

Decomposição fúngica de acículas em plantios de *Pinus*

Celso Garcia Auer⁽¹⁾, Angela Michelato Ghizelini⁽²⁾, Ida Chapaval Pimentel⁽³⁾

⁽¹⁾Embrapa Florestas, Estrada da Ribeira, Km 111, Caixa Postal 319, CEP 83411-000, Colombo-PR. E-mail: auer@cnpf.embrapa.br ⁽²⁾Universidade Federal do Paraná, Av. Lothário Meissner n.º 3400, CEP 80210-970, Curitiba-PR. E-mail: angiemighi@hotmail.com ⁽³⁾Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Departamento de Patologia Básica, Centro Politécnico, Caixa Postal, 19031, CEP 81531-990, Curitiba-PR. E-mail: ida@ufpr.br

Resumo - Uma revisão de literatura foi elaborada para discutir a decomposição fúngica de acículas de pínus e os impactos na produção florestal comercial sustentável. Aspectos como a decomposição da matéria orgânica e da serapilheira, a microbiota associada, e fatores que condicionam este processo são discutidos. A acícula é o principal componente dos resíduos de florestas de pínus e sua decomposição pelos fungos é importante para a ciclagem de nutrientes. Os nutrientes liberados para o solo pela decomposição incrementam a produtividade florestal, concorrendo para uma maior quantidade de biomassa vegetal e a fixação do carbono nas árvores.

Termos para indexação: Degradação biológica, fungo, pinheiro, serapilheira.

Fungal decomposition of needles in pine plantations

Abstract - A literature review was performed to discuss the fungal decomposition of needle pines and impacts on commercial forest production and sustainability. Aspects as organic matter and litter degradation, associated microbiota, and factors that condition this process are discussed. Needles are principal components of residues in pine forests and their decomposition by fungi is important to nutrient turnover. Nutrients released for soil by decomposition increases forest productivity which promotes more biomass production and fixation of carbon in trees.

Index terms: Biological degradation, conifer, fungus, litter.

Introdução

As atividades de reflorestamento com espécies do gênero *Pinus* no Brasil foram iniciadas na metade do século 20. Após vários insucessos com espécies européias, testes de campo mostraram maior potencial do uso de material advindo das florestas de pinheiros do sul dos Estados Unidos. Em 2000, 1,84 milhão de hectares eram ocupados por espécies de *Pinus* no Brasil, com 1,06 milhão na Região Sul (O SETOR..., 1998). Nessas áreas, a principal espécie plantada é *P. taeda*, e em menor escala *P. elliottii* var. *elliottii*. A madeira de tais espécies constitui-se em matéria-prima para a produção de celulose e papel, embalagens, aglomerados, mobiliário, compensados e chapas, dentre outros usos.

Essa área cobre uma variação muito grande de solos (REISSMANN; WISNIEWSKI, 2000) e climas, com conseqüentes diferenças de produtividade florestal (CARVALHO et al., 1999). Tais diferenças são devidas às relações entre fatores físicos, químicos e biológicos,

cuja interação é denominada de sítio, geralmente expressa pela altura dominante das árvores numa determinada idade, e desempenham papel preponderante na definição da qualidade do sítio (GONÇALVES et al.; 1990; CARVALHO et al., 1999). A ciclagem biológica e a retranslocação de nutrientes são participantes do estado nutricional apresentado pelas acículas de pínus, se bem que sua condição nutricional possa não ser a mais adequada para a planta (REISSMANN; WISNIEWSKI, 2000).

A matéria orgânica morta desempenha papel relevante na determinação da estrutura e função de um ecossistema, por sua atuação como fonte de energia para organismos heterotróficos e como reservatório de nutrientes para a ciclagem dentro de um sistema (SINGH; GUPTA, 1977).

A degradação da matéria orgânica é grandemente executada por decompositores primários, como bactérias e fungos, e a queda da taxa é influenciada por todos os fatores que afetam suas atividades. Em um bosque, as

folhas constituem a principal fonte de nutrientes para a vegetação, fauna e microrganismos. Os mais importantes fatores são a composição bioquímica e a estrutura física da matéria orgânica que determinam os limites da queda da taxa (TAYLOR et al., 1989), o ambiente físico-químico para decomposição (FOG, 1988; BERG; EKBOHM, 1993), e a competição e interações tróficas com outros microrganismos do solo (VERHOEF; BRUSSAARD, 1990; LUSSENHOP, 1992). Cerca de 80 % da degradação das folhas é realizada por microrganismos, sendo os fungos um dos principais agentes (JENSEN, 1974).

A serapilheira depositada na superfície do solo é constituída por quantidades significativas de nutrientes que, retornando ao solo pela decomposição, são absorvidos novamente pelas árvores. A decomposição sob as florestas decorre principalmente da atividade da mesofauna e dos microrganismos decompositores de matéria orgânica. A liberação dos nutrientes depende da velocidade de decomposição que, por sua vez, depende de outros fatores, como a composição da serapilheira, das condições ambientais e da qualidade do sítio (FERREIRA, 1993). Como exemplo, a camada de serapilheira em sítios de baixa qualidade é significativamente mais espessa, quando comparado com sítios mais produtivos (REISSMANN; WISNIEWSKI, 2000). A quantidade de serapilheira depositada sobre o solo correlaciona-se positivamente com a biomassa produzida pelos povoamentos florestais.

A incorporação da serapilheira no solo pode melhorar a sua fertilidade. No caso de coníferas, a decomposição da serapilheira incorporada ao solo é mais rápida do que aquela que permanece intacta sobre o solo (SALONIUS, 1983). Assim, a mineralização dos nutrientes pode melhorar a produtividade de sítios florestais, pela transformação da matéria orgânica depositada sobre os mesmos, melhorando o desenvolvimento das árvores jovens (JURGENSEN et al., 1986).

A produtividade de *P. taeda* e o período de rotação mais curto, quando comparado com as coníferas nativas, tornou essa espécie muito utilizada para a produção de fibras longas (WISNIEWSKI, 1989). Porém, esta situação de produção madeireira resultou em uma maior demanda de nutrientes a serem retirados do solo em um curto espaço de tempo, demandando uma grande quantidade e em formas prontamente disponíveis para as raízes.

Sabendo-se da dependência entre a produtividade do

sítio e a ciclagem de nutrientes (JORGENSEN et al., 1975; SWITZER; NELSON, 1972; MILLER, 1981; WISNIEWSKI, 1989) e da ciclagem de nutrientes com o processo de decomposição da serapilheira acumulada, o conhecimento da atuação dos microrganismos responsáveis pela decomposição é o caminho adequado para se obterem respostas sobre a produtividade e a demanda de nutrientes.

Segundo Ferreira (1993), vários estudos foram desenvolvidos com a ciclagem de nutrientes em povoamentos de pinus, mas poucos se concentraram na sucessão de populações fúngicas decompositoras da serapilheira durante o processo de decomposição. Tais informações tornam-se necessárias em vista da importância da possível atividade da microbiota na decomposição da serapilheira e mineralização de nutrientes para a planta, refletindo diretamente sobre a produtividade de florestas plantadas com pinus.

O objetivo dessa revisão foi o de apresentar a participação dos fungos durante o processo de decomposição de acículas de pinus e as possíveis conseqüências para a produtividade das florestas plantadas com essa conífera.

A decomposição da matéria orgânica de origem florestal

A manutenção da fertilidade da floresta foi apontada inicialmente por Coile (1937) como o resultado do retorno periódico dos nutrientes via serapilheira, a liberação dos mesmos e a posterior absorção pelas raízes, em decorrência da decomposição sobre o solo. Esse autor considerou importante que o retorno dos nutrientes já utilizados pela árvore garantiria o avanço do crescimento da floresta no mesmo sítio.

1. Os componentes da serapilheira

A biodegradação dos materiais lignocelulósicos é um evento importante no processo de ciclagem do carbono, devido à abundância desses materiais na maioria dos ecossistemas terrestres. Basicamente, são compostos de aproximadamente 50 % de celulose, 25 % de hemicelulose e 25 % de lignina (SARKANEN; LUDWIG, 1971).

A matéria orgânica vegetal é constituída de celulose, participando em proporção de 40 % a 60 % do lenho maduro, 10 % das folhas, 30 % a 40 % do caule e 90 %

das fibras de algodão. Outros compostos presentes são a hemicelulose (grupo diverso de polissacarídeos solúveis em álcalis intimamente associados à celulose) e as substâncias pécticas (polissacarídeos estruturais). A lignina é outro importante composto de carbono constituinte de plantas vasculares, participando com 15 % a 34 % da madeira (SIQUEIRA et al., 1994). Celulose, hemicelulose e lignina são os componentes mais importantes das folhas (50 % a 80 % da matéria seca), formando uma intrincada rede de fibras (TAUK, 1990).

A celulose é um dos componentes estruturais orgânicos mais importantes em tecidos vegetais e é o mais abundante composto orgânico da natureza incorporado ao solo, sendo o principal constituinte da parede celular da maioria das plantas terrestres, nas paredes dos vegetais, e inclusive de alguns fungos e cistos de protozoários (BAYER; LAMED, 1992). A hidrólise da celulose a unidades de glucose é realizada por enzimas extracelulares denominadas celulases. A atividade da celulase é considerada por HOVLAND (1981) como um indicador eficaz da atividade decompositora da serapilheira. Na natureza, os processos celulolíticos são as principais formas de liberação de carbono para o solo (LYNCH et al., 1981).

Existe uma grande variedade de microrganismos que sintetizam a enzima celulase, no entanto, somente alguns são considerados como verdadeiros celulolíticos (RUEGGER; TAUKE-TORNISIELO, 2004). A capacidade de utilizar celulose como fonte de carbono e energia é encontrada entre eubactérias, actinomicetos e fungos (COUGHLAN, 1985). Segundo Bisaria e Ghose (1981) e Coughlan (1985), os microrganismos celulolíticos são a principal fonte de celulases para usos industriais. Segundo esses autores, os gêneros de fungos mais utilizados são *Trichoderma*, *Sporotrichum*, *Penicillium*, *Schizophyllum*, *Fusarium*, *Aspergillus* e *Pleurotus*. Ainda, existem microrganismos que são conhecidos pela sua capacidade de degradar celulose e serem termofílicos como são os casos de *Chaetomium thermophile* var. *dissitum*, *Thermonospora curvata*, *Humicola* sp., *Thermoascus aurantiacus* e *Sporotrichum thermophile*.

Depois da celulose, a lignina é o segundo componente mais importante da folha, ocorrendo de forma mais concentrada nos tecidos especializados de condução (vasos) e de suporte, como é o caso das fibras (SARKANEN; LUDWIG, 1971). A lignina geralmente é encontrada, nos tecidos vegetais, entre a parede celular

e células adjacentes, desempenhando múltiplas funções que são essenciais para a vida da planta. Além disso, confere maior resistência aos tecidos, contra a invasão por microrganismos fitopatogênicos (SARKANEN; LUDWIG, 1971; ANDER; ERIKSON, 1978). Por ser um polímero constituído por unidades de fenilpropano com múltiplas ligações, necessita-se de um complexo de enzimas que atuem de forma sinérgica, para que sua degradação seja significativa (KIRK; CHANG, 1981; HAMMEL, 1997).

A presença dos polifenóis no material vegetal influencia a velocidade da decomposição da serapilheira. Os polifenóis constituem de 5 % a 15 % do peso da planta e muitos são liberados como taninos, que causam a precipitação de proteínas. Taninos, como os ácidos gálico e protocatenólico, afetam o processo de decomposição da matéria orgânica (MASON, 1980). Além disso, os tecidos vegetais freqüentemente possuem uma cutícula protetora constituída por gomas e ceras, e ainda compostos antimicrobianos que podem inibir a atividade de certas enzimas degradativas (TAUK, 1990).

O amido é outro composto comum da folha, constituindo-se em uma fonte de carbono facilmente degradável nas primeiras etapas da decomposição da folha e sua hidrólise é realizada por amilases.

Na decomposição natural de materiais lignocelulósicos, tanto fungos quanto bactérias desempenham um importante papel reduzindo estes materiais a compostos de baixo peso molecular. Os fungos são considerados os melhores degradadores, geralmente ocorrendo no solo e utilizando-se destes compostos como fonte de carbono e energia (KIRK; CHANG, 1981; CRAWFORD; CRAWFORD, 1984; DIONÍSIO, 1996). A atividade desses organismos depende do conteúdo de matéria orgânica no solo, que determina a ocorrência e sua distribuição (RUEGGER; TAUKE-TORNISIELO, 2004).

Os estudos da taxa de decomposição da serapilheira são muito importantes para compreender a maneira como um ecossistema florestal é sustentável. A decomposição controla a taxa de liberação de nutrientes e, conseqüentemente, a disponibilidade de nutrientes do solo às plantas. Em condições naturais, uma pequena proporção dos nutrientes necessários pelas plantas para a produção primária (N, P, S, Ca, Mg) origina-se das liberações dos minerais a partir do solo, sendo que a maior parte vem da mineralização do material orgânico depositado no solo, realizada por microrganismos (KURZ et al., 2000).

A taxa de decomposição da serapilheira determina também a taxa de acumulação (deposição) da matéria orgânica sobre o solo da floresta, bem como regula o reservatório de carbono no solo (KURZ et al., 2000). Produtos químicos aplicados em plantas, como os fungicidas, podem retardar o processo da decomposição da matéria orgânica, dando uma idéia da participação dos fungos nesse processo (STARK; HOLLEY, 1975).

No solo, inicialmente, ocorre uma rápida decomposição do material lábil e, posteriormente, num processo mais lento, dos materiais mais resistentes. Essa lentidão pode ocorrer devido ao mecanismo de absorção, à estabilização de metabólitos e à queda da taxa de biomassa no solo. Enfim, a biodegradação é um processo complexo e multifacetado, que envolve um grande número e diversidade de microrganismos do solo (TAUK, 1990).

2. O papel dos fungos

Os fungos fazem parte do Reino Fungi, constituído pela Divisão Eumycota, aos quais pertencem as Subdivisões Ascomycota, Basidiomycota, Chytridiomycota, Zycomycota e Deuteromycota, referidos como fungos verdadeiros (HAWKSWORTH et al., 1995). Segundo esses autores, as espécies conhecidas de fungos estão distribuídas em 525 gêneros, sendo estimado um número de aproximadamente 100 mil espécies, segundo diversos autores. Uma grande variedade de fungos atua na decomposição de material vegetal, a maioria deles está incluída na subdivisão Deuteromycota. No entanto, representantes das subdivisões Zygomycota, Ascomycota e Basidiomycota também são comuns, embora com menor frequência.

As populações, atividades e biomassa microbiana são influenciadas pelas propriedades físicas, químicas e biológicas do solo. São exemplos, as condições de pH do solo, a aeração, a temperatura e a disponibilidade de nutrientes orgânicos e inorgânicos (ALEXANDER, 1980).

Os fungos, por serem organismos heterotróficos, obtêm o carbono para a síntese celular a partir da matéria orgânica morta ou nutrindo-se como parasitas de hospedeiros vivos. Como saprófitas, decompõem resíduos complexos de plantas e animais, transformando-os em formas químicas mais simples, que retornam ao ambiente (PELCZAR et al., 1996). Segundo Garret (1965), citado por Pugh e Williams (1968), são reconhecidas entre as

características próprias dos fungos com alta habilidade saprofítica: a rápida taxa de crescimento, um eficiente sistema enzimático, a produção de antibióticos e a tolerância aos antibióticos produzidos por outros organismos.

Na biosfera, o solo é o habitat mais rico em fungos. Existem representantes de todos os grandes grupos, ocorrendo em densidades populacionais de 10^4 a 10^6 /g de solo, inferior ao das bactérias e dos actinomicetos, mas devido ao comprimento das hifas (10 m/g a 100 m/g de solo) e seu diâmetro (5 μ m a 10 μ m), podem contribuir com 0,5 t/ha a 5,0 t/ha de tecido vivo (ROITMAN et al., 1991; BRANDÃO, 1992). Alguns dos fungos presentes no solo são conhecidos como fitopatogênicos, sobrevivendo no solo como saprófitas, na ausência de hospedeiro (ROITMAN et al., 1991).

A principal função desses organismos no solo é a degradação da matéria orgânica, tendo um papel importante na degradação da celulose e lignina, gerando biomassa protéica ou mesmo servindo como alimento para outros organismos (ROITMAN et al., 1991). Existe uma grande diversidade de fungos encontrados no solo, mas os gêneros mais frequentemente isolados do solo são: *Mucor*, *Penicillium*, *Trichoderma* e *Aspergillus*, seguidos por *Rhizopus*, *Zygorhynchus*, *Fusarium*, *Cephalosporium* e *Verticillium* (ROITMAN et al., 1991).

A decomposição de material vegetal envolve pelo menos quatro grupos distintos de fungos: celulolíticos, hemicelulolíticos, pectinolíticos e ligninolíticos. Geralmente, a degradação de um substrato complexo, folhas, tecidos microbianos mortos ou exoesqueletos de insetos processa-se mais rapidamente na presença de uma comunidade microbiana do que na presença de uma única população (TAUK, 1990). Desse modo, no primeiro estágio de decomposição, a taxa de degradação está correlacionada com a colonização fúngica (SWIFT, 1984). A heterogeneidade temporal e espacial da decomposição da serapilheira foi sugerida como sendo resultado da diversidade da comunidade fúngica envolvida em estágios avançados de decomposição (SWIFT, 1984).

Os fungos estão aptos a se desenvolver na serapilheira desde que possuam sistemas enzimáticos adequados para tal substrato e desde que as condições climáticas sejam favoráveis. Desse modo, o que determina o papel de determinado fungo na decomposição da serapilheira é a sua habilidade em se desenvolver nesse substrato

(PUGH et al., 1972).

Os fungos saprófitos que crescem na superfície das folhas constituem um grupo especial de organismos, geralmente cosmopolitas (KAHLKI et al., 1986), caracterizados por alta tolerância ao estresse, aos distúrbios de origem externa e com diferentes graus de competência interespecífica (PUGH; BOODY, 1988 citados por VENEDIKIAN; GODEAS, 1996). Este grupo de fungos pode participar na indução de resistência de plantas a insetos e patógenos (DUBOS; BULIT, 1981) e na decomposição da folha (HUDSON, 1971, citado por VENEDIKIAN; GODEAS, 1996).

Segundo GARRET (1951), uma grande parte da capacidade degradativa de determinadas espécies fúngicas é determinada pela habilidade bioquímica intrínseca do fungo para explorar ou decompor um substrato, por meio das enzimas. Além disso, a natureza química do substrato abrange uma grande extensão de compostos orgânicos (açúcar, celulose, hemicelulose e lignina) que exercem profundos efeitos em baixas concentrações (SWIFT; HEAL, 1986, citados por SAVOIE; GOURBIÈRE, 1989) e que sofrerão modificações em sua estrutura química, ao longo do tempo. A composição da comunidade fúngica vai sendo alterada em resposta a essas mudanças, resultando em uma sucessão dos microrganismos decompositores dominantes (SWIFT; HEAL, 1986, citados por SAVOIE; GOURBIÈRE, 1989).

De acordo com Frankland (1998), uma sucessão de plantas e fungos pode ser definida como a mudança direcional da composição, abundância relativa e padrão estacional das espécies que compreendem as comunidades. À medida que as folhas são degradadas, as comunidades fúngicas sofrem mudanças sequenciais em sua composição e potencial de degradação, devido a alterações na disponibilidade de nutrientes, umidade, tensão de oxigênio e pH.

Sucessão geralmente é definida como mudanças de ordem progressiva, onde uma comunidade pioneira coloniza um substrato ou ecossistema particular e, com o tempo, culmina em uma comunidade clímax. Em contraste com a sucessão de comunidades de plantas que terminam em uma comunidade clímax, a sucessão de fungos sapróbios resulta na decomposição do substrato e não em uma comunidade clímax. A sucessão fúngica é facilitada quando as espécies de uma comunidade fúngica em particular alteram suficientemente o substrato para permitir que uma outra

espécie se estabeleça e forme uma comunidade subsequente (LUMLEY et al., 2001). Ou seja, conforme os materiais vegetais vão sendo decompostos por fungos, vão surgindo novos compostos orgânicos para que uma sucessão de grupos ecológicos (todos os organismos ou grupos de organismos) altere os componentes orgânicos até que a completa decomposição ocorra (GARRET, 1951; ALEXANDER, 1980).

Vários estudos analisaram a sucessão fúngica sobre folhas de espécies latifoliadas e coníferas em bosques temperados (WATSON et al., 1974; KUTER, 1986; FRANKLAND, 1998).

De Santo et al. (2002), estudando diversas espécies de *Pinus* e *Abies alba* na Itália, observaram, nos primeiros estágios de decomposição, a invasão de hifomicetos dematiáceos. *Cladosporium* e *Alternaria* sp. foram dominantes em *P. pinea* e *P. laricio*, e *Thysanophora penicilloides* em *A. alba*. Em *P. pinea* e *P. laricio*, os fungos dematiáceos foram acompanhados por *Lophodermium*, um ascomiceto e típico colonizador primário de acículas de pínus.

Poucos estudos foram desenvolvidos sobre a filosfera presente em acículas de pínus na América do Sul. Venedikian; Godeas (1996) e Venedikian et al. (2001) estudaram as populações fúngicas presentes na filosfera de *P. taeda* na Argentina, isolando 49 espécies, sendo que os seguintes gêneros *Pestalotiopsis*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Nigrospora*, *Epicoccum* e *Hormonema* foram os mais frequentes e considerados os mais importantes.

No Brasil, um estudo da decomposição inicial em acículas de *P. taeda* feito por Ghizelini (2005) revelou que durante a sucessão fúngica podem ser encontrados os gêneros *Trichoderma*, *Fusarium*, *Verticillium*, *Pestalotia*, *Mucor*, *Alternaria*, *Rhizoctonia*, *Acremonium*, *Penicillium*, *Epicoccum*, *Cladosporium*, *Colletotrichum* e *Gliocladium*.

3. Fatores condicionadores da decomposição

Para explicar a organização da comunidade fúngica do solo na decomposição da serapilheira, torna-se necessário examinar as necessidades e preferências nutricionais de cada espécie da comunidade.

A degradação de diferentes resíduos depende das condições locais e regionais como clima, tipo de solo, vegetação, fauna e microrganismos decompositores. A diversidade bioquímica indica que os organismos devem

possuir ampla habilidade enzimática para convertê-los em metabólitos assimiláveis. Para avaliar a degradação, realiza-se a medição da redução de peso da matéria orgânica ou do teor de constituintes específicos da serapilheira, como a celulose ou lignina (TAUK, 1990).

As propriedades do solo, tais como argila, pH, matéria orgânica, tensão da água e aeração, atuam como fatores ambientais do processo de decomposição (TAUK, 1990). Os fungos, em geral, são aeróbios, porém apresentam resistência às altas concentrações de CO₂, podendo se desenvolver em regiões mais profundas do solo (BRANDÃO, 1992).

Quanto à temperatura, podem ser encontrados em uma ampla faixa, entretanto, no solo predominam as espécies mesófilas (20 a 30 °C). A temperatura é um fator cardinal que pode contribuir nas mudanças sazonais na sucessão de colonizadores internos de acículas (TOKUMASU, 1998b).

Em relação à umidade, os fungos preferem os solos com alta capacidade de retenção de água, pois necessitam de umidade para o desenvolvimento. A umidade ideal para as populações fúngicas está localizada entre 60 % a 70 % da capacidade de campo. Altas temperaturas e umidade são importantes parâmetros para a colonização fúngica, e representariam a grande importância do clima e das condições sazonais (SCHOENLEIN-CRUSIUS; TAUK, 1991).

A acidez do solo tem um acentuado efeito sobre o crescimento e atividade dos microrganismos decompositores de matéria orgânica. Tanto os microrganismos como a serapilheira podem alterar o pH da superfície do solo. Os microrganismos do solo produzem substâncias acidificantes como os ácidos minerais e orgânicos, e alcalinizantes como o amoníaco (EIRA, 1992). Por outro lado, a serapilheira produz efeito acidificante sobre as camadas superficiais do solo, sendo este efeito mais acentuado em coníferas (STEVENSON, 1994) que em florestas mistas. Nessas últimas, a serapilheira tende a aumentar o conteúdo de bases, tornando maior o poder tampão do solo (WILLIAMS; GRAY, 1977).

Em relação ao pH, os fungos podem ser encontrados na faixa entre 2,0 a 9,0, porém o valor ótimo depende da espécie. Dominam os ambientes ácidos, pela redução de concorrência com actinomicetos e bactérias que são mais sensíveis a condições de acidez, sendo responsáveis por muitas das transferências bioquímicas (FREIRE, 1975; SIQUEIRA, 1988). Malavolta (1976) assinalou

que os solos tropicais apresentam normalmente o pH menor que 6,0, o que é adequado para a maioria dos fungos decompositores de matéria orgânica tropical. Por serem em sua grande maioria fortemente intemperizados, esses solos são ricos em óxidos e hidróxidos de ferro e alumínio, pobres em bases e com baixa capacidade de troca catiônica (SANCHEZ, 1981).

Os fungos associados ao processo de decomposição de partes da planta são muito influenciados pelas condições ambientais às quais a planta está subordinada (TUBAKI; YOKOYAMA, 1971, citados por MAIA, 1983). Tubaki, 1973, citado por Maia (1983), concluiu que as mudanças estacionais podem atuar como importantes fatores limitantes na ocorrência de decompositores na serapilheira. Pugh (1958) e Hudson (1968) também concluíram que a temperatura e o conteúdo de água no substrato afetam as atividades da microbiota. Olson (1963) concluiu que temperaturas baixas retardam a atividade biológica, resultando em menores taxas de decomposição.

A atividade microbiana é conhecida por ter um importante papel na decomposição da serapilheira. No entanto, a fauna do solo (nematóides, amebas, larvas, cupins, colêmbolas e minhocas) também influencia a decomposição da serapilheira, pelos efeitos de forrageamento sobre a população microbiana e pela atividade trituradora da serapilheira, aumentando a relação superfície-volume e produção de excrementos que são fontes de nutrientes (SWITH et al., 1979, citados por SADAKA; PONGE, 2003).

A estrutura da comunidade microbiana do solo, envolvida na decomposição da matéria orgânica em ecossistemas florestais, é influenciada pela quantidade e pela qualidade da entrada de serapilheira (BAATH; ARNEBRANT, 1994). Embora os fungos e bactérias contribuam para a decomposição da serapilheira, os fungos, no entanto, são mais viáveis e eficientes em seu ataque aos substratos de carbono que as bactérias (ALEXANDER, 1980) e desempenham um papel dominante em estágios iniciais do processo de decomposição. Comparando com bactérias, fungos apresentam um papel importante na degradação da fonte de C recalcitrante da serapilheira (MØLLER et al., 1999).

A avaliação da diversidade microbiológica nos solos pode ser baseada na quantificação e identificação dos microrganismos envolvidos, sendo que é essencial investigar o rol funcional dos microrganismos, a fim de

definir o significado da diversidade microbiana (KJØLLER et al., 2000, citados por VALENZUELA et al., 2001). Nesse sentido, o estudo das capacidades enzimáticas da microbiota é uma forma de compreender suas atividades e proporcionar uma base fisiológica da sucessão estudada, através dos componentes orgânicos que vão sendo alterados durante a decomposição. A diversidade funcional dos microrganismos do solo e folha tem sido investigada avaliando-se a capacidade para utilizar diversos substratos (KJØLLER et al., 2000, citados por VALENZUELA et al., 2001).

Os padrões de variação temporal e espacial da composição de microrganismos refletem o balanço sucessivo de processos de imigração, emigração, crescimento e morte das populações (KINKEL, 1992, citado por VENEDIKIAN et al., 2001). Segundo esses autores, as populações fúngicas que colonizam a filosfera variam segundo a estação climática e o estado ontogênico das acículas e que em períodos de estiagem há maior disponibilidade de substrato. Quando clima e condições do sítio são constantes em escala temporal e espacial, as taxas de decomposição são reguladas primariamente pela composição química e a estrutura física da matéria orgânica.

A atividade dos microrganismos decompositores em serapilheira e solo pode variar com as estações do ano devido às mudanças na temperatura e disponibilidade de água (DE SANTO et al., 1976). Berg et al., 1991, citados por De Santo et al. (2002), demonstraram que, para a decomposição fúngica de serapilheira, a manutenção de altos níveis de umidade no solo, feita por irrigação, exerceu efeito significativo na quantidade da biomassa viva de fungos decompositores de serapilheira de acículas em *Pinus sylvestris*.

A biomassa fúngica pode aumentar em proporção à perda de massa de folhas e acículas da serapilheira (BERG; WESSEN, 1984; BERG et al., 1987). Em estádios tardios da decomposição, a quantidade da biomassa viva de fungos em acículas de *P. sylvestris* está negativamente relacionada com a concentração de lignina na serapilheira, indicando que a qualidade do substrato pode ser um fator limitante (BERG et al., 1991, citados por DE SANTO et al., 2002). Além disso, constatou-se um intenso declínio na biomassa microbiana e respiração em camadas mais profundas da serapilheira e solo em estágios sucessionais avançados de decomposição, presumidamente devido ao decréscimo no teor dos recursos de carbono disponíveis (SCHEU;

PARKINSON, 1995).

Finalmente, as alterações na qualidade do ar e do ambiente também podem influenciar negativamente na decomposição de acículas e da serapilheira. A poluição do ar influenciou a taxa de decomposição de acículas pela presença de metais pesados acumulados nas acículas de *P. sylvestris* antes de sua queda (BERG et al., 1991). Concentrações elevadas de ozônio alteraram a composição química de acículas senescentes de *P. taeda* e reduziram a decomposição microbiana, levando a um declínio na liberação de nutrientes para o solo (BOOKER et al., 1996). A ocorrência de radiação ultravioleta-B influenciou indiretamente a decomposição das acículas de *P. taeda* pela alteração na composição química de hemicelulose e na relação lignina/N (CYBULSKI, et al. 2000). Esses autores comentaram que plantas de pínus sob radiação ultra-violeta tipo B (UV-B) em casa-de-vegetação e em laboratório produziram acículas que poderiam ser inicialmente decompostas mais rapidamente em condições de radiação UV-B próximas das verificadas sob o buraco da camada de ozônio.

Considerações finais

1. A importância da comunidade fúngica participante na decomposição

O conhecimento da microbiota decompositora é fundamental para o levantamento taxonômico das populações que ali se encontram e dos processos metabólicos utilizados por estes organismos, informações imprescindíveis para que se possam compreender as interações ambientais.

A decomposição das folhas das árvores não é um processo confinado inteiramente à camada do solo da floresta. Os processos de decomposição são iniciados já na própria árvore quando a superfície foliar estiver exposta ao ataque microbiano durante todo o seu período de vida até a senescência e morte (SADAKA; PONGE, 2003).

A microbiota que vive na folha persiste por algum tempo na camada de serapilheira após a abscisão foliar, sendo então substituída por uma flora típica de serapilheira e finalmente pela flora do solo. A maioria dos estudos tem sido de natureza descritiva e o papel funcional das espécies individuais ainda é muito desconhecido. De

acordo com Garrett (1963), o sucesso dos fungos em colonizar a matéria orgânica pode ser determinado por sua habilidade saprofítica de competidor, expressado pelo rápido crescimento micelial, pela produção de esporos, pela presença de sistemas enzimáticos eficientes e pela tolerância aos antibióticos. Assim, a ocorrência de diversos grupos fúngicos, cada um com habilidades saprofíticas específicas de competidor, durante a decomposição das folhas, pode resultar em um processo conhecido como a sucessão fúngica (SCHOENLEIN-CRUSIUS; MILANEZ, 1998).

2. Necessidade de maiores conhecimentos da decomposição de acículas em condições brasileiras

A decomposição de detritos, de material vegetal morto e de resíduos de animais e microrganismos é a maior via de fluxo de nutrientes em ecossistemas florestais (JENSEN, 1974). É o processo-chave para muitos ecossistemas, atuando na ciclagem de nutrientes e na formação do solo e determinam a alta absorção de nutrientes e a produção primária das florestas.

A decomposição da serapilheira e notadamente das acículas é a principal garantia da produtividade e a sustentabilidade das florestas plantadas de pínus no Brasil. As acículas são o principal componente dos resíduos florestais, pela sua deposição ao longo da idade das árvores diferentemente das outras partes da planta e pelo teor de nutrientes presentes nas mesmas. As cascas, os ramos e serragem do tronco são retornados ao solo somente após a exploração da floresta, ao mesmo tempo em que os tocos e as raízes iniciam o processo de apodrecimento.

Pela importância das acículas para a ciclagem dos nutrientes, o estudo de sua decomposição e de como manipular esse processo é um caminho interessante para utilizar a degradação microbiana visando ao aumento da produtividade das florestas plantadas de pínus. As árvores de pínus já são dependentes da atividade microbiana no solo representada pela simbiose feita pelas ectomicorrizas, que auxiliam as raízes na exploração do solo por água e nutrientes. Boa parte das florestas formadas por pínus tem sido implantada por pequenos produtores e empresas que plantam árvores sem a colocação de algum tipo de adubação na cova de plantio, considerando que apenas os nutrientes presentes no solo garantirão o bom crescimento. Este fato por si só torna

a ciclagem dos nutrientes decorrente da decomposição das acículas cada vez mais necessária.

Outro aspecto a ser elucidado é a participação do gás carbônico liberado pela decomposição no efeito estufa. Ao mesmo tempo em que ocorre a degradação dos compostos da serapilheira e a produção de CO₂, existe a liberação dos nutrientes para o solo, que absorvidos pelas raízes acabam por aumentar a produção de fotossintetizados pelas árvores, e cria um reservatório de carbono no solo representado pelos compostos de difícil degradação e pelo húmus. Resta saber qual a magnitude desse processo e se o balanço final é positivo ou não.

Ainda sobre o tema do aumento da concentração de gás carbônico na atmosfera, a queima dos resíduos florestais que compreende a serapilheira e os restos das árvores durante a exploração comprometem sobremaneira a produtividade, sem contar com a liberação de CO₂. Se por um lado ocorre uma rápida liberação de nutrientes prontamente absorvíveis e lixiviáveis para o solo, tem-se a eliminação de boa parte dos microrganismos decompositores da superfície do solo e dos simbiontes. A recolonização do solo é lenta e provavelmente deveria atrasar o plantio das mudas até se houver a garantia da sua existência no solo em níveis próximos aos anteriores à queima. Recomenda-se, assim, evitar que não seja usado da queima dos resíduos florestais, ainda que concorra para o risco de acúmulo de material combustível no campo.

Referências

- ALEXANDER, M. **Introducción a la microbiología del suelo**. México, DF: AGT, 1980. 491 p.
- ANDER, P.; ERIKSSON, K. E. Lignin degradation and utilization by micro-organisms. **Progress Industrial Microbiology**, Amsterdam, n. 14, p. 1-58, 1978.
- BAATH, E.; ARNEBRANT, K. Growth rate and response of bacterial communities to pH in limited and ash treated forest soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 26, n. 8, p. 995-1001, 1994.
- BAYER, E. A.; LAMED, R. The cellulose paradox: pollutant par excellence and/or a reclaimable natural resource? **Biodegradation**, v. 3, n. 2/3, p. 171-188, 1992.
- BERG, B.; EKBOHM, G. Decomposing needle litter in *Pinus contorta* (lodgepole pine) and *Pinus sylvestris* (scots pine) monocultural systems: is there a maximum mass loss? **Scandinavian Journal of Forest Research**, Uppsala, v. 8, n. 4, p. 457-465, 1993.
- BERG, B.; EKBOHM, G.; SÖDERSTRÖM, B.; STAAF, H. Reduction of decomposition rates of scots pine needle due to heavy-metal pollution. **Water, Air, Soil Pollution**, Dordrecht, v. 59, n. 1/2, p. 165-177, 1991.

- BERG, B.; STAAF, H.; WESSEN, B. Decomposition and nutrient release in needle pine litter from nitrogen-fertilized scots pine (*Pinus sylvestris*) stands. **Scandinavian Journal of Forest Research**, Uppsala, v. 2, n. 4, p. 399-415, 1987.
- BERG, B.; WESSEN, B. Changes in organic-chemical components and ingrowth of fungal mycelium in decomposing birch leaf litter as compared to pine needles. **Pedobiologia**, Jena, v. 26, n. 4, p. 285-298, 1984.
- BISARIA, V. S.; GHOSE, T. K. Biodegradation of cellulosic materials: substrates, microorganisms, enzymes and products. **Enzyme and Microbial Technology**, Guildford, n. 3, p. 90-104, 1981.
- BOOKER, F. L.; ANTTONEN, S.; HEAGLE, A. S. Catechin, proanthocyanidin and lignin contents of loblolly pine (*Pinus taeda*) needles after chronic exposure to ozone. **New Phytologist**, Oxford, v. 132, n. 3, p. 483-492, 1996.
- BRANDÃO, E. M. Os componentes da comunidade microbiana do solo. In: CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M.; NEVES, M. C. P. (Ed.). **Microbiologia do solo**. Campinas: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 1992. p. 1-15.
- CARVALHO, A. P. de; MENEGOL, O.; OLIVEIRA, E. B. de; MACHADO, S. A.; POTTER, R. O.; FASOLO, P. J.; FERREIRA, C. A., BARTOZESCK, A. Efeitos de características do solo sobre a capacidade produtiva de *Pinus taeda*. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, n. 39, p. 51-66, jul./dez. 1999.
- CYBULSKI, W. J.; PETERJOHN, W. T.; SULLIVAN, J. H. The influence of elevated ultraviolet-B radiation (UV-B) on tissue quality and decomposition of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) needles. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 44, n. 3, p. 231-241, 2000.
- COILE, T. S. Composition of the litter of forest trees. **Soil Science**, Baltimore, v. 43, p. 349-355, 1937.
- COUGHLAN, M. P. The properties of fungal and bacterial cellulases with comment on their production and application. **Biotechnology and Genetic Engineering Reviews**, Portland, v. 3, p. 309-409, 1985.
- CRAWFORD, R. L.; CRAWFORD, D. L. Recent advances in studies of the mechanisms of microbial degradation of lignins. **Enzyme and Microbial Technology**, Guildford, n. 6, p. 434-442, 1984.
- DE SANTO, A. V.; ALFANI, A.; SAPIO, A. Soil metabolism in beech forest of Monte Taburno (Campânia Apenines). **Oikos**, Copenhagen, v. 27, n. 1, p. 144-152, 1976.
- DE SANTO, A. V.; RUTIGLIANO, F. A.; BERG, B.; FIORETTO, A.; PUPPI, G.; ALFANI, A. Fungal mycelium and decomposition of needle litter in three contrasting coniferous forests. **Acta Oecologica**, Paris, v. 23, n. 4, p. 247-259, 2002.
- DIONÍSIO, J. A. **Flutuações populacionais, biomassa e atividades microbianas em área cultivada com *Eucalyptus grandis* (W. Hill ex Maiden)**. 1996. 96 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- DUBOS, B.; BULIT, J. Filamentous fungi as biocontrol agents on aerial plant surfaces. In: BLAKEMAN, J. P. (Ed.). **Microbial ecology of the phylloplane**. London: Academic Press, 1981. p. 353-368.
- EIRA, A. F. Solubilização microbiana de fosfatos. In: CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M.; NEVES, M. C. P. (Ed.). **Microbiologia do solo**. Campinas: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 1992. p. 243-256.
- FERREIRA, C. A. Nutrição mineral de florestas plantadas: o estado atual e tendências da pesquisa prática. In: CONGRESSO FLORESTAL PANAMERICANO, 1.; CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 7., 1993, Curitiba. **Floresta para o desenvolvimento: política, ambiente, tecnologia e mercado: anais**. São Paulo: SBS; [S.l.]: SBEF, 1993. v. 3, p. 157-162.
- FOG, K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, Cambridge, v. 63, n. 3, p. 433-462, 1988.
- FRANKLAND, J. C. Fungal succession: unraveling the unpredictable. **Mycological Research**, Cambridge, v. 102, n. 1, p. 1-15, 1998.
- FREIRE, J. R. J. **Microbiologia do solo**. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, 1975. 391 p.
- GARRET, S. D. Decomposition of cellulose in soil by *Rhizoctonia solani* Kühn. **Transactions of the British Mycological Society**, Cambridge, v. 45, p. 115-120, 1962.
- GARRET, S. D. Ecological groups of soil fungi: a survey of substrate relationships. **New Phytologist**, Oxford, v. 50, p. 149-166, 1951.
- GARRET, J. **Soil fungi and fertility**. Oxford: Pergamon, 1963. 165 p.
- GHIZELINI, A. M. **Sucessão de fungos em acículas de *Pinus taeda* em decomposição**. 2005. 61 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- GONÇALVES, J. L. M.; DEMATTÊ, J. L. I.; COUTO, H. T. Z. Relações entre a produtividade de sítios florestais de *Eucalyptus grandis* e *Eucalyptus saligna* com as propriedades de alguns solos de textura arenosa e média no Estado de São Paulo. **IPEF**, Piracicaba, n. 43/44, p. 24-39, 1990.
- HAMMEL, K. E. Fungal degradation of lignin. In: CADISCH, G.; GILLER, K. E. (Ed.). **Driven by nature: plant litter quality and decomposition**. Wallingford: CABI, 1997. p. 33-45.
- HAWKSWORTH, D. L.; KIRK, P. M.; SUTTON, B. C.; PEGLER, D. N. **Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi**. 8th ed. Wallingford: CABI, 1995. 616 p.
- HOVLAND, J. The effect of artificial acid rain on respiration and cellulase activity in Norway spruce needle litter. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 13, p. 23-26, 1981.
- HUDSON, H. J. The ecology of fungi on plant remains above the soil. **New Phytologist**, Oxford, v. 67, p. 837-874, 1968.

- JENSEN, V. Decomposition of angiosperm tree leaf litter. In: DICKINSON, C. H.; PUGH, G. J. F. (Ed). **Biology of plant litter decomposition**. London: Academic Press, 1974. v. 1, p. 69-104.
- JORGENSEN, J. R.; WELLS, C. G.; METZ, L. J. The nutrient cycle: key to continuous forest production. **Journal of Forestry**, Washington, DC, v. 73, n. 7, p. 400-403, 1975.
- JURGENSEN, M. F.; LARSEN, M. J.; MROZ, G. D.; HARVEY, A. E. Timber harvesting, soil organic matter, and site productivity. In: SMITH, C. T.; MARTIN, C. W.; TRITTON, L. M. (Ed). **Proceedings of the 1986 symposium on the productivity of northern forests following biomass harvesting (part 2 of 2)**. Durham: USDA, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station. p. 43-52. (USDA. For. Serv. Gen. Tech. Report NE-GRT-115).
- KAHLKI, R.; KLOIDT, M.; LYSEK, G. Phylloplane inhabiting fungi of pine needles (*Pinus silvestris* L.) in Berlin (West). **Nova Hedwigia**, Stuttgart, v. 42, n. 2-4, p. 597-601, 1986.
- KIRK, T. K.; CHANG, H. M. Potential applications of biolignolytic systems. **Enzyme and Microbial Technology**, Guildford, n. 3, p. 189-196, 1981.
- KURZ, C.; COÛTEAUX, M.-M.; THIÈRY, J. M. Residence time and decomposition rate of *Pinus pinaster* needles in a forest floor from direct field measurements under a mediterranean climate. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 32, n. 8/9, p. 1197-1206, 2000.
- KUTER, G. A. Microfungal populations associated with the decomposition of sugar maple leaf litter. **Mycologia**, New York, v. 78, n. 1, p. 114-126, 1986.
- LYNCH, J. M.; SLATER, J. H.; BENNETT, J. A.; HARPER, S. H. T. Cellulase activities of some aerobic micro-organisms isolated from soil. **Journal of General Microbiology**, London, v. 127, n. 2, p. 231-236, 1981.
- LUMLEY, T. C.; GIGNAC, L. D.; CURRAH, R. S. Microfungus communities of white spruce and trebling aspen logs at different stages of decay in disturbed and undisturbed sites in the boreal mixedwood region of Alberta. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 79, n. 1, p. 76-92, 2001.
- LUSSENHOP, J. Mechanisms of microarthropod-microbial interactions in soil. **Advances in Ecological Research**, New York, v. 23, p. 1-23, 1992.
- MAIA, L. C. **Sucessão de fungos em folheto de floresta tropical úmida**. 1983. 196 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Departamento de Biologia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- MALAVOLTA, E. **Manual de química agrícola**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1976. 528 p.
- MASON, C. F. **Decomposição**. São Paulo: EDUSP, 1980. 63 p.
- MILLER, H. G. Nutrient cycles in forest plantations, their change with age and consequences for fertilizer practice. In: AUSTRALIAN FOREST NUTRITION WORKSHOP, 1981, Canberra. **Productivity in perpetuity**: proceedings. Canberra: CSIRO, 1981. p. 187-189.
- MØLLER, J.; MILLER, M.; KJØLLER, A. Fungal-bacterial interaction on beech leaves: influence on decomposition and dissolved organic carbon quality. **Soil Biology: Biochemistry**, Oxford, v. 31, n. 3, p. 367-374, 1999.
- OLSON, J. S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. **Ecology**, Durham, v. 44, n. 2, p. 322-331, 1963.
- PELCZAR, M. J., Jr.; CHAN, E. C. S.; KRIEG, N. R. **Microbiologia: conceitos e aplicações**. São Paulo: Makron Books, 1996. v. 1, 521 p.
- PUGH, G. J. F. Leaf litter fungi found on *Carex paniculata* L. **Transactions British of the Mycological Society**, Cambridge, v. 41, n. 2, p. 185-195, 1958.
- PUGH, G. J. F.; BUCKEY, N. G.; MULDER, J. The role of phylloplane fungi in the early colonization of leaves. **Symposium Biologica Hungaricum**, v. 11, p. 329-333, 1972.
- PUGH, G. J. F.; WILLIAMS, G. M. Fungi associated with *Salsola kali*. **Transactions British of the Mycological Society**, Cambridge, v. 51, n. 3-4, p. 389-396, 1968.
- REISSMANN, C. B.; WISNIEWSKI, C. Aspectos nutricionais de plantios de *Pinus*. In: GONÇALVES, J. L. M.; BENEDETTI, V. (Ed.). **Nutrição e fertilização florestal**. Piracicaba: IPEF, 2000. p. 135-165.
- ROITMAN, I.; TRAVASSOS, L. R.; AZEVEDO, J. L. **Tratado de microbiologia**. São Paulo: Manole, 1991. v. 2.
- ROSSMAN, A. Y.; PALM, M.; SPIELMAN, L. J. **A literature guide for the identification of plant pathogenic fungi**. St. Paul: APS Press, 1987. 252 p.
- RUEGGER, M. J. S.; TAUKE-TORNISIELO, S. M. Atividade da celulase de fungos isolados do solo da Estação Ecológica de Juréia-Itatins, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 2, p. 205-211, 2004.
- SADAKA, N.; PONGE, J.-F. Fungal colonization of phyllosphere and litter of *Quercus rodundifolia* Lam. in a holm oak forest (High Atlas, Marocco). **Biology and Fertility of Soils**. Berlin, v. 39, n. 1, p. 30-36, 2003.
- SALONIUS, P. O. Effects of organic-mineral soil mixtures and increasing temperature on the respiration of coniferous raw humus material. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 13, n. 1, p. 102-107, 1983.
- SANCHEZ, P. A. **Suelos del trópico**. San José: IICA, 1981. 634 p.
- SARKANEN, N. K.; LUDWIG, C. H. **Lignins: occurrence, formation, structure and reactions**. New York: Wiley Interscience, 1971. p. 95-195.
- SAVOIE, J. M.; GOURBIÈRE, F. Decomposition of cellulose by the species degrading *Abies alba* needles. **FEMS Microbiology Ecology**, Haren, v. 62, n. 5, p. 307-314, 1989.
- SCHEU, S.; PARKINSON, D. Successional changes in microbial biomass, respiration and nutrient status during litter decomposition in aspen and pine forest (Canada, Alberta). **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 19, p. 327-332, 1995.

- SCHOENLEIN-CRUSIUS, I. H.; MILANEZ A. I. Fungal succession on leaves of *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Muell. Arg. submerged in stream of an Atlantic Rainforest in the State of São Paulo, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 21, n. 3, p. 73-79, 1998.
- SCHOENLEIN-CRUSIUS, I. H.; TAUKE, S. M. Fungal succession on *Ocotea pulchella* (Nees) Mez. leaves decomposition on "cerrado" soil treated with vinasse. **Revista de Microbiologia**, São Paulo, v. 22, n. 2, p. 179-183, 1991.
- O SETOR florestal brasileiro: fatos e números. São Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura, 1998. 18 p.
- SIQUEIRA, J. O. Microrganismos do solo e seus processos: irrelevantes para a produtividade agrícola? In: CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO, 21., 1987, Campinas. **A responsabilidade social da ciência do solo**. Campinas: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 1988. p. 337-352. Simpósios: Microbiologia do solo: só simbioses? e A importância do conhecimento da organização da cobertura pedológica: a análise estrutural. Coordenador: Antonio C. Moniz.
- SIQUEIRA, J. O.; MOREIRA, F. M. de S.; GRISI, B.; HUNGRIA, M.; ARAÚJO, R. **Microrganismos e processos biológicos do solo: perspectiva ambiental**. Brasília, DF: EMBRAPA-SPI, 1994. 142 p.
- SINGH, J. S.; GUPTA, S. R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. **Botanical Review**, New York, v. 43, n. 4, p. 449-528, 1977.
- STARK, N.; HOLLEY, C. Final report on studies of nutrient cycling on white and black water areas in Amazonia. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 5, n. 1, p. 51-76, 1975.
- STEVENSON, F. J. **Humus chemistry: genesis, composition, reactions**. 2nd ed. New York: J. Wiley, 1994. 496 p.
- SWIFT, M. J. Microbial diversity and decomposer niches. In: KLUG, M. J.; REDDY, C. A. (Ed.). **Current perspectives in microbial ecology**. Washington, DC: American Society for Microbiology, 1984. p. 8-16.
- SWITZER, G. L.; NELSON, L. E. Nutrient accumulation and cycling in loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation ecosystems: the first twenty years. **Soil Science Society of America Proceedings**, Madison, v. 36, n. 1, p. 143-147, 1972.
- TAUKE, S. M. Biodegradação de resíduos orgânicos no solo. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 20, n. 1-4, p. 299-301, 1990.
- TAYLOR, B. R.; PARKINSON, D.; PARSONS, W. F. J. Nitrogen and lignin concentration as predictors of litter decay rates: a microcosm test. **Ecology**, Durham, v. 70, p. 97-104, 1989.
- TOKUMASU, S. Fungal successions on pine needles fallen at different seasons: the succession of interior colonizers. **Mycoscience**, Tokyo, v. 39, n. 4, p. 409-416, 1998.
- VALENZUELA, E.; LEIVA, S.; GODOY, R. Variación estacional y potencial enzimático de microhongos asociados con la descomposición de hojarasca de *Nothofagus pumilio*. **Revista Chilena de Historia Natural**, Santiago, v. 74, n. 4, p. 737-749, 2001.
- VENEDIKIAN, N.; BONAVENTURA, S. M.; GODEAS, A. M. Estudio de las comunidades fungicas de la filosfera de *Pinus taeda* L. (Pinaceae). I. Variación estacional. **Gayana Botânica**, Concepcion, v. 58, n. 2, p. 143-152, 2001.
- VENEDIKIAN, N.; GODEAS, A. M. Estudio de la filosfera de *Pinus taeda* (Pinaceae): I. poblaciones fungicas. **Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica**, Cordoba, v. 31, n. 3-4, p. 193-200, 1996.
- VERHOEF, H. A.; BRUSSAARD, L. Decomposition and nitrogen mineralization in natural and agro-ecosystems: the contribution of soil fauna. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 11, n. 3, p. 175-211, 1990.
- WATSON, E. S.; McCLURKIN, D. C.; HUNEYCUTT, M. B. Fungal succession on loblolly pine and upland hardwood foliage and litter in north Mississippi. **Ecology**, Durham, v. 55, p. 1128-1134, 1974.
- WILLIAMS, S. T.; GRAY, T. R. G. Decomposition of litter on soil surface. In: DICKINSON, C. H.; PUGH, G. J. F. (Ed.). **Biology of plant litter decomposition**. London: Academic Press, 1977. v. 1, 241 p.
- WISNIEWSKI, C. **Variação estacional da deposição de serapilheira e de nutrientes em povoamentos de *Pinus taeda* na região de Ponta Grossa - PR**. 1989. 148 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.