssp.</i>	0,1739	0,2584	99,50
<i>Folsomides ssp.</i>	0,1668	0,2478	99,75
Hypogastruridae	0,1668	0,2478	100
Dissimilaridade global		63,26	

## 5. CAPITULO 4. EFEITO DE GRUPOS FUNCIONAIS DE COLÊMBOLOS SOBRE PARÂMETROS MICROBIÓLOGICOS DO SOLO: EXPERIMENTO EM MICROCOSMO<sup>5</sup>

**Resumo:** No contexto de que os diferentes grupos funcionais de colêmbolos afetam a comunidade microbiana do solo, realizamos um estudo em ambiente de microcosmos onde testamos seis diferentes composições de grupos funcionais de colêmbolos (epiedáfico - Ep, hemiedáfico - He e euedáfico - Eu). Após 4 e 8 semanas da introdução dos colêmbolos, os microcosmos foram destruídos e avaliou-se o tamanho, composição e atividade de microrganismos do solo e relacionamos estes resultados com o efeito dos colêmbolos sobre processos funcionais do solo relacionados com a ciclagem de C e N. A biomassa microbiana não foi influenciada pelos diferentes grupos funcionais de colêmbolos. Observou-se um efeito significativo na atividade heterotrófica do solo, atividade da uréase e transformação do nitrogênio, onde no geral, notamos um efeito em função da presença de um grupo funcional dos colêmbolos quando comparado ao controle e um efeito da diversidade de grupos quando comparado com os tratamentos mais simples. Os resultados sugerem que as interações tróficas e ocupação de diferentes nichos por cada grupo funcional são os fatores responsáveis pelos resultados obtidos neste estudo, que refletem nos processos funcionais do solo relacionados com a ciclagem de C e N.

**Palavras-chaves:** níveis tróficos, grupos funcionais, funcionamento do solo, serviços ecossistêmicos

---

<sup>5</sup> Estudo 3: trabalho desenvolvido durante o doutorado sanduíche (Programa Ciência Sem Fronteiras) sob orientação do professor Dr. Matthieu Chauvat em conjunto com o doutorando Sékou Fanta Mady Coulibaly. Laboratoire d'Ecologie, ECODIV, UPRES EA 1293, Université de Rouen.

## 5. CHAPTER 4. EFFECT OF COLLEMBOLA LIFE-FORM ON MICROBIAL SOIL PARAMETERS: MICROCOSM STUDY<sup>6</sup>

**Abstract:** In the context of the different functional groups of collembola affect the soil microbial community, we conducted a study in microcosm conditions where we tested six different compositions of the three life-forms of collembola (epedaphic - Ep, hemedaphic - He and euedaphic - Eu). After 4 and 8 weeks, microcosms were destroyed and we performed the microbial analyses such as microbial biomass and activities and we related these results to the effect of Collembola on soil functional processes related to cycle C and N. Microbial biomass was not affected by different life-form Collembola but we observed a significant effect on heterotrophic soil activity, activity of urease and transformation of nitrogen. Overall, we showed a significant effect according to the presence of Eu and Ep when compared to control and an effect according to collembola life-form diversity of life forms when compared to other treatments. Our finds suggest that trophic interactions and niche differentiations were the factors responsible for the results obtained and these factors reflect the functional process related to the cycling of C and N.

Key-words: trophic groups, functional groups, soil functioning, ecosystem services

---

<sup>6</sup> Study 3: This study was performed during the sandwich PhD (Programa ciências sem-fronteiras) with supervision of Prof. PhD. Matthieu Chauvat and doctoral student Sekou Fanta Mady Coulibaly. Laboratoire d'Ecologie, ECODIV, UPRES EA 1293, Université de Rouen.

## 5.1. Introdução

A intensificação do uso de recursos naturais para satisfazer as necessidades humanas tem sido o principal fator da perda da biodiversidade e redução dos serviços ecossistêmicos (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). O solo é de grande importância para o funcionamento do ecossistema, pois além de comportar aproximadamente 23% da biodiversidade de invertebrados terrestre (Lavelle, 1996), está relacionado com a produção de alimentos, fibras e combustíveis e com a mitigação de gases de efeito estufa (de Vries et al., 2013). Ambos os processos de produção e mitigação são dependentes da ciclagem de nutrientes e da capacidade que o solo tem de estocar C e N, que é governada pela biota do solo (Barrios, 2007).

Embora a ciclagem de nutriente seja primeiramente afetada microbiota do solo (Hopkins et al., 2006; Larsen et al., 2007; Kemmitt et al., 2008; Sharma et al., 2010), sabe-se que sua biomassa, composição e atividade são fortemente afetadas pela fauna (Verhoef, 1996; Kaneko et al., 1998; Kandeler et al., 1999; Lenoir et al., 2006). Dentre os diversos organismos da fauna edáfica, colêmbolos são tidos como os que mais afetam a comunidade microbiana, pois são muito abundantes (Bitzer et al., 2005; Chauvat et al., 2011; Perez et al., 2013b), alteram a relação fungo-bactéria, pois consomem preferencialmente hifas de fungos e inoculam bactérias no solo por meio de suas excreção (Hanlon e Anderson, 1979; de Vries et al., 2013) e redistribuem os nutrientes no solo (Cragg e Bardgett, 2001; Bakonyi et al., 2002; Kaneda e Kaneko, 2011; Heděnec et al., 2013).

O consumo de fungos por colêmbolos foi estudado por Tordoff et al. (2008), onde foi constatado que colêmbolos *Folsomia candida* reduziu o crescimento de fungos saprófitos do solo (*Phanerochaete velutina*, *Hypholoma fasciculare* e *Resinicium bicolor*) e que esta redução foi maior onde havia maior biomassa de colêmbolos e estágios de desenvolvimento juvenil, pois estes organismos se alimentam de hifas jovens de fungos devido sua maior palatabilidade. Modificações na composição da comunidade microbiana podem ter reflexos sobre o funcionamento do solo no ecossistema (Ros et al., 2006; de Vries et al., 2013). Solos em que há uma alta biomassa de bactéria tendem a apresentar elevadas taxas de mineralização de N (Kaneda e Kaneko, 2011),

alterando significativamente a dinâmica deste nutriente no sistema, levando a perdas via volatilização e lixiviação. Por outro lado, o aumento da biomassa de fungos afeta moderadamente o ciclo dos elementos e favorece o estoque de C e N (Bardgett et al., 1996; Joergensen e Wichern, 2008; Strickland e Rousk, 2010; Vries et al., 2012).

A relação entre colêmbolos e microrganismos tem sido foco de muitos estudos, com destaque para experimentos que testam o efeito de algumas espécies de colêmbolos (Bakonyi et al., 2002; Sabatini et al., 2004; Harold et al., 2005; Jonas et al., 2007; Kaneda e Kaneko, 2011), tais como *Onychiurus armatus* Tullberg, *Protaphorura armata* Tullberg, *Folsomia candida* Willem, *Pseudosinella alba* Packard, e que testam a combinação de espécies (Kandeler et al., 1999; Cragg e Bardgett, 2001; Hassall et al., 2006; Lenoir et al., 2006; Larsen et al., 2008; Eisenhauer et al., 2011; Chauvat et al., 2014). Entretanto, sabendo que as interações que ocorrem entre espécies e entre os grupos funcionais dentro de uma dada comunidade (p. ex. competição, mutualismo, facilitação) podem afetar diferentemente a microbiota do solo e sua atividade (Cragg e Bardgett, 2001; Schröter et al., 2004; Chamberlain et al., 2006b), nosso trabalho teve como objetivo investigar como os grupos funcionais (GF) de colêmbolos afetariam a comunidade microbiana e processos ecossistêmicos ligados ao ciclo do C e do N. Para isto, foi realizado um estudo em microcosmos no qual manipulamos os GF de colêmbolos, uma componente chave nas relações tróficas dentro desta comunidade e no funcionamento do solo (Rusek, 1998; Martins da Silva et al., 2016). Colêmbolos são classificados em três grupos funcionais (epiedáficos, hemiedáficos e euedáficos), que variam de acordo com a posição que vive no solo (Gisin, 1943) e sua estratégia alimentar (Chahartaghi et al., 2005). A nossa hipótese é que as mudanças na estrutura da comunidade de colêmbolos, ou seja, na composição de GF de colêmbolos afetarão a comunidade microbiana do solo, modificando sua biomassa, composição e atividade. Para responder esta hipótese, este estudo teve como objetivos: a) avaliar como cada GF afeta a comunidade microbiana do solo; b) Verificar se existe complementaridade funcional entre os GF quando presentes conjuntamente no mesmo ambiente edáfico; c) Relacionar os padrões observados no tamanho, composição e atividade microbiana com o

efeito dos GF de colêmbolos sobre o funcionamento do solo, especificamente relacionar com a ciclagem de carbono e nitrogênio.

## **5.2. Materiais e métodos**

### **5.2.1. Local do experimento**

O experimento foi conduzido em condições de microcosmos utilizando solo e colêmbolos oriundos de uma área pastagem localizada na cidade de Yvetot (49°37'04.00"N, 0°45'18.76"E), Lycée Agricole d'Enseignement Général et Technique Agricole d'Yvetot (Seine-Maritime, Haute-Normandie). O clima da região é classificado como temperado oceânico (Köppen), com temperatura e precipitação anual de 10°C e 800 mm, respectivamente.

O solo original foi classificado como Neoluvissole-Luvissole (INRA, 1998; Classificação Francesa) e apresenta uma textura média de 15% de argila, 65% de silte e 20% de areia e pH de aproximadamente 6,1. A pastagem foi implantada em 1968 e as principais gramíneas presentes são *Lolium perenne* L., *Trifolium repens* L., *Festuca elatior* L. e *Phleum pratense* L. (Richard, 2012).

### **5.2.2. Preparação dos microcosmos**

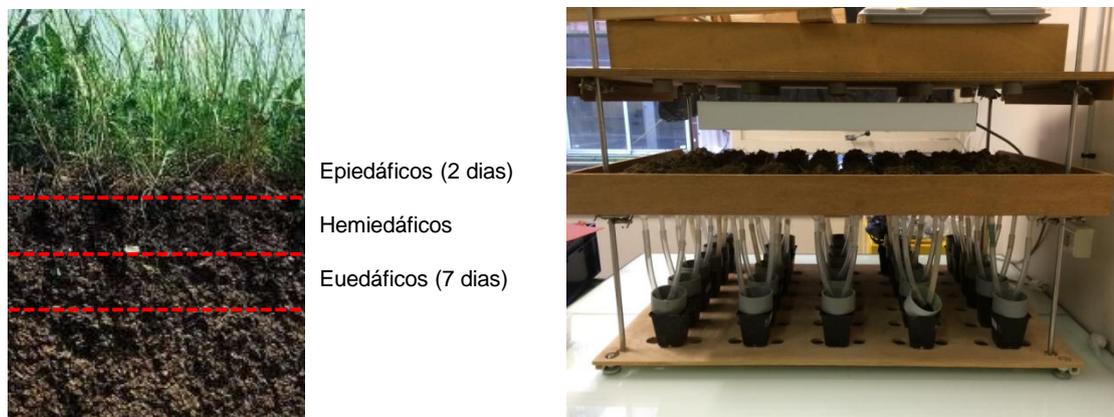
Os microcosmos constituíram de potes (1L) com 150g de substrato. O substrato utilizado nos microcosmos consistiu numa mistura de 1/5 de solo e areia, sendo o solo coletado na profundidade de 0-15 cm e peneirado em malha de 5 mm. Para eliminar a fauna e microflora original, o substrato foi esterilizado, com dois ciclos de 105°C em autoclave a cada 48h. Posteriormente o substrato foi seco à 105°C e uma amostra foi retirada para a determinação da capacidade de campo.

Antes da introdução dos colêmbolos, todos os microcosmos foram re-inoculados com uma solução obtida a partir da mistura de 500g de solo fresco e 2L de solução fisiológica (0,85% de NaCl), constituindo uma solução contida de microrganismos e microfauna. Para isto, cada microcosmo recebeu

o referente a 70% da sua capacidade de campo em solução microbiana e foram incubados a uma temperatura de 25°C por 10 dias.

### 5.2.3. Extração dos colêmbolos e composição dos tratamentos

Os colêmbolos foram obtidos a partir de monólitos até a profundidade de 15 cm. Para obtenção de cada grupo funcional, os monólitos foram cortados na profundidade referente ao habitat destes grupos e foram extraídos em extrator de Berlese-Tullgren. Para obtenção dos colêmbolos epiedáficos, foi utilizado serapilheira, vegetação e as primeiras camadas de solo (2 cm) e a extração ocorreu num período de 2 dias, considerando que este período de extração já é suficiente para a obtenção da maioria dos grupos que vivem na superfície. Já os organismos hemiedáficos e euedáficos, foram extraídos somente do solo (0 - 3 cm para hemiedáficos e de 3-10 cm para euedáficos) e estas amostras permaneceram 7 dias sob o extrator.



**Figura 5.1.** Método de extração de colêmbolos. A) Camadas de solo referentes a cada grupo funcional de colêmbolos. B) Extração de colêmbolos em extrator de Berlese-Tullgren. Para cada repetição, há dois cilindros com solo (150 g cada), possibilitando a extração de grupos funcionais e a composição dos diferentes tratamentos.

Antes do estabelecimento do experimento, foram realizados testes para verificar o número e as espécies de colêmbolos epiedáficos e euedáficos obtidos após a extração via Berlese-Tullgren (Tabela 5.1). Não foram realizados estes testes somente com colêmbolos hemiedáficos, uma vez que

seu comportamento ecológico (movimentação na interface solo-serapilheira) dificulta a obtenção de somente este grupo funcional.

Como base neste protocolo de extração dos colêmbolos do solo, foram estabelecidos 7 tratamentos (Tabela 5.1) baseado na manipulação dos GF, com quatro repetições, delineados completamente ao acaso. Para cada repetição, foram inseridos colêmbolos extraídos de 300 g de solo, sendo esta amostra subdivida em 2 amostras de 150 g. Quando os tratamentos eram compostos, tais como Ep + Eu, uma das subamostras recebiam a camada de solo referente aos epiedáficos e a segunda subamostra referente aos euedáficos.

**Tabela 5.1.** Identificação e descrição dos tratamentos. Ep: epiedáficos; He: hemiedáficos; Eu: Euedáficos

Legenda	Nº total	Espécies dominantes
Controle	-	-
Ep	26	<i>Isotomurus prasinus</i> Reuter; <i>Cyaneus sp.</i> Tullberg
Eu	28	<i>Cryptopygus sp.</i> Willem; <i>Mesaphorura yosii</i> Rusek. <i>Protaphorura armata</i> Tullberg
Ep+He	29	<i>I. prasinus</i> ; <i>Cyaneus sp.</i> ; <i>Archisotoma megalops</i> Bagnall
Ep+Eu	27	<i>I. prasinus</i> ; <i>Cyaneus sp.</i> ; <i>Cryptopygus sp.</i>
He+Eu	30	<i>A. megalops</i> ; <i>Cryptopygus ssp.</i> ; <i>M. yosii</i>
Ep+He+Eu	32	<i>I. prasinus</i> ; <i>Cyaneus sp.</i> ; <i>A. megalops</i> ; <i>Cryptopygus sp.</i>

Após a inoculação dos colêmbolos, os potes foram umedecidos até a capacidade de campo de 70%, fechados e mantidos em incubadora sob temperatura de 18°C e 12h de foto-período por 60 dias, no entanto, abertos semanalmente para aeração e re-umedecimento.

#### **5.2.4. Amostragem e análises**

Aos 30 e 60 dias após a introdução dos colêmbolos os microcosmos foram desmontados para determinação dos parâmetros químicos e microbiológicos do solo e para extração dos colêmbolos.

##### **5.2.4.1. Tamanho da comunidade microbiana**

Os teores de carbono e nitrogênio da biomassa microbiana ( $C_{mic}$  e  $N_{mic}$ ) foram determinados pelo método de extração-fumigação (Vance et al., 1987). Para cada amostra, foram pesadas em duplicata 20g de solo úmido, no qual uma duplicata foi fumigada em dissecador com clorofórmio PA ( $CHCl_3$ ) livre de etanol por 24 horas. Posteriormente, os teores de C e N orgânico das amostras fumigadas e não fumigadas foram extraído sob agitação com  $K_2SO_4$   $0,5 \text{ mol L}^{-1}$  por 1 h, decantadas por 30 min e filtrada para recuperar o extrato. A determinação do C orgânico foi realizado por meio de análise elementar - Continuous Flow System (Perstorp Analytical GmbH) e o N, previamente oxidado a forma de nitrato, por colorimetria por meio de um autoanalisador (AA3, BRAN+LUEBBE, Norderstedt, Germany). O C e N da biomassa microbiana foi calculada com base na diferença entre as amostras fumigadas e não fumigadas, multiplicando estes valores pelo coeficiente ( $K_c$ ) 0,45 e 0,54 para C e N, respectivamente. Os resultados foram expressos em  $\text{mg C kg}^{-1}$  de solo seco.

##### **5.2.4.2. Composição da comunidade microbiana: biomassa fúngica**

A biomassa fúngica foi determinada com base nos teores de ergosterol no solo, conforme proposto por (Gong et al., 2001). A extração se baseia em uma ruptura física, onde em 4g de solo úmido foi adicionado 6mL de metanol e 4 g de esferas de sílica (2 g de 212–300 $\mu\text{m}$  e 2 g de 710–1180 $\mu\text{m}$  de diâmetro, respectivamente), sendo posteriormente colocada para agitar à 320 rpm por 1 h. A quantificação do teor de Ergosterol extraído foi medido por cromatografia de fase líquida de alta performance (HPLC Varian Star) a 282 nm

utilizando um coluna C18 e uma fase móvel metanol:água (95:5, v:v) com fluxo de 1,5 mL min<sup>-1</sup>.

#### 5.2.4.3. Atividade heterotrófica do solo: ciclo do C

A atividade heterotrófica do solo foi medida a partir da evolução de CO<sub>2</sub> (atividade microbiana) e atividade da β-glucosidase e pela hidrólise da hidrólise de diacetato de fluoresceína (FDA). Para avaliar processos relacionado a mineralização de N, foi medido os teores de Nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) e amônio (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) e a atividade uréase.

A atividade microbiana foi avaliada por meio da evolução de CO<sub>2</sub> aos 30 e 60 dias após a introdução dos colêmbolos (Anderson e Domsch, 1978a). Foi inserido em cada microcosmo um frasco contendo 20 mL de NaOH 0,5 mol L<sup>-1</sup> e o teor de CO<sub>2</sub> emitido em cada data foram medidos 10 dias após a incubação por condutividade elétrica. A curva padrão foi feito com uma solução de Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 0,25 mol L<sup>-1</sup>, com as concentrações variando de 0 a 20 mM (21 pontos na curva), sendo posteriormente determinada a condutividade elétrica de cada ponto. Os dados foram expressos em mg CO<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup> hora<sup>-1</sup>.

A β-glucosidase foi avaliada pelo método usando o substrato *p*-nitrophenyl-β-d-glucopyranoside (*p*NPG) (Eivazi e Tabatabai, 1988). Foi pesado 1g de solo úmido em duplicada e cada amostra foi incubada por 2 horas à 25°C sob agitação com 1 mL de substrato (*p*NPG 5 mM) e 4 mL de solução tampão universal ajustado à pH 6,0. A reação foi finalizada adicionando 1 mL de CaCl<sub>2</sub> 0,5 mol L<sup>-1</sup> e 4 mL de NaOH 0,5 mol L<sup>-1</sup>. A mistura foi agitada em vortex e centrifugada por 3 minutos à 9000 rpm. A atividade da β-glucosidase foi baseada nos teores de *p*-nitrophenol liberados durante a reação, que foi determinado por calorimetria (410 nm). A curva padrão foi feita com *p*-nitrophenol (50 µg mL<sup>-1</sup>) nas concentração de 0; 25; 50; 100; 150; 200 µg.

A atividade da FDA, proposta Schnurer e Rosswall (1982), foi medida sobre 2 g de solo úmido na presença de 15mL de tampão de fosfato de potássio à 60 mM e 200µl substrato (solução FDA 1000µg mL<sup>-1</sup>). As amostras foram incubadas por 20 min à 30°C sob agitação e posteriormente a reação foi finalizada adicionando 15 ml de uma mistura de clorofórmio/metanol (2:1; v:v). As amostras controles não receberam substrato antes da incubação, sendo-o

adicionado após a adição do clorofórmio:metanol. Todas as amostras foram centrifugadas à 2000 rpm por 3 minutos e a leitura da fluoresceína foi feita em 490nm por colorimetria. A curva padrão foi feita utilizando-se uma solução de fluoresceína ( $20\mu\text{g mL}^{-1}$ ) nas seguintes concentrações: 0; 10; 20; 30; 40; 50; 60; 70; 80; 90; 100  $\mu\text{g}$ , respectivamente.

#### **5.2.4.3. Atividade heterotrófica do solo: ciclo do N**

Os teores de nitrato e amônio foram determinados por colorimetria em um autoanalisador (AA3, BRAN+LUEBBE, Norderstedt, Germany), a partir das amostras não fumigadas utilizadas para os métodos de determinação de C e N microbiano do solo. Uma vez que todas as amostras de solo foram tratadas igualmente desde o início do experimento, a variação de nitrato e amônio no final do experimento foi relacionada com a mineralização.

A atividade da uréase foi determinada a partir do método proposto por Kandeler e Gerber (1988). A uréase, enzima relacionada com a transformação da amina ( $\text{NH}_2$ ) para amônio ( $\text{NH}_4^+$ ), é medida a partir de duas amostras de 2 g de solo, sendo que em uma delas é adicionada 2 mL de ureia ( $0,1\text{ mol L}^{-1}$ ) e outra 2 mL de água ultra-pura, incubadas por 2 horas à  $37^\circ\text{C}$ . A atividade da uréase foi medida através do amônio liberado a partir desta reação, extraído com  $\text{KCl } 2\text{ mol L}^{-1}$ , medida por colorimetria pelo método do ácido-salicílico, à 690 nm (Bundy e Meisinger, 1994). A curva padrão foi feita utilizando-se uma solução de  $\text{NH}_4\text{Cl}$  nas seguintes concentrações: 0; 0,56; 1,11; 2,23; 5,57; 8,9; 13,38; 17,85; 22,31  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de  $\text{NH}_4^+$ , respectivamente.

#### **5.2.5. Estatística**

Os dados foram testados quanto a sua normalidade e homocedasticidade utilizando os testes Shapiro-Wilk e Bartlett, respectivamente. Quando ambas as condições foram satisfatórias, as médias foram comparadas usando ANOVA One-way e UNEQUAL N HSD ( $P < 0,05$ ), que é uma modificação do Teste Tukey utilizada para amostras com diferentes repetições. Quando uma das premissas foram rejeitadas, primeiramente os dados foram transformados e ambos os testes refeitos. Não corrigindo tais

premissas, foi aplicado o teste não paramétrico Kruskal-Wallis para análise de variância e as médias ( $n = 4$ ) foram comparadas aos pares (*par-wise*) usando o teste Z. Todos os testes estatísticos foram realizados no software Statistica (version 8.0, StatSoft Inc., Tulsa, StatSoft 2007).

### **5.3. Resultados**

#### **5.3.1. Comunidade de colêmbolos**

A partir dos testes realizados antes de iniciar os experimentos, observamos a quantidade e as espécies adicionadas foram similar dentro dos mesmos tratamentos, com número médio de 26 colêmbolos epiedáficos e 28 euedáficos em cada pote (Tabela 5.1). Já os tratamentos com GF combinados, o número de colêmbolos virou de 27 e 32 para Ep+Eu e Ep+He+Eu, respectivamente, o que sugere que o número de indivíduos de cada GF são inferiores em relação aos tratamentos isolados.

#### **5.3.2. Tamanho e composição da comunidade microbiana**

Para observarmos o efeito dos diferentes tratamentos sobre o tamanho de toda comunidade microbiana e, especificamente, sobre a população fúngica do solo, determinou-se os teores de Cmic e Nmic e ergosterol aos 60 dias após introdução dos colêmbolos.

Nenhum dado de ergosterol será apresentado neste estudo, uma vez que ficaram abaixo do nível da detecção do aparelho ou foram nulos, indicando ausência deste esterol no solo. Somente no tratamento controle obtivemos um valor de ergosterol ( $0,04 \text{ mg kg}^{-1}$ ), sendo este valor considerado extremamente baixo quando comparado com dados da literatura.

A biomassa microbiana do solo não foi afetada pelos diferentes GF de colêmbolos (Tabela 5.2), mesmo havendo um baixo valor de p para Cmic ( $F = 2,3494$ ,  $p = 0,0723$ ). Ainda assim, o tratamento sem colêmbolos tende a apresentar menor valor de Cmic ( $103,94 \pm 31,4 \text{ mg C kg}^{-1}$ ) em comparação ao tratamentos com colêmbolos, com uma diferença de até 59% com o maior valor de Cmic (Ep).

**Tabela 5.2.** Médias e desvios padrões do tamanho da população microbiana do solo 60 dias após introdução dos colêmbolos. Cmic: carbono da biomassa microbiana; Nmic: Nitrogênio da biomassa microbiana; Ver legenda na Tabela 5.1.

Tratamentos	Cmic		Nmic	
	mg kg <sup>-1</sup> de solo seco			
	Média	$\sigma$	Média	$\sigma$
C	103,94	$\pm 31,35$	28,02	$\pm 8,27$
Ep	176,69	$\pm 20,78$	31,80	$\pm 5,41$
Eu	124,62	$\pm 40,56$	31,46	$\pm 4,10$
Ep + Eu	122,51	$\pm 13,90$	27,62	$\pm 8,58$
Ep + He	159,23	$\pm 33,63$	33,05	$\pm 2,58$
He + Eu	155,02	$\pm 37,22$	37,69	$\pm 12,9$
Ep + He + Eu	127,89	$\pm 23,43$	32,33	$\pm 6,05$
F	2,3494		0,7221	
p	0,0723		0,6373	

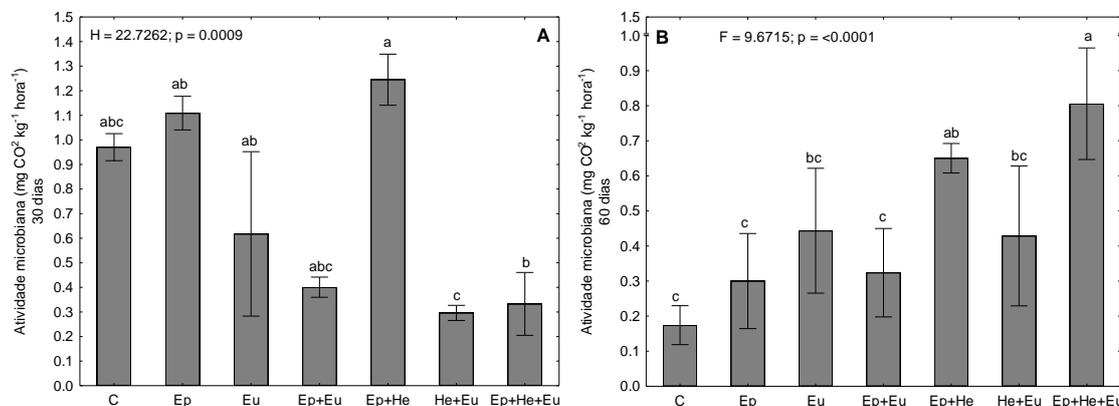
Diferentes letras dentro do mesmo parâmetro denotam diferença significativa ( $p < 0.05$ , UNEQUAL N HSD). Médias sem letras denotam ausência de diferencia significativa na análise de variância (ANOVA).  $\sigma$ : desvio padrão da média

### 5.3.3. Atividade heterotrófica do solo

Foram medidos três indicadores relacionados com a atividade heterotrófica da comunidade microbiana e ciclagem do C, sendo a atividade microbiana (evolução do CO<sub>2</sub>) e a atividade da  $\beta$ -glucosidase e hidrólise da FDA. Embora os grupos funcionais não tenha nenhum efeito sobre o tamanho da comunidade microbiana do solo, nota-se que há um efeito significativo na atividade microbiana do solo aos 30 e 60 dias (Figura 5.2).

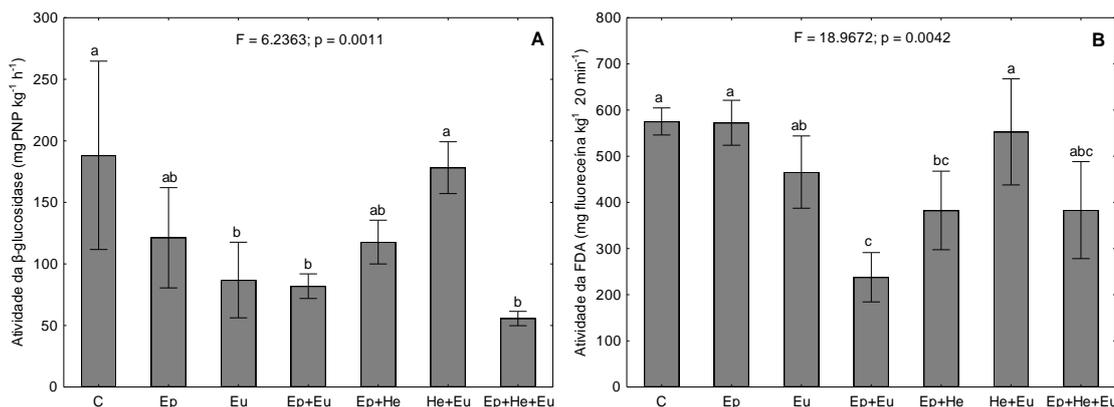
Aos 30 dias após a introdução dos colêmbolos (Figura 5.2 a), excluindo o tratamento Ep+He, nota-se uma diminuição significativa da atividade microbiana do solo em função da presença e diversidade de GF de colêmbolos ( $H = 22,726$ ;  $p < 0,0009$ ). Já aos 60 dias (Figura 5.2 b), o comportamento foi inverso ( $F = 9,6715$ ;  $p < 0,0001$ ), sendo que o controle apresentou os menores níveis de atividade microbiana ( $0,17 \pm 0,06$  mg CO<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup> hora<sup>-1</sup>), aproximadamente 5 vezes menor em relação ao tratamento Ep+He+Eu ( $0,81 \pm 0,16$  mg CO<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup> hora<sup>-1</sup>). Especificamente, podemos notar que há uma tendência de aumento na liberação de CO<sub>2</sub> em função da presença de um GF de colêmbolos, sendo 72% e 154% maior do que o controle. Por outro lado, o efeito combinado de suas espécies teve um padrão

mais variando, sendo Ep+Eu e He+Eu estatisticamente similar ao Ep (0,32; 0,30 e 0,43 mg CO<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup> hora<sup>-1</sup>, respectivamente).



**Figura 5.2.** Médias e desvios padrões da atividade microbiana do solo medida a partir da evolução de CO<sub>2</sub> aos 30 e 60 dias após introdução dos colêmbolos. Diferentes letras denotam diferença estatística ( $P < 0,05$ , Tukey HSD). Nenhuma letra denota ausência de diferença significativa. Ver legenda na Tabela 5.1.

A atividade da  $\beta$ -glucosidase e FDA tenderam a apresentar a mesma variação entre os tratamentos (Figura 5.3), primeiramente reduzindo do tratamento controle para os tratamentos com inserção de colêmbolos (Ep, Eu, Ep+Eu e Ep+He+Eu) e aumentando novamente tratamentos com dois grupos funcionais que possui organismos hemiedáficos (Ep +He e He+Eu). O controle apresentou maior atividade da  $\beta$ -glucosidase ( $188,24 \pm 76,5 \text{ mg PNP kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ), sendo este valor quase 3,5 vezes superior ao tratamento Ep+He+Eu ( $55,67 \pm 5,8 \text{ mg PNP kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) e 2,3 vezes superior ao tratamento Ep+Eu ( $81,96 \pm 9,99 \text{ mg PNP kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ). Já a amplitude de variação na atividade da FDA foi inferior em relação a  $\beta$ -glucosidase, em que observamos um diminuição de apenas 1,5 vezes do tratamento controle ( $575,33 \pm 29,29 \text{ mg fluoresceína kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) para o Ep+He+Eu ( $283,28 \pm 105,05 \text{ mg fluoresceína kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ).



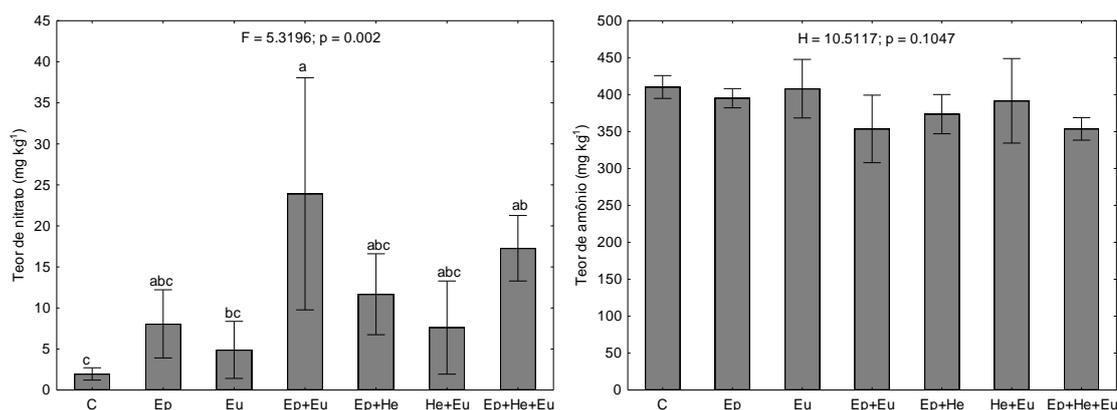
**Figura 5.3.** Média e desvios padrões da atividade enzimática da  $\beta$ -glucosidase e FDA 60 dias após introdução dos colêmbolos. Diferentes letras denotam diferença estatística ( $P < 0,05$ , UNEQUAL N HSD). Nenhuma letra denota ausência de diferença significativa. Ver legenda na Tabela 5.1.

#### 5.3.4. Teores de nitrato e amônio e atividade da uréase

A variação dos GF de colêmbolos não afetaram os teores de amônio do solo ( $H = 10,5110$ ;  $p = 0,1047$ ), com valores variando de  $353,62 \text{ mg kg}^{-1}$  no tratamento com todos os GF e Ep+Eu a  $410,26 \text{ mg kg}^{-1}$  no tratamento controle. Por outro lado, os teores de nitrato (Figura 5.4 a) e a atividade da uréase (Figura 5.5) foram afetados pelos diferentes GF dos colêmbolos, sugerindo um efeito destes organismos sobre microrganismos nitrificadores do solo e produtores de uréase.

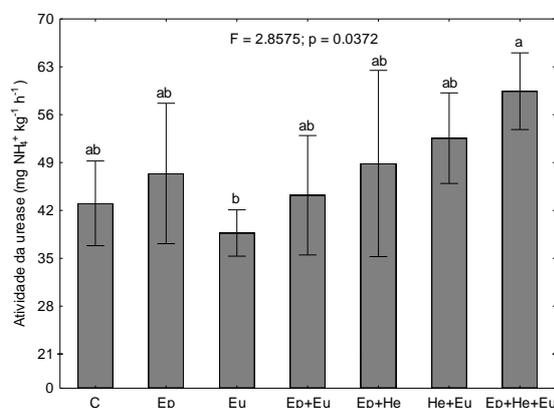
Os teores de nitrato foram baixo no tratamento C, Ep, Eu e He+Eu e estes teores aumentaram significativamente nos tratamentos compostos. A primeira observação é que a presença de apenas um GF de colêmbolo promove um incremento de 149% e 311% de nitrato em relação ao controle ( $1,96 \pm 0,75 \text{ mg kg}^{-1}$ ). Agora, quando se considera tratamentos compostos, estes valores tendem a ser superior, onde o incremento em relação ao controle foi 12 e 8,8 vezes maior nos tratamentos Ep+Eu e EP+He+Eu ( $23,91 \pm 14,14 \text{ mg kg}^{-1}$  e  $17,28 \pm 3,99 \text{ mg kg}^{-1}$ , respectivamente).

Separando os tratamentos com dois grupos funcionais, observou-se que os tratamentos Ep+He ( $11,68 \pm 4,94 \text{ mg kg}^{-1}$ ) e He+Eu ( $7,61 \pm 5,68 \text{ mg kg}^{-1}$ ) foram 2 e 3 vezes menores do que o tratamento Ep+Eu.



**Figura 5.4.** Média e desvios padrões dos teores de nitrato e amônio 60 dias após introdução dos colêmbolos. Diferentes letras denotam diferença estatística ( $P < 0,05$ , Tukey HSD para nitrato e UNEQUAL N HSD para amônio). Nenhuma letra denota ausência de diferença significativa. Ver legenda na Tabela 5.1.

A atividade da uréase foi afetada significativamente pela variação dos GF presentes no solo ( $F = 2,8575$ ;  $p = 0,0372$ ), mesmo observando que estatisticamente a maioria dos tratamentos foi similar.



**Figura 5.5.** Média e desvios padrões da atividade da uréase 60 dias após introdução dos colêmbolos. Diferentes letras denotam diferença estatística ( $P < 0,05$ , Tukey HSD). Nenhuma letra denota ausência de diferença significativa. Ver legenda na Tabela 5.1.

Primeiramente, nota-se que a atividade da uréase não variou em relação ao controle em função da presença de um GF, em que os valores foram  $38,7 (\pm 3,39)$ ;  $43,04 (\pm 6,19)$  e  $47,4 (\pm 10,26)$  mg NH<sub>4</sub><sup>+</sup> kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> para Eu, Controle e Ep, respectivamente. Agora, quando se observa somente os

tratamentos com colêmbolos, observamos um aumento significativo em função do aumento da diversidade de GF de colêmbolos., sendo que o incremento foi de 53% do Eu para o Ep+He+Eu ( $59,4 \pm 5,61 \text{ mg NH}_4^+ \text{ Kg}^{-1} \text{ hora}^{-1}$ ).

#### **5.4. Discussão**

O principal objetivo deste estudo foi determinar como os diferentes GF de colêmbolos afetam o tamanho, composição e atividade da comunidade microbiana do solo e quais são os efeitos destes grupos sobre processos funcionais do solo ligados ao ciclo do carbono e nitrogênio.

Neste estudo testamos dois grupos funcionais isoladamente (Ep e Eu) e a quatro combinações entre Ep, He e Eu (Ep+Eu; Ep+He; He+Eu; Ep+He+Eu). De modo geral, nossos resultados revelaram que a presença de apenas um GF em comparação ao controle já influenciou significativamente a atividade da comunidade microbiana do solo. Por outro lado quando os GF foram adicionados de maneira combinada, os padrões observados foram diferentes. Sugerimos que estes padrões gerais observados sobre nossos resultados devem-se as diferenças na estratégia alimentar, sendo estes considerados de diferentes níveis tróficos (Berg et al., 2004; Chamberlain et al., 2005), e ao seu comportamento no solo, como movimentação (Hopkin, 1997). Em função de ambos os fatores citados, a forma em que os GF se interagem no solo refletiu nos padrões observados sobre a comunidade microbiana do solo.

##### **5.4.1. Efeito do grupo funcional dos colêmbolos sobre o tamanho e atividade microbiana do solo**

A ausência de variação significativa no tamanho da comunidade microbiana do solo ( $C_{mic}$  e  $N_{mic}$ ) também foi observado por Kaneda e Kaneko (2008) e Taylor et al. (2010). Os autores afirmam que esta ausência de variação de biomassa microbiana pode ser devido a um efeito compensatório no crescimento dos microrganismos quando estes estão sendo pastejados pelos colêmbolos, ou seja, a redução de um grupo de microrganismos pode ser compensada pelo crescimento de outros (Varga et al., 2002; Kampichler et al.,

2004). Por meio de avaliações de ácidos graxos (PLFA - *Phospholipid fatty acids*) de microrganismos em microcosmos, estudos têm mostrado que colêmbolos tendem a reduzir a biomassa de fungos saprófitos do solo (menor teor de PLFA 18 $\omega$ 6.9), mas em contrapartida favorece o crescimento de outros tipos de fungos, por serem menos consumidos (Ngosong et al., 2014).

Quanto ao ergosterol, a ausência de resultados neste estudo pode estar relacionada com dois fatores: 1) o desenvolvimento de comunidades bacterianas, reduzindo a relação fungo-bactéria; 2) a comunidade fúngica presente nos microcosmos encontra-se em estágio inicial de desenvolvimento (Van Etten e Gottlieb, 1965; Bakonyi, 1989; Jonas et al., 2007). O estabelecimento de bactérias em detrimento aos de fungos pode se dar por diversos fatores, nos quais sugerimos a menor aeração ao ambiente, a alta umidade e os altos teores de N mineral (Högberg et al., 2007; Kaneda e Kaneko, 2011). O segundo ponto é que o ergosterol, que é o esterol mais abundante nas células da maioria dos fungos filamentosos e algumas microalgas, são mais concentrados em fungos em estágio mais avançado de desenvolvimento (Van Etten e Gottlieb, 1965).

#### **5.4.2. Efeito do grupo funcional dos colêmbolos sobre a atividade microbiana do solo e mineralização do C**

Inúmeros estudos têm mostrado que a microbiota é a principal responsável por processos relacionados à mineralização e transformação de nutrientes (Liang et al., 1996; Henriksen e Breland, 1999; Hopkins et al., 2006; Larsen et al., 2007; Kemmitt et al., 2008; Sharma et al., 2010). Por sua vez, a presença de organismos edáficos, tais como colêmbolos, oribatida e nematoides, modifica a dinâmica destes processos (Kandeler et al., 1999; Cragg e Bardgett, 2001; Jorgensen et al., 2003; Larsen et al., 2008). Nossos resultados corroboram esta afirmação, pois embora não tenhamos observado modificações no tamanho da comunidade microbiana, os GF claramente afetam a atividade microbiana (evolução de CO<sub>2</sub>) aos 30 e 60 dias após a introdução dos colêmbolos.

A redução na evolução de CO<sub>2</sub> na fase inicial da incubação pode ser devido ao crescimento da população de colêmbolos, que por consequência

gera um sobreconsumo da população fúngica do solo (Hanlon e Anderson, 1979; Chamberlain et al., 2006a; Lenoir et al., 2006). No tratamento controle, a ausência de colêmbolos elimina o efeito do consumo de microrganismos e competição por nutrientes, o que mantém as taxas de mineralização alta. Entre os tratamentos com colêmbolos, sugerimos que os tratamentos com um GF (Eu) teve uma taxa de crescimento populacional alto no início do experimento, exercendo uma forte pressão de pastoreio sobre a comunidade fúngica, favorecendo a comunidade bacteriana pela menor competição e pela alta disponibilidade de recursos alimentares. Por outro lado, a menor atividade microbiana nos microcosmos com GF em combinação (exceto Ep + He), deve-se a menor taxa de crescimento de cada população de colêmbolos e as diferentes estratégias alimentares, que pode ter favorecido o estabelecimento de fungos no solo.

O aumento da comunidade bacteriana em detrimento a de fungos gera um aumento nas taxas de mineralização, visto que bactérias são menos eficientes na assimilação de C na sua biomassa e são responsáveis por 1/5 da respiração total do solo (Anderson e Domsch, 1975; Holland e Coleman, 1987; Kaneda e Kaneko, 2008). Nos tratamentos compostos, mesmo havendo um efeito do crescimento populacional, a diversidade de GF favoreceu um melhor aproveitamento dos recursos disponível no solo, havendo um consumo moderado sobre os fungos. Sugerimos a formação de nichos ecológicos nestes tratamentos, que refletiu nos dados de atividade microbiana aos 60 dias após introdução dos colêmbolos.

As condições iniciais dos microcosmos (UG em 70% da CC e temperatura de 18°C) podem ter favorecido a reprodução dos colêmbolos, levando a um rápido crescimento populacional. Tordoff et. al. (2008) observou que colêmbolos euedáficos, p. ex. *Folsomia candida*, têm uma alta fecundidade inicial e eles têm um crescimento populacional acelerado em curto espaço de tempo. Por outro lado, Cragg e Bardgett (2001) mostrou que relações de competição, seja ela por espaço ou por alimento, tende a controlar o tamanho de populações de colêmbolos quando inseridas conjuntamente no microcosmo. No que tange ao consumo de fungos. Tordoff et al. (2008) também observou que colêmbolos euedáficos têm maior impacto no crescimento e desenvolvimento de fungos e que este impacto é maior em altas densidade e

quando há formas juvenis na população. No entanto, outros estudos mostram que em densidade moderada, colêmbolos estimulam o crescimento de fungos (Bengtsson e Rundgren, 1983), através da remoção de hifas senescentes e da criação de compartimentos com maiores teores de nutrientes, providos de suas excreções (Sjursen e Holmstrup, 2004; Larsen et al., 2007).

Ao final de 60 dias de incubação, a variação da atividade microbiana foi inversa, sendo maior nos tratamentos mais diversificados (Ep+He+Eu), aumentando em relação ao controle. A redução na atividade microbiana no tratamento controle (0,97 a 0,17 mg CO<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) nos indica que as fontes de C e nutrientes lábeis presentes no solo antes da introdução dos colêmbolos podem ter se esgotado, reduzindo o crescimento microbiano e seus níveis de atividade. Esta redução na liberação de CO<sub>2</sub> ao longo do tempo é bem enfatizada em outros trabalhos cujo (Franzluebbbers et al., 2001; Hopkins et al., 2006; Haney e Franzluebbbers, 2009; Wang et al., 2014). No entanto, nossos dados mostram que a presença de colêmbolos no solo estimula a atividade microbiana, seja pelo consumo de fungos e bactérias, seja pela liberação e redistribuição de C e nutrientes lábeis no solo através de suas excreções e movimentação.

Considerando que as populações de colêmbolos se estabilizaram (taxa de crescimento e mortalidade foram similares), sugerimos que o aumento da atividade microbiana entre os tratamentos com colêmbolos deve-se a ocupação de diferentes nichos ecológicos pelos diferentes GF. Diferentemente do que havíamos proposto nos resultados de 30 dias, aqui as os colêmbolos já estão num tamanho populacional estável e já houve a diferenciação do nicho nos tratamentos compostos. Além disso, devemos considerar que, possivelmente algumas populações podem ter reduzido, favorecendo a dominância de outras, como visto por Cragg et al. (2001)

Possivelmente nos tratamentos Ep e Eu, a maior densidade de um único GF leva a um hábito alimentar mais generalista, se alimentando não somente de fungos, mas também de colêmbolos mortos, nematoides e protozoários, reduzindo a atividade microbiana do solo em comparação aos tratamentos compostos (Huhta et al., 1998; Filser, 2002; Kaneda e Kaneko, 2008, 2011). Nos tratamentos compostos, a diferenciação de nicho induz a um

melhor aproveitamento dos recursos, o que gera complementaridade funcional entre os GF.

Os diferentes GF dos colêmbolos são ligadas a ocupação de diferentes espaços no solo (Gisin, 1943; Hopkin, 1997) e adoção de diferentes estratégias alimentares (Chahartaghi et al., 2005). Colêmbolos epiedáficos ocupam a superfície do solo e por serem maiores e mais moveis, são abeis a consomem uma maior variedade de alimentos, tais como fungos, bactérias, resíduos orgânicos e outros invertebrados mortos (Kaneda e Kaneko, 2004; Chamberlain et al., 2006b). Os epiedáficos tem um papel fundamental na transformação de materiais orgânicos, tornando-os mais lábeis. Uma vez que consomem resíduos de plantas, restos de outros microartrópodes e microrganismos da superfície, suas excreções liberam compostos mais lábeis. Sendo assim, estes compostos são aproveitados pela microbiota e microfauna, estimulando seu crescimento, ou pelos outros GF de colêmbolos (Sjursen e Holmstrup, 2004; Larsen et al., 2007).

Colêmbolos euedáficos vivem no interior do solo e tendem a ter maior restrição alimentar, em função de seu menor tamanho e mobilidade no solo. Geralmente estes organismos se alimentam dos microrganismos, nematoides e protozoários que há no seu entorno e também das excreções de organismos maiores (Huhta et al., 1998; de Vries et al., 2013). Em adição, a movimentação dos euedáficos dentro do solo pode favorecer a mistura do solo com o material organismo e microrganismos, a microaeração e redistribui os nutrientes. Todos os fatores combinados favorecem a atividade microbiana do solo, que neste estudo, pode ter sido mais importante para o estímulo da atividade microbiana se comparado ao tratamento Ep. A estratégia de vida dos colêmbolos hemiedáficas não é tão específica quanto à dos epiedáficos e euedáficos, pois têm características “transicionais” entre os dois GF. Ora se assemelham aos epiedáficos, vivendo num estrato um pouco inferior a eles, ora se assemelham aos euedáficos, vivendo em um estrato um pouco superior. No entanto, estes organismos tendem a se movimentar verticalmente no solo, indo até a superfície na busca de alimento e incorporando-o no interior do solo. Esta característica pode justificar os maiores níveis de evolução do CO<sub>2</sub> nos tratamentos Ep+He, He+Eu e Ep+He+Eu.

### 5.4.3. Efeito do grupo funcional dos colêmbolos sobre a atividade da $\beta$ -glucosidase e hidrólise da FDA

A enzima  $\beta$ -glucosidase e as enzimas que hidrolisam a FDA são relacionadas com a atividade de microrganismos heterotróficos do solo e com a ciclagem de C e N (Schnurer e Rosswall, 1982; Gaspar et al., 2001; Turner et al., 2002). Porém, diferente do esperado, elas não tiveram o mesmo comportamento observado evolução de  $\text{CO}_2$  aos 60 dias. Mesmo que os três índices estejam relacionados com a atividade heterotrófica do solo, sugerimos que a  $\beta$ -glucosidase e as enzimas que hidrolisam a FDA são respostas da atividade de comunidades microbianas distintas.

A liberação de  $\text{CO}_2$  é resposta da degradação global de todos os microrganismos heterotróficos do solo, é mais liberado por bactérias e são positivamente afetadas pela labilidade dos compostos de C e N (Anderson e Domsch, 1978b; Henriksen e Breland, 1999). Ao passo que a  $\beta$ -glucosidase está envolvida na degradação final da celulose (converte celobiose em duas glicoses), sendo produzida principalmente por fungos do grupo Mucorales, como *Actinomucor ssp.* e *Mortierella ssp.* (Hayano e Tubaki, 1985) e a hidrólise da FDA é ligada com a degradação de proteínas (protease), ésteres (esterases) e lipídios (lípsases), sendo estas mais produzidas em solos onde a comunidade fúngica é mais diversificada (Gaspar et al., 2001; LeBauer, 2010; Baćmaga et al., 2014). Como ambas as enzimas se correlacionaram positivamente ( $R = 0,52$ ;  $p = 0,0104$ ), sugerimos que a hidrólise da FDA é, em partes, dependente dos produtos da degradação da celulose, o que nos possibilita a discussão de ambos os processos conjuntamente.

Exceto o tratamento He+Eu, a presença e a diversidade de colêmbolos afetou negativamente a produção da  $\beta$ -glucosidase em relação ao controle. Provavelmente a menor atividade desta enzima deve-se a redução do substrato decorrente do consumo de material orgânico vegetal pelos colêmbolos (Hanlon e Anderson, 1979; Berg et al., 2004; Chahartaghi et al., 2005) e menor estímulo dos fungos Mucorales (Bengtsson et al., 1991). Segundo Bengtsson e Rundgren (1983), em testes de interação entre o fungo *M. isabellina* e o colêmbolo euedáfico *Onychiurus armatus*, atividade deste fungo é estimulada quando o colêmbolos está presente no solo, possivelmente

pelo consumo de hifas senescentes. Por outro lado, Bengston et. al. (1991) constataram que *M. isabellina* não é preferência alimentar deste colêmbolo, mais sim fungos do gênero *Verticillium* e *Bulbilosum*.

Quando analisamos somente os tratamentos com um e dois GF, notamos que a  $\beta$ -glucosidase é estimulada pela presença de espécies hemiedáficas. Possivelmente colêmbolos hemiedáficos se alimentam de fungos que produzem  $\beta$ -glucosidase, estimulando seu crescimento e atividade no solo consumindo suas hifas. Bengtsson et al. (1991) também mostrou que *M. isabellina* libera duas vezes mais odores quando esta em crescimento no solo e, sugerimos que os colêmbolos hemiedáficos sejam capazes de perceber os metabolitos liberados por este grupo de fungos. Contudo, este efeito não observado no tratamento com todos os GF, pois possivelmente a população de hemiedáficos é inferior se comparado ao Ep+He e He+Eu.

#### **5.4.4. Efeito dos grupos funcionais de colêmbolos sobre os teores de N no solo**

Em concordância com os resultados observados por Cragg et al. (2001) e Kaneda e Kaneko (2008), a presença e diversidade de colêmbolos afetou a mineralização do N no solo, pois houve um efeito significativo nos teores de nitrato e na atividade da uréase (Figura 5.4 e 5.5). Uma vez que observamos variação somente nos teores de nitrato, sugerimos que a microbiota relacionadas com a nitrificação do amônio foi estimulada, devido à presença de microssítios mais aerados formados pela movimentação dos colêmbolos dentro do solo, sobretudo pelos organismos euedáficos e hemiedáficos (Lussenhop, 1992).

Estudos anteriores têm destacado que a mineralização de N parece estar ligada com a estrutura da comunidade de microrganismos, com a idade do fungo e com as condições do substrato, que são afetadas pela presença de colêmbolos no solo (Cragg e Bardgett, 2001; Filser, 2002; Kaneda e Kaneko, 2011).

O efeito sobre a comunidade de microrganismos já foi bem discutido nos tópicos anteriores, pois devemos desconsiderar que a mineralização do C e N são fortemente relacionados entre si (Balota et al., 2004). Em adição a

isso, alguns autores têm destacado que os teores de N no solo aumentam com a presença de colêmbolos devido suas excreções que são ricas em N mineral (Verhoef et al., 1988; Sjurssen e Holmstrup, 2004; Larsen et al., 2007) e seu efeito predatório sobre nematoides em solos com alta densidade de colêmbolos (Huhta et al., 1998; Filser, 2002; Kaneda e Kaneko, 2008, 2011). Os trabalhos de Verhoef et al. (1988) e Verhoef e Brussaard (1990) constatou que colêmbolos com alta biomassa, p. ex. *Tomocerus minor*, excretam até 46% do N consumido via plantas, algas e fungos. Esta afirmação corrobora nossos resultados, mostrando que a presença dos colêmbolos epiedáficos incrementam os teores de nitrato no solo.

A atividade da uréase, que é uma enzima que catalisa a transformação do nitrogênio na forma de amina ( $\text{NH}_2$ ) para amônia ( $\text{NH}_3$ ) e dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ), é produzida principalmente por bactérias e leveduras do solo (Lloyd e Sheaffe, 1973), além de ser estimulada pela presença de material orgânico lábil (McCarty et al., 1992). Novamente, sabendo que o aumento da atividade microbiana resulta em um incremento de fontes de C e outros nutrientes mais lábeis no solo, p. ex. carbono orgânico dissolvido, podemos afirmar que houve um efeito indireto dos colêmbolos sobre a atividade da uréase observada neste estudo, pelo estímulo à atividade heterotrófica do solo anteriormente discutido. O trabalho de Cragg e Bardgett (2001) suporta esta nossa afirmação, pois mostraram que o teor de carbono orgânico dissolvido em microcosmos com colêmbolos em relação ao controle, sendo que a presença de uma espécie de colêmbolo (*Folsomia candida*) aumenta em 119%, de duas espécies (*F. candida* e *Pseudosinella Alba*) 89% e três espécies (*F. candida*, *P. Alba* e *Protaphorua armatus*) 69%.

## 5.5. Conclusão

A hipótese deste estudo foi que grupos funcionais de colêmbolos afetariam a comunidade microbiana do solo devido suas diferenças funcionais e que a combinação entre estes grupos refletiria em complementaridade funcional. Embora não tenha sido observada variação sobre o tamanho da comunidade microbiana do solo, as hipóteses desse estudo foram confirmadas.

1) Os processos funcionais relacionados com as mineralização do C e N no solo (atividade microbiana e atividades enzimáticas) são influenciados em função da presença e da diversidade de grupos funcionais de colêmbolos.

2) Ocorre complementaridade funcional entre os grupos funcionais, pois os tratamentos com combinação entre grupos funcionais tiveram padrões diferentes aos observados nos tratamentos com apenas um grupo funcional.

## 6. CONSIDERAÇÕES GERAIS

As abordagens taxonômica e funcional baseada em atributos utilizadas nos dois primeiros estudos mostraram que ambas respondem as variações dos fatores bióticos e abióticos do solo, sendo apropriada a integração de ambas as abordagens em estudos de comunidades edáficas e impactos relacionados a uso e manejo do solo. Entretanto, notou-se que as variações observadas entre os tratamentos foram diferentes entre índices taxonômicos e índices funcionais, em que o aumento da riqueza e da diversidade de espécies não é necessariamente relacionado com o aumento da diversidade funcional.

Além disso, os resultados dos dois primeiros estudos mostram que a ação de filtros ambientais (convergência de atributos funcionais) e interações biológicas (divergência de atributos funcionais) são mecanismos que afetam a estruturação e composição taxonômica e funcional das comunidades de colêmbolos ao longo de gradientes ecológicos. Porém, também foi mostrado que estes que a convergência e divergência de atributos funcionais varia em função dos fatores avaliados, pois observou-se que os atributos funcionais responderam diferentemente ao longo dos gradientes bióticos e abióticos. Por esta razão, quando se tem o interesse em avaliar comunidades por meio da descrição de atributos funcionais e sua relação com gradientes ecológicos, é crucial levarmos em conta quais são os atributos mais apropriados para descrever uma espécie e se estes atributos estão realmente relacionados como os fatores abióticos e bióticos que serão utilizados para caracterizar o gradiente.

Os baixos valores da convergência e divergência de atributos funcionais indicam que estes não são os únicos mecanismos que poderiam estar influenciando formação de comunidades ao longo dos gradientes estudados. Nesta pesquisa, não foi investigado o efeito das relações filogenéticas das espécies de colêmbolos na organização de comunidades, que associada com ação de filtros ambientais e interações biológicas, é considerado um fator essencial nas regras de montagem de comunidades.

No terceiro estudo foi realizado em condições de laboratório e teve como objetivo relacionar grupos funcionais de colêmbolos com processos

funcionais do solo. Mesmo que os trabalhos em campo mostrem que ocorrem alterações na composição e estrutura das comunidades de colêmbolos, os efeitos que estas alterações terão sobre processos funcionais do solo foi investigado em experimentos de manipulação da biodiversidade de colêmbolos. Observou-se que a presença de apenas um grupo funcional de colêmbolos no solo estimula os processos de mineralização de C e N, ao passo que quando há uma maior diversidade de grupos funcionais, estes estímulos são ainda maiores. Por meio destes resultados, pode-se concluir que existe complementaridade funcional entre as espécies de colêmbolos devido aos diferentes nichos ecológicos ocupados dentro solo. Além do mais, que estes resultados podem ser extrapolados para estudos de campos, auxiliando na interpretação dos efeitos causados sobre o funcionamento do solo de acordo com os padrões de composição e estrutura de comunidade de colêmbolos que podem ser encontrados.

## 7. LITERATURA CITADA

ABRANTES, E. A. et al. Synthesis of Brazilian Collembola: An update to the species list. **Zootaxa**, Auckland, v. 22, n. 2388, p. 1–22, 2010.

ABRANTES, E. ASSIS. **Fauna de isotomidae (Collembola: Entomobryomorpha)** em áreas de restinga da marambaia, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. [Rio de Janeiro]: Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2011.

ALTNER, H.; THIES, G. The postantennal organ: a specialized unicellular sensory input to the protocerebrum in apterygotan insects (Collembola). **Cell and Tissue Research**, [Heidelberg], v. 167, p. 97–110, 1976.

ALTNER, H.; THIES, G. Internal proprioceptive organs of the distal antennal segments in *Allacma fusca* (L.) (Collembola: Sminthuridae): Proprioceptors phylogenetically derived from sensillum-bound exteroceptors. **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, Oxford, v. 13, n. 5, p. 315–330, 1984.

ANDERSON, J. P.; DOMSCH, K. H. Measurement of bacterial and fungal contributions to respiration of selected agricultural and forest soils. **Canadian Journal of Microbiology**, Ottawa, v. 21, n. 3, p. 314–322, 1975.

ANDERSON, J. P. E. Soil Respiration. In: DINAUER, R. C.; GATES, K. E.; BUXTON, D. R. (Ed.). **Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties**. 2<sup>a</sup> ed. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, Inc. and Soil Science Society of America, Inc., 1982. p. 831–872.

ANDERSON, J. P. E.; DOMSCH, K. H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 10, p. 215–221, 1978a.

ANDERSON, J. P. E.; DOMSCH, K. H. Mineralization of bacteria and fungi in chloroform-fumigated soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 10, p. 207–213, 1978b.

ANDERSON, T.-H. Microbial eco-physiological indicators to assess soil quality. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, Amsterdam, v. 98, n. 1-3, p. 285–293, set. 2003.

AZAMBUJA FILHO, J. C. R. **Dinâmica vegetacional de campo nativo com históricos de manejo contrastantes, submetido a diferimento**. 2013. 99 p. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2013.

BACHELIER, G. **La faune des sols, son écologie et son action**. Paris: Orstom, 1978.

BAĆMAGA, M. et al. Response of Fungi,  $\beta$ -Glucosidase, and Arylsulfatase to

Soil Contamination by Alister Grande 190 OD , Fuego 500 SC , and Lumax 537.5 SE Herbicides. **Polish Journal of Environmental Studies**, Olsztyn, v. 23, n. 1, p. 19–25, 2014.

BAKONYI, G. Effects of *Folsomia candida* (Collembola) on the microbial biomass in a grassland soil. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 7, p. 138–141, 1989.

BAKONYI, G. et al. Density-dependent regulation of arbuscular mycorrhiza by collembola. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 34, p. 661–664, 2002.

BALOTA, E. L. et al. Long-term tillage and crop rotation effects on microbial biomass and C and N mineralization in a Brazilian Oxisol. **Soil and Tillage Research**, Amsterdam, v. 77, n. 2, p. 137–145, jun. 2004.

BARDGETT, R. D.; HOBBS, P. J.; FROSTEGARD, A. Changes in soil fungal : bacterial biomass ratios following reductions in the intensity of management of an upland grassland. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 22, p. 261–264, 1996.

BARRIOS, E. Soil biota, ecosystem services and land productivity. **Ecological Economics**, Amsterdam, v. 64, n. 2, p. 269–285, dez. 2007.

BASTIDA, F. et al. Past, present and future of soil quality indices: A biological perspective. **Geoderma**, Amsterdam, v. 147, n. 3-4, p. 159–171, out. 2008.

BEDANO, J. C.; DOMÍNGUEZ, A.; AROLFO, R. Assessment of soil biological degradation using mesofauna. **Soil and Tillage Research**, Amsterdam, v. 117, p. 55–60, dez. 2011.

BELLINGER, P. F.; CHRISTIANSEN, K. A.; JANSSENS, F. **Checklist of the Collembola of the World**. [2014]. Disponível em: <<http://www.collembola.org/>>. Acesso em: 1 jan. 2014.

BELLINI, B. C.; ZEPPELINI, D. First records of Collembola (*Ellipura*) from the State of Paraíba , Northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 48, p. 587–588, 2004.

BELNAP, J. Microbes and microfauna associated with biological soil crusts. In: BELNAP, J.; LANGE, O. L. (Ed.). **Biological soil crusts: structure, function, and management**. [Heidelberg]: Springer-Verlag Berlin, 2001. 506 p.

BENGTSSON, G.; ERLANDSSON, A.; RUNDGREN, S. Fungal odour Attracts soil collembola. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 20, n. 1, p. 25–30, 1988.

BENGTSSON, G.; HEDLUND, K.; RUNDGREN, S. Selective odor perception in the soil collembola *Onychiurus armatus*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 17, n. 11, p. 2113–2125, 1991.

BENGTSSON, G.; RUNDGREN, S. Respiration and growth of a fungus,

Mortierella isabellina, in response to grazing by Onychiurus armatus (Collembola). **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 15, n. 4, p. 469–473, 1983.

BERG, M. P.; STOFFER, M.; VAN DEN HEUVEL, H. H. Feeding guilds in Collembola based on digestive enzymes. **Pedobiologia**, Jena, v. 48, p. 589–601, 2004.

BERGAMASCHI, H. et al. **Boletins agrometeorológicos da estação experimental agrônômica da UFRGS: 1970-2012**. Porto Alegre: UFRGS, 2013. 1 CD-ROM

BEYLICH, A. et al. Evaluation of soil compaction effects on soil biota and soil biological processes in soils. **Soil and Tillage Research**, Amsterdam, v. 109, n. 2, p. 133–143, ago. 2010.

BITZER, R. J. et al. Biodiversity and Community Structure of Epedaphic and Euedaphic Springtails (Collembola) in Transgenic Rootworm Bt Corn. **Environmental entomology**, Lanham, v. 34, n. 5, p. 1346–1376, 2005.

BOTTA-DUKÁT, Z. Rao' s quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 16, p. 533–540, 2005.

BUNDY, L. G.; MEISINGER, J. J. Nitrogen Availability Indices. In: WEAVER, R. W. (Ed.). **Methods of soil analysis**. Part 2. Microbiological and biochemical properties. Madison, Wisconsin: Soil Science Society of America, 1994. p. 951–984.

BUSE, T.; FILSER, J. Mucilaginous seeds and algal diets attract soil Collembola in preference tests. **European Journal of Soil Biology**, Paris, v. 65, p. 1–6, 2014.

CARLUCCI, M. B. et al. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 23, p. 176–186, 2012.

CHAHARTAGHI, M. et al. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 37, p. 1718–1725, 2005.

CHAMBERLAIN, P. et al. Translocation of surface litter carbon into soil by Collembola. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 38, n. 9, p. 2655–2664, set. 2006a.

CHAMBERLAIN, P. M. et al. Fatty acid composition and change in Collembola fed differing diets: Identification of trophic biomarkers. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 37, p. 1608–1624, 2005.

CHAMBERLAIN, P. M. et al. Collembolan trophic preferences determined using fatty acid distributions and compound-specific stable carbon isotope values. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 38, n. 6, p. 1275–1281, jun.

2006b.

CHAUVAT, M. et al. Changes in soil faunal assemblages during conversion from pure to mixed forest stands. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 262, n. 3, p. 317–324, 2011.

CHAUVAT, M.; PEREZ, G.; PONGE, J.-F. Foraging patterns of soil springtails are impacted by food resources. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 82, p. 72–77, out. 2014.

CHAUVAT, M.; WOLTERS, V. Response of soil biota to manipulation of collembolan biomass. **European Journal of Soil Biology**, Paris, v. 60, p. 53–57, jan. 2014.

CHAUVAT, M.; ZAITSEV, A. S.; WOLTERS, V. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. **Oecologia**, Heidelberg, v. 137, p. 2003, 2003.

CHEN, X. et al. Contributions of soil micro-fauna (protozoa and nematodes) to rhizosphere ecological functions. **Acta Ecologica Sinica**, Beijing, v. 27, n. 8, p. 3132–3143, 2007.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 9, n. 3, p. 93–103, 2009.

CLARK, C. M. et al. Testing the link between functional diversity and ecosystem functioning in a Minnesota grassland experiment. **PloS one**, San Francisco, v. 7, n. 12, p. e52821, jan. 2012.

CLARKE, K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. **Australian Journal of Ecology**, Victoria, v. 18, n. 1988, p. 117–143, 1993.

COLE, L. et al. The abundance, richness and functional role of soil meso- and macrofauna in temperate grassland—A case study. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 33, n. 2, p. 186–198, set. 2006.

COLEMAN, D. C. From peds to paradoxes: Linkages between soil biota and their influences on ecological processes. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 40, n. 2, p. 271–289, fev. 2008.

COLEMAN, D. C.; WHITMAN, W. B. Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil systems. **Pedobiologia**, Jena, v. 49, n. 6, p. 479–497, nov. 2005.

CONTE, O. et al. Densidade, agregação e frações de carbono de um argissolo sob pastagem natural submetida a níveis de ofertas de forragem por longo tempo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 35, n. 1, p. 579–587, 2011.

CRAGG, R. G.; BARDGETT, R. D. How changes in soil faunal diversity and

composition within a trophic group influence decomposition processes. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 33, n. 15, p. 2073–2081, 2001.

CRAWFORD, J. W. et al. Towards an evolutionary ecology of life in soil. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 20, n. 2, p. 81–7, mar. 2005.

DAHMS, H. et al. Contrasting diversity patterns of epigeic arthropods between grasslands of high and low agronomic potential. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v. 11, n. 1, p. 6–14, 2010.

DE BELLO, F. et al. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 20, p. 475–486, 2009.

DE BELLO, F. et al. The partitioning of diversity: Showing Theseus a way out of the labyrinth. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 21, n. 5, p. 992–1000, 2010.

DE BELLO, F. The quest for trait convergence and divergence in community assembly: are null-models the magic wand? **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 21, n. 3, p. 312–317, 26 mar. 2012.

DE VRIES, F. T. et al. Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 110, n. 35, p. 14296–301, 2013.

DECAËNS, T. Macroecological patterns in soil communities. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 19, n. 3, p. 287–302, 8 maio 2010.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 16, n. 11, p. 646–655, 2001.

DIEKÖTTER, T. et al. Landscape and management effects on structure and function of soil arthropod communities in winter wheat. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, Amsterdam, v. 137, n. 1-2, p. 108–112, 2010.

DJAJAKIRANA, G.; JOERGENSEN, R. G.; MEYER, B. Ergosterol and microbial biomass relationship in soil. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 22, n. 4, p. 299–304, 1996.

DOMBOS, M. Collembola of loess grassland: effects of grazing and landscape on community composition. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 33, p. 2037–2045, 2001.

DUKES, J. S. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. **Oecologia**, Heidelberg, v. 126, n. 4, p. 563–568, 2001.

EISENHAEUER, N. et al. Impacts of earthworms and arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus intraradices*) on plant performance are not interrelated. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 41, n. 3, p. 561–567, mar. 2009.

EISENHAUER, N.; SABAI, A. C. W.; SCHEU, S. Collembola species composition and diversity effects on ecosystem functioning vary with plant functional group identity. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 43, n. 8, p. 1697–1704, ago. 2011.

EIVAZI, F.; TABATABAI, M. A. Glucosidases and galactosidases in soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 20, n. 5, p. 601–606, 1988.

EMBRAPA - EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Manual de métodos de análise de solos**. 2<sup>a</sup> ed. Rio de Janeiro: EMBRAPA-CNPS, 1997. (Documentos, 1)

EMMERLING, C. et al. Functional diversity of soil organisms ± a review of recent research activities in Germany. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, Weinheim, v. 165, p. 408–420, 2002.

ENDLWEBER, K.; RUESS, L.; SCHEU, S. Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 41, n. 6, p. 1151–1154, 2009.

FILSER, J. The role of collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. **Pedobiologia**, Jena, v. 245, n. 46, p. 234–245, 2002.

FONSECA, C. R.; GANADE, G. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 89, p. 118–125, 2001.

FOREY, E.; COULIBALY, S. F. M.; CHAUVAT, M. Flowering phenology of a herbaceous species (*Poa annua*) is regulated by soil Collembola. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 90, p. 30–33, 2015.

FOX, G. L. et al. Phototactic responses to ultraviolet and white light in various species of Collembola, including the eyeless species, *Folsomia candida*. **Journal of Insect Science (Online)**, v. 7, n. 22, p. 1–12, 2007.

FRAMPTON, G. K.; VAN DEN BRINK, P. J.; GOULD, P. J. L. Effects of spring drought and irrigation on farmland arthropods in southern Britain. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 37, n. 5, p. 865–883, 2000.

FRANCHINI, J. et al. Microbiological parameters as indicators of soil quality under various soil management and crop rotation systems in southern Brazil. **Soil and Tillage Research**, Amsterdam, v. 92, n. 1-2, p. 18–29, jan. 2007.

FRANZLUEBBERS, A. J. et al. Climatic influences on active fractions of soil organic matter. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 33, p. 1103–1111, 2001.

GASPAR, M. L. et al. Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of fungal biomass in soil. **Current microbiology**, New York, v. 42, n. 5, p. 339–44, 2001.

GIRACCA, E. M. N. et al. Levantamento da meso e macrofauna do solo na microbacia do arroio lino, Agudo/RS. **Revista Brasileira de Agrociência**,

Pelotas, v. 9, n. 3, p. 257–261, 2003.

GISIN, H. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. **Revue Suisse de Zoologie**, Geneve, v. 50, n. 1943, p. 131 – 224, 1943.

GONG, P.; GUAN, X.; WITTER, E. Short communication A rapid method to extract ergosterol from soil by physical disruption. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 17, p. 285–289, 2001.

GONZÁLEZ, G. et al. Soil ecological interactions: comparisons between tropical and subalpine forests. **Oecologia**, Heidelberg, v. 128, n. 4, p. 549–556, 1 ago. 2001.

GRANDY, A. S.; ROBERTSON, G. P. Land-Use Intensity Effects on Soil Organic Carbon Accumulation Rates and Mechanisms. **Ecosystems**, New York, v. 10, n. 1, p. 59–74, 17 abr. 2007.

GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 17, n. 2, p. 255, 2006.

HÅGVAR, S. Collembola in Norwegian coniferous forest soils. I. Relations to plant communities and soil fertility. **Pedobiologia**, Jena, v. 24, p. 255–296, 1982.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. .; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica [On-line]**, v. 4, n. 1, p. 9, 2001.

HANEY, R. L.; FRANZLUEBBERS, A. J. Soil CO<sub>2</sub> evolution: Response from arginine additions. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 42, n. 3, p. 324–327, jul. 2009.

HANLON, R. D. G.; ANDERSON, J. M. The Effects of Collembola Grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. **Oecologia**, Heidelberg, v. 38, p. 93–99, 1979.

HAROLD, S. et al. Mycelial responses of *Hypholoma fasciculare* to collembola grazing: effect of inoculum age, nutrient status and resource quality. **Mycological Research**, Cambridge, v. 109, n. 8, p. 927–935, ago. 2005.

HASSALL, M. et al. Soil fauna–microbe interactions: towards a conceptual framework for research. **European Journal of Soil Biology**, Paris, v. 42, p. S54–S60, 2006.

HAYANO, K.; TUBAKI, K. Origin and properties of  $\beta$ -Glucosidase activity of tomato-field soil. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 17, n. 4, p. 553–557, 1985.

HEDĚNEC, P. et al. Grazing preference and utilization of soil fungi by *Folsomia candida* (Isotomidae:Collembola). **European Journal of Soil Biology**, Paris, v.

55, p. 66–70, mar. 2013.

HENRIKSEN, T. M.; BRELAND, T. A. Nitrogen availability effects on carbon mineralization, fungal and bacterial growth, and enzyme activities during decomposition of wheat straw in soil. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 31, p. 1121–1134, 1999.

HERTZBERG, K. et al. The effects of spatial habitat configuration on recruitment, growth and population structure in arctic Collembola. **Oecologia**, Heidelberg, v. 124, n. 3, p. 381–390, 2000.

HILLIGSØE, H.; HOLMSTRUP, M. Effects of starvation and body mass on drought tolerance in the soil collembolan *Folsomia candida*. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 49, p. 99–104, 2003.

HÖGBERG, M. N.; CHEN, Y.; HÖGBERG, P. Gross nitrogen mineralisation and fungi-to-bacteria ratios are negatively correlated in boreal forests. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 44, n. 2, p. 363–366, 14 jun. 2007.

HOLLAND, E. A; COLEMAN, D. C. Litter placement effects on microbial and organic matter dynamics in an agroecosystem. **Ecology**, New York, v. 68, n. 2, p. 425–433, 1987.

HOOPER, D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological monographs**, Washington, v. 1, n. 75, p. 3–35, 2005.

HOPKIN, S. P. **Biology of the springtail (Insecta: Collembola)**. [Oxford]: Oxford University Press, 1997.

HOPKINS, D. W. et al. Carbon, nitrogen and temperature controls on microbial activity in soils from an Antarctic dry valley. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 38, n. 10, p. 3130–3140, out. 2006.

HUHTA, V.; SULKAVA, P.; VIBERG, K. Interactions between enchytraeid (*Cognettia sphagnetorum*), microarthropod and nematode populations in forest soil at different moistures. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 9, n. 1-3, p. 53–58, 1998.

ILLIG, J. et al. Density and community structure of soil- and bark-dwelling microarthropods along an altitudinal gradient in a tropical montane rainforest. **Experimental & applied acarology**, Amsterdam, v. 52, n. 1, p. 49–62, set. 2010.

ISBELL, F. et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. **Nature**, London, v. 526, n. 7574, p. 574–577, 22 out. 2015.

IUSS Working Group WRB. **World reference base for soil resources 2006**. Rome: FAO, 2006. (World Soil Resources Reports No. 103)

JACOT, A. P. The fauna of the soil. **Quarterly Review of Biology**, Chicago, v. 15, n. 1, p. 28–58, 1940.

JARNADOTTIR, B. R. B. et al. Springtail (Collembola) populations in hayfields and pastures in northern Iceland. **Oikos**, Copenhagen, v. 235, n. 3, p. 195–202, 2004.

JOERGENSEN, R. G.; WICHERN, F. Quantitative assessment of the fungal contribution to microbial tissue in soil. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 40, n. 12, p. 2977–2991, 2008.

JONAS, J. L. et al. Consumption of mycorrhizal and saprophytic fungi by Collembola in grassland soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 39, p. 2594–2602, 2007.

JONER, F. et al. Functional redundancy in a clipping experiment on grassland plant communities. **Oikos**, Copenhagen, v. 120, n. 9, p. 1420–1426, 14 set. 2011.

JORGENSEN, H. B.; ELMHOLT, S.; PETERSEN, H. Collembolan dietary specialisation on soil grown fungi. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 39, n. 1, p. 9–15, 1 nov. 2003.

JØRGENSEN, H. B.; HEDLUND, K.; AXELSEN, J. A. Life-history traits of soil collembolans in relation to food quality. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 38, p. 146–151, 2008.

JUCEVICA, E.; MELECIS, V. Global warming affect Collembola community: A long-term study. **Pedobiologia**, Jena, v. 50, n. 2, p. 177–184, 2006.

KÆRSGAARD, C. W. et al. The importance of cuticular permeability, osmolyte production and body size for the desiccation resistance of nine species of Collembola. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 50, p. 5–15, 2004.

KAMPICHLER, C. et al. Collembolan grazing affects the growth strategy of the cord-forming fungus *Hypholoma fasciculare*. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 36, n. 4, p. 591–599, abr. 2004.

KANDELER, E. et al. Effects of mesofauna in a spruce forest on soil microbial communities and N cycling in field mesocosms. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 31, p. 1783–1792, 1999.

KANDELER, E.; GERBER, H. Short-term assay of soil urease activity using colorimetric determination of ammonium. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 6, n. 1, p. 68–72, 1988.

KANEDA, S.; KANEKO, N. The feeding preference of a collembolan (*Folsomia candida* Willem) on ectomycorrhiza (*Pisolithus tinctorius* (Pers.)) varies with mycelial growth condition and vitality. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 27, p. 1–5, 2004.

KANEDA, S.; KANEKO, N. Collembolans feeding on soil affect carbon and nitrogen mineralization by their influence on microbial and nematode activities. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 44, p. 435–442, 2008.

KANEDA, S.; KANEKO, N. Influence of Collembola on nitrogen mineralization varies with soil moisture content. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 57, n. October 2014, p. 40–49, 2011.

KANEKO, N.; MCLEAN, M. A.; PARKINSON, D. Do mites and Collembola affect pine litter fungal biomass and microbial respiration? **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 9, n. 1–3, p. pp. 209–213, 1998.

KASCHUK, G.; ALBERTON, O.; HUNGRIA, M. Quantifying effects of different agricultural land uses on soil microbial biomass and activity in Brazilian biomes: inferences to improve soil quality. **Plant and Soil**, The Hague, v. 338, n. 1-2, p. 467–481, 14 set. 2010.

KE, X.; WINTER, K.; FILSER, J. Effects of soil mesofauna and farming management on decomposition of clover litter: a microcosm experiment. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 37, n. 4, p. 731–738, abr. 2005.

KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 3, n. 2, p. 157–164, 1992.

KEMMITT, S. J. et al. Mineralization of native soil organic matter is not regulated by the size, activity or composition of the soil microbial biomass—a new perspective. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 40, n. 1, p. 61–73, jan. 2008.

KOEHLER, H. Secondary succession of soil mesofauna : A thirteen year study. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 9, p. 81–86, 1998.

LARSEN, J. et al. Population performance of collembolans feeding on soil fungi from different ecological niches. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 40, p. 360–369, 2008.

LARSEN, T. et al. Properties of anaerobically digested and composted municipal solid waste assessed by linking soil mesofauna dynamics and nitrogen modelling. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 44, n. 1, p. 59–68, 2007.

LARSEN, T.; SCHJØNNING, P.; AXELSEN, J. The impact of soil compaction on euedaphic Collembola. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 26, n. 3, p. 273–281, 2004.

LAVELLE, P. Diversity of Soil Fauna and Ecosystem Function. **Biology International**, Paris, v. 33, p. 3–16, 1996.

LAVELLE, P. Functional domains in soils. **Ecological Research**, Tsukuba, v. 17, p. 441–456, 2002.

LAVELLE, P. et al. Soil invertebrates and ecosystem services. **European Journal of Soil Biology**, Paris, v. 42, p. S3–S15, nov. 2006.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and

ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, Oxford, v. 16, p. 545–556, 2002.

LEBAUER, D. S. Litter degradation rate and  $\beta$ -glucosidase activity increase with fungal diversity. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 40, n. 6, p. 1076–1085, 2010.

LEGENDRE, P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v.23, n.11, p.1324-1334, 2014.

LEIBOLD, M. A. et al. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, Oxford, v. 7, p. 601–613, 2004.

LENOIR, L. et al. Bottom–up or top–down control in forest soil microcosms? Effects of soil fauna on fungal biomass and C/N mineralisation. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 43, n. 3, p. 281–294, 26 abr. 2006.

LEPS, J. et al. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical consideration matter. **Preslia**, Munchen, v. 78, n. 4, p. 481–501, 2006.

LI, Q.; LEE ALLEN, H.; WOLLUM, A. G. Microbial biomass and bacterial functional diversity in forest soils: effects of organic matter removal, compaction, and vegetation control. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 36, n. 4, p. 571–579, abr. 2004.

LIANG, B. C. et al. Carbon mineralization in soils of different textures as affected by water-soluble organic carbon extracted from composted dairy manure. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 21, p. 10–16, 1996.

LIIRI, M. et al. History of land-use intensity can modify the relationship between functional complexity of the soil fauna and soil ecosystem services – A microcosm study. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 55, p. 53–61, abr. 2012.

LLOYD, A. B.; SHEAFFE, M. J. Urease activity in soils. **Plant and Soil**, The Hague, v. 39, n. 1, p. 71–80, 1973.

LORANGER-MERCIRIS, G. et al. Soil fauna abundance and diversity in a secondary semi-evergreen forest in Guadeloupe (Lesser Antilles): influence of soil type and dominant tree species. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 44, n. 2, p. 269–276, 21 abr. 2007.

LOREAU, M. et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. **Science**, New York, v. 294, n. 5543, p. 804–8, 2001.

LUSSENHOP, J. **Mechanisms of Microarthropod-Microbial Interactions in Soil**. London: Elsevier, 1992. v. 23

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. **The American Naturalist**, Chicago, v. 101,

n. 921, p. 377, 1967.

MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. Oxford: Blackwell, 2004.

MAKKONEN, M. et al. Traits explain the responses of a sub-arctic Collembola community to climate manipulation. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 43, n. 2, p. 377–384, fev. 2011.

MALMSTRÖM, A. Life-history traits predict recovery patterns in Collembola species after fire: a 10 year study. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 56, p. 35–42, maio 2012.

MARASCHIN, G. E. et al. Native pasture, forage on offer and animal response In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 18., 1997, Winnipeg, Manitoba. **Proceedings**. Winnipeg, Manitoba, 1997.

MARTINS DA SILVA, P. et al. Traits of collembolan life-form indicate land use types and soil properties across an European transect. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 97, p. 69–77, 2016.

MASON, N. W. H. et al. Functional richness , functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity. **Oikos**, Copenhagen, v. 111, p. 112–118, 2005.

MCCARTY, G. W.; SHOGREN, D. R.; BREMNER, J. M. Regulation of urease production in soil by microbial assimilation of nitrogen. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 12, n. 4, p. 261–264, 1992.

MCGILL, B. J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 21, n. 4, p. 178–185, 2006.

MILCU, A.; MANNING, P. All size classes of soil fauna and litter quality control the acceleration of litter decay in its home environment. **Oikos**, Copenhagen, v. 120, n. 9, p. 1366–1370, 25 set. 2011.

MILLEMIUM ECOSYSTEMS ASSESSMENT. A. **Ecosystems and Human Well-being: biodiversity synthesis**. Washington DC, US: World Resources Institute, c2005.

MOREIRA, F. M. S. et al. O ecossistema solo. In: MOREIRA, F. M. S. et al. (Ed.). **O ecossistema solo**. Lavras: Editora UFLA, 2013. p. 15–30.

MORETTI, M. et al. Taxonomical vs. functional responses of bee communities to fire in two contrasting climatic regions. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 78, p. 98–108, 2009.

MORETTI, M.; LEGG, C. Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. **Ecography**, Oxford, v. 32, n. 2, p. 299–309, 2009.

MOSIER, A. R. Soil processes and global change. **Biology and Fertility of Soils**, Heidelberg, v. 27, n. 3, p. 221–229, 30 jul. 1998.

MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, Oxford, v. 24, n. 4, p. 867–876, 15 mar. 2010.

MOUILLOT, D. et al. Functional regularity: A neglected aspect of functional diversity. **Oecologia**, Heidelberg, v. 142, p. 353–359, 2005.

MÜLLER, S. C. et al. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 189, n. 1, p. 1–14, 2007.

NABINGER, C.; MORAES, A.; MARASCHIN, G. E. Campos in Southern Brazil. In: **GRASSLAND Ecophysiology and Grazing Ecology**. Wellingford: Cabi, 2000. p. 355–376

NGOSONG, C. et al. Tracking Collembola feeding strategies by the natural  $^{13}\text{C}$  signal of fatty acids in an arable soil with different fertilizer regimes. **Pedobiologia**, Jena, v. 54, n. 4, p. 225–233, jul. 2011.

NGOSONG, C.; GABRIEL, E.; RUESS, L. Collembola grazing on arbuscular mycorrhiza fungi modulates nutrient allocation in plants. **Pedobiologia**, Jena, v. 57, n. 3, p. 171–179, maio 2014.

ODUM, E. P. **Fundamentals of Ecology**. 5th. ed. Philadelphia: W. B: Saunders Company, 1953.

OVERBECK, G. E. et al. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Zurich, v. 9, n. 2, p. 101–116, 2007.

PACALA, S. W.; TILMAN, D. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. **American Naturalist**, Chicago, v. 143, n. 2, p. 222–257, 1994.

PEREZ, G. et al. Response of collembolan assemblages to plant species successional gradient. **Pedobiologia**, Jena, v. 56, n. 4-6, p. 169–177, jul. 2013a.

PEREZ, G. et al. Home-Field Advantage: A matter of interaction between litter biochemistry and decomposer biota. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 67, p. 245–254, dez. 2013b.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, Oxford, v. 5, n. 3, p. 402–411, maio 2002.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology letters**, Oxford, v. 9, n. 6, p. 741–58, jun. 2006.

PETCHEY, O. L.; HECTOR, A.; GASTON, K. J. How do different measures of functional diversity perform? **Ecology**, New York, v. 85, n. 3, p. 847–857, 2004.

PETERSEN, H. General aspects of collembolan ecology at the turn of the

millennium. **Pedobiologia**, Jena, v. 46, p. 246–260, 2002.

PETERSEN, H.; JUCEVICA, E.; GJELSTRUP, P. Long-term changes in collembolan communities in grazed and non-grazed abandoned arable fields in Denmark. **Pedobiologia**, Jena, v. 48, n. 5-6, p. 559–573, 2004.

PEY, B. et al. Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v. 15, n. 3, p. 194–206, 2014a.

PEY, B. et al. A thesaurus for soil invertebrate trait-based approaches. **PloS one**, San Francisco, v. 9, n. 10, p. 1–5, 2014b.

PILLAR, V. D. On the identification of optimal plant functional types. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 10, n. 5, p. 631–640, 24 out. 1999.

PILLAR, V. D. et al. Discriminating trait convergence and trait divergence assembly patterns in ecological community gradients. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 20, p. 334–348, 2009.

PILLAR, V. D. et al. Functional redundancy and stability in plant communities. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 24, n. 5, p. 963–974, 9 set. 2013.

PILLAR, V. D. **SynCSA**. Disponível em: <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/SYNCSA.html>>. Acesso em: 2015.

PILLAR, V. D.; DUARTE, L. D. S. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. **Ecology letters**, Oxford, v. 13, n. 5, p. 587–96, maio 2010.

PILLAR, V. D.; SOSINSKI, E. E. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 14, p. 323–332, 2003.

PILLAR, V. D.; TORNQUIST, C. G.; BAYER, C. The southern Brazilian grassland biome: soil carbon stocks, fluxes of greenhouse gases and some options for mitigation. **Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia**, v. 72, n. 3 Suppl, p. 673–81, ago. 2012.

PODGAISKI, L. R. et al. Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian grasslands. **PloS one**, San Francisco, v. 8, n. 3, p. e60207, jan. 2013.

PODGAISKI, L. R.; MENDONÇA, M. D. S.; PILLAR, V. D. O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: O que, como e por quê? **Oecologia Australis**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 4, p. 835–853, 2011.

PONGE, J. et al. Decreased biodiversity in soil springtail communities: the importance of dispersal and landuse history in heterogeneous landscapes. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 38, n. 5, p. 1158–1161, maio 2006.

PONGE, J. F. et al. Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 35, p. 813–826,

2003.

PONGE, J. F. The soil as an ecosystem. **Biology and Fertility of Soils**, v.51, n.6, p.645-648, 2015.

PYSEK, P. et al. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment. **Global Change Biology**, Oxford, v. 18, n. 5, p. 1725–1737, 2012.

QUERNER, P.; BRUCKNER, A. Combining pitfall traps and soil samples to collect Collembola for site scale biodiversity assessments. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 45, n. 3, p. 293–297, 2010.

RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, Oxford, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, 2009.

RICHARD, B. **Règles d'assemblage des communautés d'Oligochètes terrestres et relations avec les microorganismes du sol**. [Mont-Saint-Aignan]: Université de Rouen, 2012.

RICOTTA, C.; BURRASCANO, S. Beta diversity for functional ecology. **Preslia**, Munchen, v. 2008, p. 61–71, 2008.

ROS, M. et al. Hydrolase activities, microbial biomass and bacterial community in a soil after long-term amendment with different composts. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 38, n. 12, p. 3443–3452, 2006.

RUSEK, J. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 7, n. 9, p. 1207–1219, 1998.

RUSEK, J. Microhabitats of Collembola ( Insecta : Entognatha ) in beech. **European Journal of Soil Biology**, Paris, v. 37, p. 237–244, 2001.

RUSSELL, A. E. et al. Species , rotation , and life-form diversity effects on soil carbon in experimental tropical ecosystems. **Ecological Applications**, Tempe, v. 14, n. 1, p. 47–60, 2004.

SABATINI, M. A.; VENTURA, M.; INNOCENTI, G. Do Collembola affect the competitive relationships among soil-borne plant pathogenic fungi? **Pedobiologia**, Jena, v. 48, n. 5-6, p. 603–608, dez. 2004.

SALAMON, J.-A. et al. Effects of plant diversity on Collembola in an experimental grassland ecosystem. **Oikos**, Copenhagen, v. 106, n.1, p. 51–60, 2004.

SALMON, S. et al. Linking species , traits and habitat characteristics of Collembola at European scale. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 75, p. 73–85, 2014.

SALMON, S.; PONGE, J. F. Species traits and habitats in springtail communities: A regional scale study. **Pedobiologia**, Jena, v. 55, n. 6, p. 295–

301, nov. 2012.

SCHNURER, J.; ROSSWALL, T. Fluorescein Diacetate Hydrolysis as a Measure of Total Microbial Activity in Soil and Litter. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 43, n. 6, p. 1256–1261, 1982.

SCHRÖTER, D. et al. Trophic interactions in a changing world: modelling aboveground–belowground interactions. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v. 5, n. 6, p. 515–528, dez. 2004.

SECHI, V. et al. Collembola feeding habits and niche specialization in agricultural grasslands of different composition. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 74, p. 31–38, jul. 2014.

SHARMA, S. K. et al. Microbial community structure and diversity as indicators for evaluating soil quality. In: LICHTFOUSE, E. (Ed.). **Biodiversity, biofuels, agroflorestry and conservation agriculture: sustainable agriculture reviews**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2010. p. 317–358.

SILVA, E. E. DA; AZEBEDO, P. H. S. DE; DE-POLLI, H. Determinação do Carbono da biomassa microbiana do solo (BMS-C). Seropédica: Embrapa CNPAB, 2007a. 6 p. (Comunicado técnico, 98)

SILVA, E. E. DA; AZEBEDO, P. H. S. DE; DE-POLLI, H. Determinação da respiração basal (RBS) e quociente metabólico do solo (qCO<sub>2</sub>). Seropédica: Embrapa CNPAB, 2007b. 4 p. (Comunicado técnico, 99)

SJURSEN, H.; HOLMSTRUP, M. Direct measurement of ammonium excretion in soil microarthropods. **Functional Ecology**, Oxford, v. 18, p. 612–615, 2004.

SOARES, A. B. et al. Produção animal e de forragem em pastagem nativa submetida a distintas ofertas de forragem. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 35, n. 5, p. 1148–1154, 2005.

SOUSA, J. P. et al. Effects of land-use on Collembola diversity patterns in a Mediterranean landscape. **Pedobiologia**, Jena, v. 48, n. 5-6, p. 609–622, dez. 2004.

SOUSA, J. P. et al. Changes in Collembola richness and diversity along a gradient of land-use intensity: A pan European study. **Pedobiologia**, Jena, v. 50, n. 2, p. 147–156, jun. 2006.

STAADEN, S. **The role of fungal secondary metabolites in Collembola — fungi interactions**. 2010. [122p.]. Ph.D. (Thesis) - Technischen Universität Darmstadt, 2010.

STAADEN, S. et al. Olfactory cues associated with fungal grazing intensity and secondary metabolite pathway modulate Collembola foraging behaviour. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 43, n. 7, p. 1411–1416, jul. 2011.

STRICKLAND, M. S.; ROUSK, J. Considering fungal : bacterial dominance in soils e Methods , controls , and ecosystem implications. **Soil Biology and**

**Biochemistry**, Elmsford, v. 42, n. 9, p. 1385–1395, 2010.

STUBBS, W. J.; WILSON, J. B. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 92, n. 4, p. 557–567, 2004.

SWIFT, M. J.; IZAC, A.-M. N.; VAN NOORDWIJK, M. Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes—are we asking the right questions? **Agriculture, Ecosystems & Environment**, Amsterdam, v. 104, n. 1, p. 113–134, set. 2004.

TAYLOR, A. R. et al. Impact of microarthropod biomass on the composition of the soil fauna community and ecosystem processes. **European Journal of Soil Biology**, Paris, v. 46, p. 80–86, 2010.

TORDOFF, G. M.; BODDY, L.; JONES, T. H. Species-specific impacts of collembola grazing on fungal foraging ecology. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 40, n. 2, p. 434–442, fev. 2008.

TSIAFOULI, M. A. et al. Responses of soil microarthropods to experimental short-term manipulations of soil moisture. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 29, n. 1, p. 17–26, 2005.

TURNER, B. L. et al.  $\beta$ -Glucosidase activity in pasture soils. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 20, n. 2, p. 157–162, 2002.

VAN ETTEN, J. L.; GOTTLIEB, D. Biochemical Changes During the Growth of Fungi: II. Ergosterol and Fatty Acids in *Penicillium atrovirens*. **Journal of bacteriology**, Washington, v. 89, n. 2, p. 409–414, 1965.

VANCE, E. D.; BROOKES, P. C.; JENKINSON, D. S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 19, n. 6, p. 703–707, 1987.

VANDEWALLE, M. et al. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 19, p. 2921–2947, 2010.

VARGA, J.; NAÁR, Z.; DOBOLYI, C. Selective feeding of collembolan species *Tomocerus longicornis* (Müll.) and *Orchesella cincta* (L.) on moss inhabiting fungi. **Pedobiologia**, Jena, v. 46, p. 526–538, 2002.

VELASCO-CASTRILLÓN, A. et al. Distribution and diversity of soil microfauna from East Antarctica: Assessing the link between biotic and abiotic factors. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 9, n. 1, 2014.

VERHOEF, H. A. The Role of Soil Microcosms in the Study of Ecosystem Processes. **Ecology**, New York, v. 77, n. 3, p. 685–690, 1996.

VERHOEF, H. A.; BRUSSAARD, L. Decomposition and Nitrogen Mineralization in Natural Agro-Ecosystems: The Contribution of Soil Animals. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 11, n. 3, p. 175–211, 1990.

VERHOEF, H. A.; PRAST, J. E.; VERWEIJ, R. A. Relative importance of fungi

and algae in the diet and nitrogen nutrition of *Orchesella cincta* (L.) and *Tomocerus minor* (Lubbock) (Collembola). **Functional Ecology**, Oxford, v. 2, n. 2, p. 195–201, 1988.

VERHOEF, H. A.; WITTEVEEN, J. Water balance in Collembola and its relation to habitat selection; cuticular water loss and water uptake. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 26, p. 201–208, 1980.

VEZZANI, F. M.; MIELNICZUK, J. Uma visão sobre qualidade do solo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 33, p. 743–755, 2009.

VILLÉGER, S. et al. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. **Ecological Applications**, Tempe, v. 20, n. 6, p. 1512–1522, 2010.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, New York, v. 89, n. 8, p. 2290–2301, 2008.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, Copenhagen, v. 116, p. 882–892, 2007.

VRIES, F. T. DE et al. Extensive Management Promotes Plant and Microbial Nitrogen Retention in Temperate Grassland. **PLoS one**, San Francisco, v. 7, n. 12, p. 1–12, 2012.

WALL, D. H.; ADAM, G.; PARSONS, A. N. Soil Biodiversity. In: CHAPIN, F. S.; SALA, O. E.; HUBER-SANNWALD, E. (Ed.). **Global biodiversity in a changing environment: Scenarios for the 21st.** [ New York]: Springer-Verlag New York, 2001. p. 378.

WANG, Q. et al. Response of organic carbon mineralization and microbial community to leaf litter and nutrient additions in subtropical forest soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 71, p. 13–20, 2014.

WARDLE, D. A. et al. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 38, p. 1052–1062, 2006.

WEBB, C. T. et al. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. **Ecology Letters**, Oxford, v. 13, n. 3, p. 267–283, 2010.

WHITMAN, D. W.; AGRAWAL, A. A. What is phenotypic plasticity and why is it important? In: WHITMAN, D. W.; ANANTHAKRISHNAN, T. N. (Ed.). **Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences.** Enfield, NH: Science Publishers, 2009. p. 1–63.

WIDENFALK, L. A. et al. Spatially structured environmental filtering of collembolan traits in late successional salt marsh vegetation. **Oecologia**, Heidelberg, v.179, n.2, p.537-549, 2015.

WIENS, J. J. Commentary on Losos (2008): Niche conservatism déjà vu. **Ecology Letters**, Oxford, v. 11, n. 10, p. 1004–1005, 2008.

WRIGHT, J. P. et al. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. **Ecology Letters**, Oxford, v. 9, n. 2, p. 111–120, 2006.

ZEPPELLINI, F.; BELLINI, B. C. **Introdução ao estudo dos Collembola**. João Pessoa: Universidade Federal da Paraíba, 2004.