



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**RESPOSTA TAXONÔMICA, FUNCIONAL E TRÓFICA DE COLÊMBOLOS EPIGÉICOS E DA
MESOFAUNA DECOMPOSITORA À ADIÇÃO DE NUTRIENTES EM UM CERRADO DO BRASIL
CENTRAL**

VINÍCIUS TIRELLI POMPERMAIER

Brasília-DF

2021

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**RESPOSTA TAXONÔMICA, FUNCIONAL E TRÓFICA DE COLÊMBOLOS EPIGÉICOS E DA
MESOFAUNA DECOMPOSITORA À ADIÇÃO DE NUTRIENTES EM UM CERRADO DO BRASIL
CENTRAL**

VINÍCIUS TIRELLI POMPERMAIER

Orientadora: Prof^ª Dr^ª Gabriela Bielefeld Nardoto

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília como requisito para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Brasília-DF

2021

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**RESPOSTA TAXONÔMICA, FUNCIONAL E TRÓFICA DE COLÊMBOLOS EPIGÉICOS E DA
MESOFAUNA DECOMPOSITORA À ADIÇÃO DE NUTRIENTES EM UM CERRADO DO BRASIL
CENTRAL**

Banca Examinadora:

Profa. Dra. Gabriela Bielefeld Nardoto / PPG-ECL - UnB (Presidente/Orientadora)

Profa. Dra. Marina Regina Frizzas/ PPG-ECL - UnB (Membro Titular)

Prof. Dr. Valerio De Patta Pillar/ PPG-ECL - UFRGS (Membro Titular)

Dr. Diego Marcel Parreira de Castro / LEB-ICB - UFMG (Membro Titular)

Prof. Dr. Pedro Henrique Brum Togni / PPG-ECL - UnB (Membro Suplente)

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora, Gabriela Bielefeld Nardoto, pela oportunidade, pelos ensinamentos e pela parceria que vem desde o meu mestrado, quando ela aceitou o desafio de orientar meus projetos com ecologia de comunidades do solo. Não posso deixar de agradecer também por sua paciência, compreensão e amizade ao longo desse proveitoso caminho de aprendizagem.

Aos meus estimados orientadores de outrora, Luciana de Mendonça Galvão e Norton Polo Benito, por abrirem meu caminho para a prática científica e por suas contribuições inestimáveis para a construção do meu conhecimento ecológico e entomológico.

Ao corpo docente e discente do programa de pós-graduação em Ecologia pelos ensinamentos compartilhados e pela dedicação exercida para tornar e manter a excelência do curso.

Aos trabalhadores e trabalhadoras da Universidade de Brasília, que zelam e sustentam as estruturas deste local que aos poucos se torna um espaço de amplo conhecimento e não de privilégios.

À professora Mercedes Bustamante pela oportunidade de participar da retomada do projeto de adição de nutrientes na RECOR-IBGE, mas também por sua contribuição intelectual para com o desenvolvimento da presente tese.

À professora Maria Cleide de Mendonça e ao Gabriel Costa Queiroz que, juntamente com os alunos do laboratório de Laboratório de Apterygota do Departamento de Entomologia da UFRJ, me acolheram e me proporcionaram o primeiro contato com o conhecimento taxonômico mais avançado da fauna de colêmbolos.

Ao professor José Francisco Gonçalves Júnior e ao mestre Guilherme Pereira da Silva de Sena, por terem disponibilizado o microscópio para que eu pudesse identificar os colêmbolos e pelo suporte para a realização de análises químicas foliares.

Ao camarada Alex Rosa Campani, parceria de rolê punk de longa data, e à Ellen Dourado pelo privilégio que tive em orientá-los em seus trabalhos de iniciação científica, que culminaram no TCC do Alex e no Capítulo 3 da presente tese.

Aos meus queridos e estimados amigos e colegas de laboratório pelos diversos momentos de alegria, descontração, mas também de compartilhamento de conhecimento. Sem esses

ótimos momentos ao lado do Ray, João Paulo, Jéssica, Kisaka, Fábios Santos, Fábio Costa, Glauber, Pedro, Vasconcelos, André, Mariana, Renata, Juliana, Luciana, essa trajetória seria bastante enfiadonha.

À Giovanna Gomes Cordeiro, uma integrante do laboratório que passou a integrar mais de perto minha vida, agradeço por seu amor, carinho, companheirismo e por todo o conhecimento intelectual e de vida compartilhado.

Ao meu camarada Eduardo Guimarães Santos, futuro doutor em Ecologia que dividiu apartamento comigo ao longo dessa trajetória do doutorado, agradeço pela parceria e amizade de longa data e por todo o conhecimento de vida compartilhado.

À minha amada família, pelo suporte e apoio incondicional em todos os momentos da minha trajetória acadêmica.

À administração da Estação Ecológica do IBGE, pelas autorizações de coleta na área.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de doutorado.

À Fundação Rufford, pelo recurso fornecido para viabilização do projeto (Id: 28173-1).

Por fim, reitero meu apreço e gratidão a todos que tenham contribuído, de forma direta ou indireta, para a viabilização deste trabalho e peço perdão a quem eu eventualmente tenha esquecido.

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO GERAL	3
HISTÓRICO DO EXPERIMENTO DE ADIÇÃO DE NUTRIENTES	10
OBJETIVO E ESTRUTURA DA TESE	14
RESULTADOS E DISCUSSÃO GERAL	17
CONCLUSÕES GERAIS	25
PERSPECTIVAS FUTURAS	26
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27
CAPÍTULO 1 – DESVENDANDO FATORES QUE AFETAM OS ASPECTOS TAXONÔMICOS, FUNCIONAIS E A MONTAGEM DA COMUNIDADE DE COLÊMBOLOS EPIGÉICOS EM UM CERRADO SUBMETIDO À ADIÇÃO DE NUTRIENTES	38
RESUMO	40
1. INTRODUÇÃO	41
2. MATERIAIS E MÉTODOS	45
2.1. <i>Área de estudo</i>	45
2.2. <i>Delineamento do experimento de fertilização</i>	45
2.3. <i>Amostragens</i>	46
2.4. <i>Análises químicas do solo e serapilheira</i>	46
2.5. <i>Biomassa microbiana do solo</i>	47
2.6. <i>Identificação e mensuração de atributos funcionais dos colêmbolos</i>	47
2.7. <i>Análise de dados</i>	48
2.7.1. <i>Análise de dados taxonômicos e funcionais</i>	49
2.7.2. <i>Analisando padrões de convergência e divergência de atributos funcionais</i>	50
2.7.3. <i>Analisando fatores que explicam variações na estrutura taxonômica e funcional dos colêmbolos epigéicos</i>	52
3. RESULTADOS	52
3.1. <i>Efeito da adição de nutrientes nas variáveis explicativas</i>	52
3.2. <i>Efeito da adição de nutrientes na atividade, estrutura e diversidade taxonômica</i>	53
3.3. <i>Efeito da adição de nutrientes na estrutura funcional</i>	54
3.5. <i>Padrões de convergência e divergência de atributos funcionais</i>	55
3.5. <i>Variáveis que explicam às variações na estrutura taxonômica e funcional de colêmbolos epigéicos de cerrado</i>	55
4. DISCUSSÃO	56
4.1. <i>A adição de nutrientes afeta a atividade e estrutura taxonômica das comunidades locais de colêmbolos, mas não sua diversidade</i>	56

4.2. A adição de nutrientes afeta a estrutura funcional das comunidades locais de colêmbolos por meio dos escores médios de atributos funcionais	58
4.3. Desvendando os padrões e processos de montagem da comunidade de colêmbolos epigéicos.....	59
4.4. Fatores que afetam a estrutura taxonômica e funcional da comunidade de colêmbolos epigéicos de cerrado	60
5. CONCLUSÕES.....	62
REFERÊNCIAS.....	62
TABELAS.....	71
FIGURAS.....	75
MATERIAL SUPLEMENTAR	81
CAPÍTULO 2 – FERTILIZATION AND LIMING REDUCE AND DISPLACE COLLEMBOLAN ISOTOPIC NICHE: A POTENTIAL INDICATOR OF NUTRIENT INPUT INTO CENTRAL BRAZILIAN SAVANNAS.....	
ABSTRACT	91
1. INTRODUCTION	92
2. MATERIALS AND METHODS	94
2.1. Study area and experimental design	94
2.2. Sample collection and processing procedures	95
2.3. Stable isotope analysis	95
2.4. Data analysis.....	96
3. RESULTS	97
3.1. Effects of nutrient additions on the isotopic niche of collembolans	98
3.2. Isotopic niche structure of epigeic collembolans in a woodland savanna.....	99
4. DISCUSSION	99
4.1. Fertilization and liming reduce and displace the isotopic niche of epigeic collembolans	99
4.2. Collembola isotope niche as an indicator of nutrient inputs into a Neotropical savanna	101
4.3. Unraveling the isotopic niche structure of woodland savanna collembolans.....	101
5. CONCLUSIONS	103
REFERENCES	103
TABLES	108
FIGURES.....	110
SUPPLEMENTARY MATERIAL:	113
CAPÍTULO 3 – SOIL MESOFAUNA DRIVES THE LEAF DECOMPOSITION UNDER COMBINED NITROGEN AND PHOSPHORUS ADDITIONS IN A BRAZILIAN WOODLAND SAVANNA.....	
ABSTRACT	119

1. INTRODUCTION	120
2. MATERIALS AND METHODS	122
2.1. <i>Study site</i>	122
2.2. <i>Fertilization treatments</i>	122
2.3. <i>Decomposition experiment</i>	123
2.4. <i>Leaf mix quality</i>	123
2.5. <i>Data analysis</i>	124
3. RESULTS	125
4. DISCUSSION	126
5. CONCLUSIONS	129
REFERENCES	130
TABLES	135
FIGURES	138
SUPPLEMENTARY MATERIAL:	140

RESUMO

As atividades humanas têm contribuído para o aumento da quantidade de nitrogênio (N) e fósforo (P) que entram na atmosfera e podem ser depositados em ecossistemas terrestres, impactando comunidades biológicas e processos ecossistêmicos. Na fronteira da expansão agropecuária, atividade que pode contribuir para emissões de N reativo, o bioma Cerrado está entre os hotspots de biodiversidade que poderão receber mais que o dobro de N via deposição nas próximas décadas. Em seus solos altamente intemperizados, experimentos de longo prazo vêm mostrando que a adição de N, P e a aplicação de calagem, pode impactar a estrutura e diversidade de plantas, a qualidade da matéria orgânica, a diversidade microbiana e o processo de decomposição da serapilheira. Tudo isso pode refletir em impactos ao longo da teia alimentar do solo, mas o conhecimento taxonômico e ecológico dos táxons que habitam o solo ainda é limitado. Entre os grupos mais onipresentes do solo, os colêmbolos (Collembola) integram a mesofauna e interagem troficamente com a microbiota, influenciando no processo de decomposição da matéria orgânica. Respondendo a alterações no habitat, nas propriedades do solo e na qualidade e disponibilidade de recursos, os colêmbolos também podem ser potenciais indicadores ecológicos. Nesse sentido, a presente tese avaliou a resposta taxonômica, funcional e trófica da fauna de colêmbolos epigéicos à adição de nutrientes (N, P, N+P e calagem), analisando como esse contexto afeta o processo de decomposição mediado pela mesofauna do solo em um cerrado do Brasil Central. A entrada desses nutrientes no sistema não afetou a riqueza e diversidade de colêmbolos, mas sim sua estrutura taxonômica e funcional, além de ter alterado o nicho trófico das comunidades locais e a atuação da mesofauna na decomposição da serapilheira. O legado da adição de N e P parece reduzir a diversidade de recursos que os colêmbolos acessam, resultando na redução da largura do nicho trófico das comunidades locais. Esses nutrientes também tendem a afetar negativamente a taxa de decomposição da serapilheira mediada pela mesofauna do solo, mas, quando em conjunto (N+P) estimulam significativamente a atuação da mesofauna no processo, acelerando a taxa. O efeito conjunto de N e P, assim como o da calagem, pode perdurar a longo prazo e afetar a estrutura taxonômica da fauna de colêmbolos. Esse efeito parece estar principalmente ligado a alteração no pH do solo, que, quando elevado, pode afetar negativamente a atividade dos colêmbolos, evento que acompanha um declínio significativo da biomassa microbiana do solo. No curto prazo, a calagem foi capaz de alterar a média de atributos morfológicos e sensoriais ligados a preferência de habitat e de defesa dos colêmbolos contra predadores. Além disso, as comunidades de colêmbolos sob efeito da calagem e da adição de N+P tiveram seu nicho trófico deslocado, indicando um acesso maior de fontes C4 em relação ao controle. O efeito gerado pela adição de nutrientes em fatores do solo, da matéria orgânica e da biomassa microbiana também pode afetar os processos de montagem da comunidade de colêmbolos. O P do solo, por exemplo, parece afetar processos ou recursos que filtram alguns atributos funcionais que, convergem a curto prazo, mas que passam a divergir no longo prazo. Desta forma, a tese demonstrou que os colêmbolos epigéicos podem responder de diversas maneiras à entrada de nutrientes e ao seu efeito em fatores abióticos e bióticos do solo. Isso não só contribui para compreendermos melhor os fatores que estruturam sua comunidade, mas também revelam que alguns aspectos ecológicos dos colêmbolos podem servir como indicadores de distúrbio que impactem esses fatores.

PALAVRAS-CHAVE: Deposição de N, fósforo, calagem, microartrópodes, isótopos estáveis, nicho trófico, decompositores do solo, savana neotropical.

ABSTRACT

Human activities have contributed to the increase in nitrogen (N) and phosphorus (P) that enter the atmosphere and are then deposited on terrestrial ecosystems, impacting both the biological communities and ecosystem processes. At the frontier of agricultural expansion, an activity that contributes to reactive N emissions, the Central Brazilian savannas (the Cerrado) is among the biodiversity hotspots that might receive more than twice as much N via deposition in the coming decades. In highly weathered soils of the Cerrado, long-term experiments have shown that the addition of N, P, and liming impacts the structure and diversity of plants, organic matter quality, microbial diversity, and litter decomposition rates. All this may impact the soil food web, but taxonomic and ecological knowledge of their taxa is still constrained. Among the most ubiquitous soil biota, collembolans (*Collembola*) integrate the mesofauna and interact trophically with the microbiota, influencing litter decomposition. Because collembolans respond to changes in habitat, soil properties, and resource quality and availability, they can also be potential ecological indicators. In this sense, the present thesis evaluated taxonomic, functional, and trophic response of epigeic collembolans to nutrient addition (N, P, N+P, and liming), analyzing the effect of this for its performance together with soil mesofauna in the litter decomposition in the Central Brazilian savannas. The input of these nutrients into the system does not affect collembolan richness and diversity, but rather their taxonomic and functional structure, besides altering the assemblages' trophic niche and their action with mesofauna in the litter decomposition. The legacy of N and P addition seems to reduce the diversity of resources that are accessed by collembolans, resulting in a reduction of the trophic niche width of local assemblages. These nutrients also tend to negatively affect litter decomposition rates mediated by the mesofauna, but when together (N+P) significantly stimulate the faunal action accelerating the decomposition rate. The effect of N+P, as well as liming, can last long-term and affect the taxonomic structure of collembolans. This effect seems to be mainly linked to increases in soil pH that can negatively affect the collembolan activity, an event that follows a significant decline in soil microbial biomass. In the short term, liming can alter the mean of morphological and sensory traits linked to habitat preference and defense against predators, as well as displace the collembolan trophic niche, indicating major access to C₄ sources compared to the control plot. The effect from nutrient addition in the soil, organic matter, and microbial factors can affect the assembly processes of the collembolan community. Soil P, for example, seems to affect processes or resources that filter out some functional traits that converge in the short term, but that became divergent in the long term. Therefore, the thesis demonstrated that epigeic collembolan could respond in several ways to the nutrient input and its effect on the soil, organic matter, and microbial factors. This not only contributes to better understanding the factors that structure their community but also reveal that some ecological aspects of collembolans can serve as indicators of disturbance that impact these factors.

KEYWORDS: N deposition, phosphorus, liming, microarthropods, stable isotopes, trophic niche, soil decomposers, neotropical savanna.

INTRODUÇÃO GERAL

Vivemos em um planeta cada vez mais modificado por humanos que buscam suprir o aumento das demandas energéticas e alimentares, mas que também acompanham as implicações negativas associadas às suas atividades, como a perda de biodiversidade e suas implicações para o funcionamento dos ecossistemas (Cardinale et al., 2012; Chapin et al., 2000). Os humanos não apenas mais que dobraram a quantidade de nitrogênio (N) reativo que entra no ciclo global de N por meio da indústria, queima de combustíveis fósseis e agricultura (Galloway et al., 2008, 2004), nós também aceleramos o ciclo biogeoquímico do fósforo (P) (Smil, 2000). A deposição de N é considerada como o terceiro mais importante condutor de mudanças na biodiversidade no planeta (Sala et al., 2000), e as previsões apontam que essa deposição pode dobrar no futuro (Galloway et al., 2008; Lamarque et al., 2005). O mesmo pode ser estar ocorrendo para o P, que tem sua principal entrada na atmosfera por fontes de combustão (incluindo queimadas florestais) e teve sua deposição elevada globalmente (Wang et al., 2015).

A deposição de macronutrientes como N e P é conhecida por afetar fortemente os produtores primários em uma variedade de ecossistemas de água doce, marinhos e terrestres (Elser et al., 2007). Embora as vegetações e os processos ecossistêmicos na zona temperada sejam basicamente limitados pela disponibilidade de N, a produtividade primária, decomposição e a estrutura da comunidade de plantas e microrganismos em zonas tropicais podem ser mais limitadas por P (Camenzind et al., 2018; Vitousek et al., 2010), ao passo que a resposta da vegetação e dos processos ecossistêmicos ao aumento de N pode estar ligada a interação com o P (Elser et al., 2007). Esse de fato parece ser o caso dos ecossistemas savânicos do Cerrado, onde a limitação de espécies de plantas por P supera a de N (Nardoto et al., 2006) e a resposta da vegetação e dos processos ecossistêmicos parece ser mais expressiva quando N e P são adicionados em conjunto no sistema (Bustamante et al., 2012a).

Grande parte das emissões de N reativo (ex.: NO_3^- e NH_3) para a atmosfera podem vir da pecuária (Uwizye et al., 2020) e da agricultura intensiva (Cunha-Zeri & Ometto, no prelo), que no Brasil é praticada às custas de grandes aplicações de fertilizantes químicos para suprir a deficiência nutricional de solos altamente intemperizados (Martinelli et al., 2010), como é o caso dos Latossolos do Cerrado. O bioma Cerrado é uma fronteira agrícola em expansão (Souza et al., 2020) e está entre os *hotspots* mundiais de biodiversidade que pode receber até mais que o dobro de N reativo via deposição

atmosférica até 2050 (Phoenix et al., 2006), ao passo que ainda não temos previsões de como se dará a deposição de P. Além disso, o legado da aração, fertilização e da calagem podem permanecer por tempos em áreas agrícolas abandonadas, podendo favorecer o estabelecimento de espécies de gramíneas exóticas e dificultar a restauração desses ecossistemas (Buisson et al., 2019). Nesse sentido, experimentos de longa duração com adição de nutrientes em ecossistemas naturais vêm não só desvendando o que limita as comunidades biológicas, mas também contribuindo para avaliar como essas comunidades e suas funções serão afetadas pelos condutores de mudanças globais.

Até então, estudos realizados em um experimento de longo prazo em parcelas estabelecidas em uma vegetação típica de cerrado (sentido restrito), mostraram que a adição de N e N+P alteram a estrutura da comunidade vegetal pela influência na cobertura de gramíneas e pela diminuição da diversidade de espécies arbóreas e herbáceas. A adição de P, mas também combinado ao N, pode aumentar a qualidade química da serapilheira e acelerar sua taxa de decomposição (Bustamante et al., 2012b; Jacobson et al., 2011; Kozovits et al., 2007), além de favorecer ao longo do tempo, assim como na calagem, a invasão de gramíneas exóticas (Bustamante et al., 2012b; Mello, 2019). Com a maior parte desse conhecimento concentrado na comunidade vegetal acima do solo, ainda não compreendemos como isso pode afetar as comunidades do solo. Um estudo recente, na mesma área dos estudos acima, mostrou que a aplicação da calagem a longo prazo pode afetar positivamente a diversidade de bactérias e negativamente a de arqueias do solo (Silveira et al., 2020). No entanto, não sabemos como isso pode refletir ao longo da teia trófica do solo, uma teia altamente diversa e complexa que interage com a comunidade acima do solo e controla a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas terrestres (Bardgett & Wardle, 2010).

Nosso conhecimento sobre a biodiversidade do solo tem crescido substancialmente (Nielsen et al., 2015). O solo é considerado um dos habitats biologicamente mais ricos do planeta, possuindo uma biodiversidade por unidade de área maior do que a observada na superfície (Bardgett & Van Der Putten, 2014), intrigando a bastante tempo os ecólogos de comunidades (Anderson, 1975). Essa biota compreende organismos de diversos tamanhos e funções, que vão desde os microrganismos (bactérias e fungos) e pequenos invertebrados da microfauna com larguras corporais menores que 0.1 mm, passando por artrópodes da mesofauna com até 2 mm (ex.: ácaros e colêmbolos) e invertebrados da macro e megafauna (ex.: minhocas, formigas, diplópodes) com largura

superior a 2 mm (Swift et al., 1979). As interações bióticas entre os diversos organismos que habitam o solo, em última análise, influenciam seu desempenho em uma série de funções ecossistêmicas, como a decomposição e ciclagem de nutrientes (Nielsen et al., 2011). Através da atuação complementar desses organismos nessas e em outras funções, serviços ecossistêmicos caros para a humanidade são fornecidos, entre eles, a formação do solo, infiltração da água, supressão de patógenos, degradação de poluentes e regulação do clima (Barrios, 2007). Embora os solos possam parecer altamente resilientes, seu funcionamento eficaz pode ser frágil e comprometido por degradações causadas pelas mudanças globais (Nielsen et al., 2015). A perda de biodiversidade do solo pode comprometer a multifuncionalidade e sustentabilidade dos ecossistemas (Wagg et al., 2014). No entanto, o conhecimento sobre esses aspectos em ecossistemas tropicais é escasso e ainda esbarra no pouco conhecimento existente sobre a composição e ecologia dos representantes dessa biota.

Entre os representantes mais abundantes e onipresentes da biota do solo, os colêmbolos (Collembola: Hexapoda) se distribuem de forma estratificada pelo solo (euedáficos), entre o solo e a serapilheira (hemiedáficos) e acima da serapilheira (epiedáficos) (Hopkin, 1997; Petersen, 2002). Com atributos selecionados evolutivamente para lidar com esses hábitos de vida, esses microartrópodes podem interagir com diferentes níveis tróficos e atuar em diferentes aspectos da formação e transformação do solo (Hopkin, 1997; Potapov et al., 2020a). O conhecimento desses hábitos, e de suas interações com o meio abiótico e biótico, permitem que tenhamos percepções das condições ecológicas do solo, o que os une a outros artrópodes como indicadores biológicos úteis para avaliar a qualidade do solo (Menta et al., 2018). Isso porque a ideia básica em torno dos bioindicadores do solo é que quando os fatores do solo (ex. alterações no pH) afetam a composição e estrutura da comunidade, a composição e estrutura da comunidade pode expressar informações sobre alterações nos fatores do solo (van Straalen, 1997).

Contribuindo para o conhecimento dessas relações, diversos estudos têm evidenciado que a fauna de colêmbolos pode responder às mudanças na química do solo (Cassagne et al., 2003; Van Straalen & Verhoef, 1997), na qualidade da matéria orgânica (Chagnon et al., 2000a; Chauvat et al., 2014; Hasegawa, 2002; Ponge et al., 1993) e nas condições microclimáticas e configuração do microhabitat (Pflug & Wolters, 2001; Verhoef & van Selm, 1983). A composição e estrutura da comunidade de colêmbolos

pode ser impactada por atividades que afetam esses fatores, como pela mudança e intensificação do uso do solo (Oliveira et al., 2010; Ponge et al., 2003; Sousa et al., 2004; Tsiafouli et al., 2014), e pela adição de nutrientes limitantes em ecossistemas naturais (Nielsen et al., 2015; Ochoa-Hueso et al., 2014; van der Wal et al., 2009; Xu et al., 2009).

Em ecossistemas temperados, onde a maior parte dos estudos com adição de nutrientes se concentram, os efeitos da adição de N na diversidade de microartrópodes em solos campestres ainda são inconsistentes, podendo ser negativos ou positivos (Eisenhauer et al., 2012). Já os efeitos da adição de nutrientes para a abundância e densidade de colêmbolos variam entre ecossistemas. Por exemplo, a abundância de colêmbolos do solo pode aumentar em decorrência da adição de N mais P em florestas tropicais (Jacquemin et al., 2012), da adição de P em florestas temperadas subúmidas (Uffe N. Nielsen et al., 2015) e da adição de N em campos temperados (Cole et al., 2008, 2005; van der Wal et al., 2009) e ecossistemas mediterrâneos semiáridos (Ochoa-Hueso et al., 2014). Neste último caso, no entanto, o aumento da carga de N pode afetar negativamente a abundância de colêmbolos, assim como em florestas temperadas (Deleporte & Tillier, 1999; Lindberg & Persson, 2004; Xu et al., 2009). Além disso, o efeito da adição de nutrientes também pode afetar a composição e estrutura da comunidade de colêmbolos (Sun et al., 2020), com efeitos que podem perdurar por muitos anos após cessar as adições (Roos et al., 2020). Embora ainda não compreendamos bem as consequências disso para o funcionamento dos ecossistemas, estudos mostram que modificações na composição de espécies de colêmbolos podem afetar mais as funções ecossistêmicas do que mudanças na riqueza de espécies (Eisenhauer et al., 2011).

O conhecimento da composição das comunidades de colêmbolos em ecossistemas tropicais, no entanto, ainda tem esbarrado no avanço taxonômico desse grupo (Potapov et al., 2020a). Das mais de 9.000 espécies já descritas no mundo (Bellinger et al., 2020), 370 foram descritas ou reconhecidas no Brasil, onde os registros se concentram em ecossistemas da região nordeste, sudeste e na Amazônia. As regiões Sul e Centro-oeste são as que possuem menos registros e, na região core do Cerrado brasileiro (nos estados de Goiás e no Distrito Federal), o registro em nível de espécie é inexistente (Zeppelini et al., 2020). Com isso, estudos que investigam aspectos ecológicos da fauna de colêmbolos geralmente ficam limitados a uma resolução taxonômica mais grosseira, prejudicando muitas vezes a observação de padrões mais refinados.

Contornando em parte essa dificuldade e complementando os estudos clássicos de diversidade, recentes pesquisas ecológicas têm focado não apenas na identificação de espécies, mas também na identificação de atributos funcionais (Heiniger et al., 2014; Salmon and Ponge, 2012; Vandewalle et al., 2010; Widenfalk et al., 2016, 2015; Winck et al., 2017). Atributos funcionais são propriedades bem definidas (morfológicas, fenológicas e fisiológicas) e mensuráveis dos organismos, usadas comparativamente entre as espécies da comunidade, e que influenciam fortemente o desempenho dos organismos (McGill et al., 2006). O avanço em estudos utilizando a abordagem funcional se justifica também pelo fato de que mensurações clássicas da biodiversidade (riqueza de espécies e índices de diversidade como o de Shannon e o de Simpson) baseiam-se basicamente nos pressupostos que: (I) todas as espécies são iguais (apenas a abundância relativa estabelece a importância de cada espécie) e (II) todos os indivíduos são iguais (independente do seu tamanho) (Magurran, 2005). Já a utilização de atributos funcionais permite: (I) identificar os mecanismos envolvidos na distribuição das espécies; (II) comparar o desempenho funcional inter e intraespecífico nos ecossistemas e; (III) identificar padrões funcionais que por fim auxiliem a prever possíveis mudanças na composição das comunidades e no funcionamento dos ecossistemas após distúrbios (McGill et al., 2006). Além disso, enquanto os indicadores taxonômicos (como uma lista de táxons) não podem ser facilmente extrapolados e aplicados para diferentes regiões, atributos funcionais podem (Statzner et al., 2001).

Com o crescente reconhecimento da abordagem funcional, cada vez mais a diversidade de atributos funcionais dentro de uma comunidade, genericamente referida como “diversidade funcional” (Petchey and Gaston, 2006), vem sendo quantificada e reconhecida como um índice com maior poder explicativo dos padrões da comunidade do que os índices de diversidade convencionais (Cadotte et al., 2011; Gagic et al., 2015; Mason and De Bello, 2013). A diversidade funcional pode ser medida de várias maneiras (Mouchet et al., 2010), e o seu poder se apoia no pressuposto de um elo mecanicista entre a diversidade e os fenômenos ecológicos em questão (Cadotte et al., 2011). Isto porque a análise de atributos funcionais permite também inferir sobre os mecanismos envolvidos nos processos de montagem das comunidades (de Bello et al., 2009; Pillar et al., 2009). Comunidades com espécies que são mais semelhantes em atributos funcionais do que o esperado se as espécies fossem “montadas” ao acaso, a partir de um pool maior de espécies, apresentam uma convergência de atributos. Supõe-se que a convergência seja

influenciada por uma forte filtragem ambiental, permitindo que apenas espécies com um subconjunto particular de atributos tenham sucesso de estabelecimento (Cornwell et al., 2006). Em contrapartida, comunidades de espécies que possuem atributos menos semelhantes entre si do que o esperado, apresentam uma divergência de atributos. A divergência, por sua vez, é geralmente interpretada como a influência evolutiva de interações bióticas (ex.: competição), podendo ser um indicativo de limitação de similaridade e particionamento de nicho entre as espécies (Belyea & Lancaster, 1999; HilleRisLambers et al., 2012).

Padrões de convergência de atributos em colêmbolos do solo podem surgir pela filtragem em decorrência de distúrbios frequentes (Widenfalk et al., 2015), ou mesmo pela influência da produtividade primária e da qualidade da serapilheira (Abgrall et al., 2017). Já a divergência de atributos em colêmbolos pode surgir por competição em ambientes com baixa heterogeneidade ambiental (Widenfalk et al., 2016). O uso da abordagem funcional em comunidades do solo no Brasil, embora ainda incipiente, já evidenciou que a comunidade de colêmbolos epigéicos podem ser estruturadas funcionalmente tanto por filtros ambientais como por interações bióticas ao longo de diferentes usos da terra em ecossistemas subtropicais (Winck et al., 2017). No entanto, embora estudos já tenham mostrado a eficiência de métodos operacionais para detectar padrões de divergência em atributos funcionais, indicando a atuação de interações bióticas, ou mesmo da heterogeneidade ambiental, na configuração das comunidades biológicas (Pillar et al., 2009; Podgaiski et al., 2013; Winck et al., 2017), ainda não compreendemos bem, como no caso de colêmbolos, como estes organismos interagem com o meio biótico e abiótico.

Avanços de técnicas analíticas, como as baseadas na razão de isótopos estáveis de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) e nitrogênio ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), tem contribuído para ampliarmos a compreensão do nicho trófico, uma dimensão importante do nicho ecológico das espécies (Boecklen et al., 2011; Newsome et al., 2012). Isso porque, quando comparadas a um padrão internacional, a razão de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ e $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ de um consumidor nos fornece uma assinatura isotópica ($\delta\%$) que indica sua posição trófica, na medida em que, em decorrência de processos fisiológicos, as concentrações de ^{13}C variam entre recursos basais e as de ^{15}N aumentam ao longo dos níveis da cadeia alimentar (Layman et al., 2012). Embora as variações naturais dessas razões isotópicas não possam identificar as interações tróficas exatas entre as espécies, elas representam dimensões chave do nicho

trófico, indicando potenciais sobreposições ou particionamento de nicho entre as espécies (Newsome et al., 2007).

Em ecossistemas temperados, a aplicação de análises isotópicas tem desvendado a estrutura trófica de vários grupos de animais do solo (Potapov et al., 2019). Estas análises têm revelado que os colêmbolos, embora considerados principalmente como fungívoros (Rusek, 1998), possuem uma pronunciada variação de especialização trófica entre espécies, algumas podendo incorporar C recém fixado das raízes, se alimentar de bactérias, algas, e até de outros animais do solo (Chahartaghi et al., 2005; Ferlian et al., 2015; Pollierer et al., 2009). Em florestas temperadas, a posição trófica dos colêmbolos pode ser conservada e relacionada ao modo de vida (ou seja, euedáficos, hemiedáficos e epiedáficos) e a identidade taxonômica, permitindo a classificação de guildas funcionais baseadas em famílias ou até mesmo ordens (Potapov et al., 2016). No entanto, até então não sabemos se isso pode ser extrapolado para outros ecossistemas, ao passo que também não compreendemos como as mudanças globais podem afetar essas relações tróficas.

Para elucidar melhor esses aspectos, métricas baseadas em isótopos estáveis em nível de comunidade mostram-se promissoras (Jackson et al., 2011; Layman et al., 2007). Isso por que essas métricas podem informar, entre outras coisas, a diversidade, similaridade e uniformidade do nicho trófico dos membros da comunidade (Layman et al., 2007) e, a partir de inferências Bayesianas, calcular a largura do nicho isotópico das espécies ou da comunidade (Jackson et al., 2011). Além de revelar importantes percepções da estrutura dentro de teias tróficas, essa abordagem pode acessar variações na diversidade e/ou redundância dentro e entre teias tróficas (Layman et al., 2007). Utilizando essa abordagem, Korotkevich et al. (2018), pela primeira vez, evidenciaram que distúrbios antrópicos relacionados às mudanças do uso da terra podem colapsar a estrutura do nicho trófico de colêmbolos edáficos, criando comunidades com pouca diferenciação de nicho. Não está claro ainda, como essas mudanças podem afetar as funções ecossistêmicas nesse e em outros contextos relacionados às mudanças globais.

Embora os colêmbolos estejam envolvidos em uma série de processos ecossistêmicos, sua efetiva contribuição para as taxas em que esses processos ocorrem não é frequentemente quantificadas e podem variar entre biomas e métodos experimentais (Potapov et al., 2020). No entanto, pelo seu consumo de microrganismos e detritos orgânicos, os colêmbolos podem disponibilizar nutrientes no solo (Hassall et al., 2006; Rusek, 1998). Apesar da direta contribuição dos colêmbolos na decomposição e ciclagem

de nutrientes ser significativamente menor do que a dos microrganismos, acredita-se que eles são um dos principais agentes que regulam o compartimento microbiano (Thakur & Geisen, 2019), mantendo a biomassa microbiana em um estado ativo (Kaneda and Kaneko, 2008). Juntamente com outros abundantes representantes da mesofauna do solo, como os ácaros, colêmbolos podem estimular a decomposição da serapilheira (Petersen & Luxton, 1982). Embora esse efeito possa estar ligado intimamente à qualidade inicial da serapilheira, ainda não é simples determinar como os fatores de qualidade modulam a atuação da mesofauna na decomposição. Isso porque esses microartrópodes podem estimular a decomposição da serapilheira menos lignificada e rica em nutrientes (Fujii et al., 2018, 2016; Schädler & Brandl, 2005), mas também ter um papel na decomposição da serapilheira mais recalcitrante (Milcu and Manning, 2011; Yang and Chen, 2009).

A mesofauna do solo é considerada um significativo condutor da decomposição da serapilheira em florestas tropicais (Powers et al., 2009), no entanto, seu papel na decomposição em ecossistemas savânicos ainda não é conhecido. Outra lacuna que temos é saber como os fatores de qualidade da serapilheira podem mediar a atuação dessa fauna na decomposição em ecossistemas savânicos tropicais. Nesses ecossistemas, onde há uma sazonalidade climática marcada e grande parte da vegetação cresce em solos distróficos, as plantas normalmente possuem mecanismos para conservar nutrientes e produzem uma serapilheira com altas razões C:N e C:P, que por sua vez decompõe mais lentamente quando comparada a serapilheira de florestas tropicais (Bustamante et al., 2006; Chapin et al., 2011; Nardoto et al., 2006). Como já se sabe que a entrada combinada de N e P em vegetações de cerrado sentido restrito pode afetar esse mecanismo, levando a uma produção de serapilheira com maior qualidade (Jacobson et al., 2011; Kozovits et al., 2007), resta saber como os diferentes atores do solo são impactados por essas mudanças e como atuam no processo de decomposição nesses ecossistemas. Assim como para as demais questões levantadas anteriormente, experimentos de longa duração com tratamentos de adição de nutrientes podem ser promissores para responder isso.

HISTÓRICO DO EXPERIMENTO DE ADIÇÃO DE NUTRIENTES

As parcelas experimentais de adição de nutrientes, onde os estudos da tese foram conduzidos, se localizam em uma área cerrado sentido restrito da Reserva Ecológica do IBGE (RECOR-IBGE), Brasília, Distrito Federal, localizadas entre as coordenadas 15°55'34,09''S, 47°52'20,98''W. Essas parcelas foram estabelecidas pelo projeto

“Estudo dos Efeitos das Mudanças Globais que Determinam a Estrutura e o Funcionamento de Ecossistemas de Cerrado” (IAIPRONEX), implementado na RECOR em 1998. O delineamento experimental foi o de blocos inteiramente casualizados, onde as parcelas experimentais foram fertilizadas com nitrogênio (+N), fósforo (+P), cálcio (Calagem) e a combinação de nitrogênio com fósforo (+NP) (**Figura 1**).

O delineamento consistiu em quatro parcelas (réplicas) de cada tratamento e controle, totalizando 20 parcelas com 15 x 15 m de tamanho e ao menos 10 m de distância entre si. As parcelas foram divididas em nove subparcelas de 5 x 5 m para fins amostrais. As parcelas dos tratamentos receberam a adição de nitrogênio (+N = 100 kg de N ha.ano⁻¹ como (NH₄)₂SO₄), fósforo (+P = 100 kg de P ha.ano⁻¹ como Ca(H₂PO₄)₂ + CaSO₄·2H₂O), nitrogênio e fósforo combinados (+N +P = 100 kg de N + 100 kg de P ha.ano⁻¹ nas formas mencionadas) e cálcio (Calagem = 4000 kg de calcário dolomítico (60%) e CaSO₄·2H₂O (40%)). As adições ocorreram a lanço anualmente entre 1998 e 2006, com adições no início e ao fim do período chuvoso. Houve uma paralização nas adições, possibilitando avaliações do efeito residual dos nutrientes ao longo do tempo no solo e na vegetação. Em novembro de 2017 (início do período chuvoso) e abril de 2018 (fim do período chuvoso) as adições foram retomadas para avaliar o efeito de novas entradas de nutrientes. Apenas metade do cálcio foi aplicado na retomada das adições, visto que ainda existia um efeito residual da calagem nas propriedades do solo (Mello, 2019).

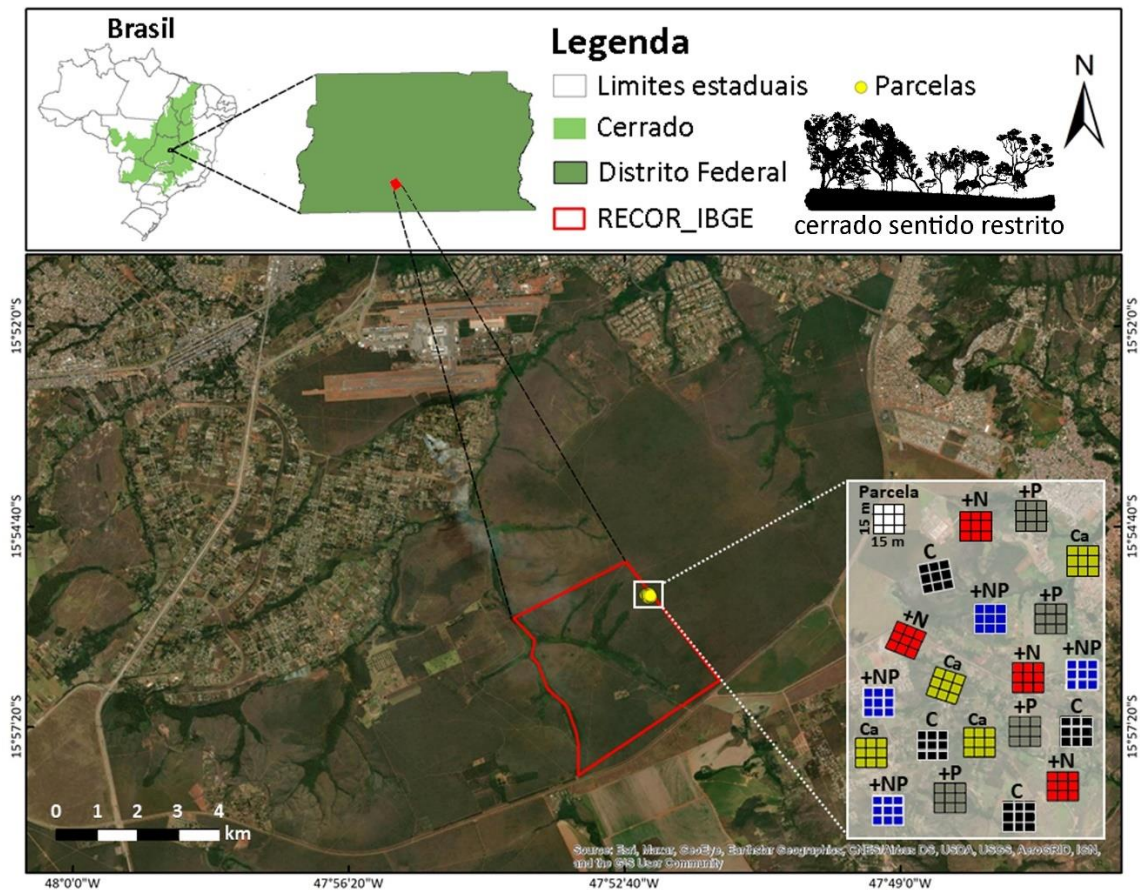


Figura 1. Parcelas experimentais de adição de nutrientes estabelecidas em um cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR-IBGE).

No início do experimento, em 1998, as parcelas não diferiam significativamente nas concentrações de nutrientes do solo e tinham uma composição e estrutura vegetal semelhante. Cinco espécies arbóreas dominaram as parcelas experimentais. Entre elas, três brevidecíduas (*Blepharocalyx salicifolius* Berg, Myrtaceae; *Caryocar brasiliense* Camb., Caryocaraceae; *Qualea parviflora* Mart., Vochysiaceae) e duas sempre-verdes (*Schefflera macrocarpa* Seem, Araliaceae e *Ouratea hexasperma* (St. Hil.) Baill., Ochnaceae) (Kozovits et al., 2007). Queimadas acidentais ocorreram na área em 1994, antes do início do experimento, e em 2005 e 2011, possivelmente afetando a cobertura de plantas do estrato herbáceo-arbustivo (Mello, 2019). O aspecto da estrutura de algumas das parcelas de cada tratamento e controle pode ser visto na **Figura 2**.

Estudos realizados entre 1998 e 2006 revelaram que: (I) houve um aumento significativo da área foliar total nas cinco espécies arbóreas dominantes no tratamento +N (Bucci et al., 2006); (II) Houve uma diminuição da eficiência da reabsorção de N em duas espécies (*Q. parviflora* e *B. salicifolius*) no tratamento +NP, onde a qualidade da

serapilheira e sua taxa de decomposição aumentaram (Jacobson et al., 2011; Kozovits et al., 2007); (III) Houve uma diminuição significativa da diversidade de espécies vegetais nos tratamentos +N e +NP (Bustamante et al., 2012b; Jacobson et al., 2011); (IV) Houve redução no investimento em raízes finas de plantas em tratamentos +P e +NP em períodos secos (Bustamante et al., 2012b); (V) O crescimento de capim flechinha (*Echinolaena inflexa* (Poir.) Chase), gramínea nativa C3, foi estimulado pelo tratamento +N, ao passo que +P e +NP promoveram a invasão de capim gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv.), gramínea C4 exótica (Bustamante et al., 2012b).



Figura 2. Vista de uma das réplicas de cada tratamento e controle na área experimental.

Após oito anos sem fertilização (2015), uma alta cobertura de *E. inflexa* ainda foi observada em + N. Também foi observada alta cobertura de *M. minutiflora* em +P, +NP, e na calagem, onde a cobertura era anteriormente baixa. O aumento de *M. minutiflora* na calagem veio às custas da redução de *E. inflexa*. Nesse período, o solo ainda mantinha altos níveis de fósforo em tratamentos +P e +NP. Também foi observado um efeito residual sobre os fatores químicos do solo no tratamento de calagem, onde o pH permaneceu elevado, promovendo as altas concentrações de Ca^{2+} e Mg^{+} (Mello, 2019).

Estudos realizados após a retomada da adição de nutrientes (2017) mostraram até então que a calagem promove o aumento da riqueza e diversidade bacteriana, mas reduz a diversidade de arqueias (Silveira et al., 2020).

OBJETIVO E ESTRUTURA DA TESE

A presente tese teve como objetivo investigar a resposta taxonômica, funcional e trófica da fauna de colêmbolos epigéicos à adição de nutrientes (N, P, N+P e calagem), avaliando também sua atuação, juntamente a mesofauna do solo, na decomposição da serapilheira foliar em um cerrado sentido restrito.

No **capítulo 1**, amostramos colêmbolos epigéicos antes e depois da retomada da adição de nutrientes para avaliar como o efeito residual (11 anos sem adição de nutrientes) e a curto prazo da adição de nutrientes afetam a atividade, estrutura e diversidade taxonômica e funcional das comunidades locais de colêmbolos. Esperávamos que a fauna de colêmbolos fosse afetada em seus aspectos taxonômicos e funcionais principalmente nos tratamentos com adição de N+P e calagem, onde mudanças na vegetação, na qualidade da serapilheira e nas propriedades químicas e biológicas do solo foram afetadas de forma mais expressiva ao longo do experimento. Além disso, utilizamos métodos para detectar se gradientes gerados nesses fatores ambientais geraram padrões de convergência ou divergência de atributos funcionais na comunidade de colêmbolos sob o efeito residual e a curto prazo da adição de nutrientes. Por fim, unindo os dados dos dois períodos avaliados, também analisamos se os fatores do solo, da matéria orgânica e da biomassa microbiana explicam as variações taxonômicas e funcionais da fauna de colêmbolos epigéicos nesse ecossistema. Na **Figura 3** apresentamos um esquema gráfico que sintetiza a metodologia adotada nesse estudo.

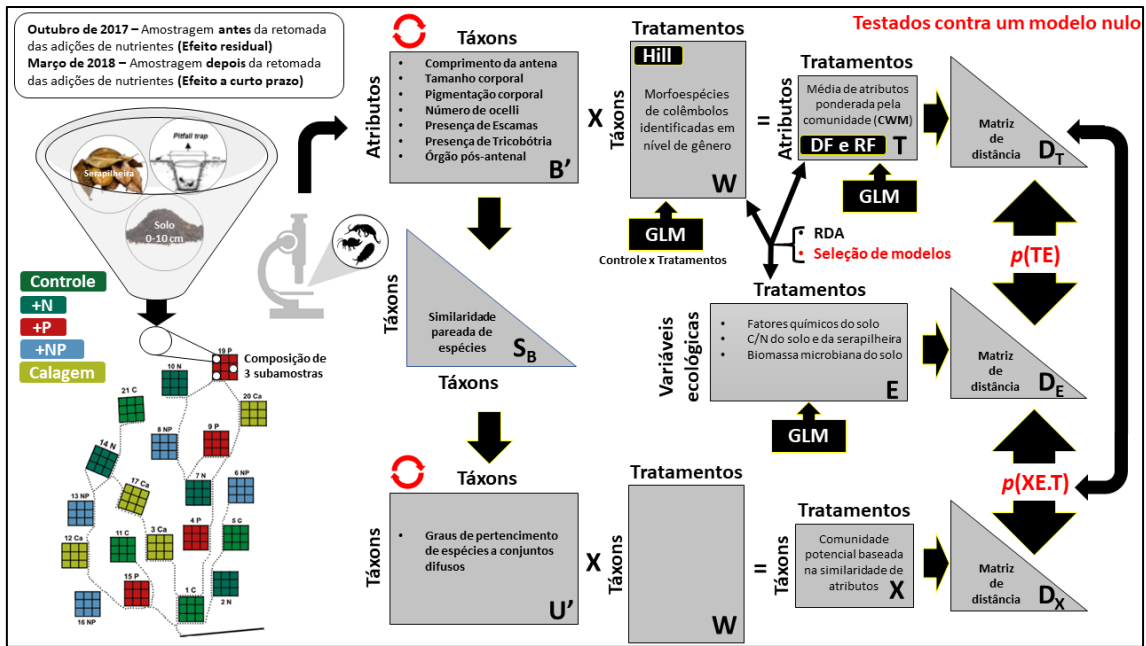


Figura 3. Metodologia aplicada no Capítulo 1. Hill = riqueza e diversidade de espécies calculadas com *hill numbers* (qD); GLM = Modelo linear generalizado (família *Gaussian*, *link* = “*identity*”); RDA = análise de redundância; DF = Diversidade Funcional; RF = Redundância Funcional; $p()$ = correlação de matrizes para detectar padrões de convergência (TE) e divergência (XE.T) de atributos funcionais (antes e depois da retomada das adições de nutrientes). A significância dos padrões foi testada contra um modelo nulo após permutações das matrizes B’ e U’. A seleção de modelos foi aplicada para o conjunto dos dados dos dois períodos amostrados.

No **capítulo 2**, amostramos e selecionamos morfoespécies de colêmbolos epigéicos comuns entre tratamentos e controle para avaliar o efeito do legado da adição de nutrientes na estrutura trófica das comunidades locais de colêmbolos. Para isso, métricas baseadas em isótopos estáveis de C e N, que avaliam aspectos do nicho trófico (“nicho isotópico”) dos colêmbolos, foram calculadas. Esperávamos que o legado do efeito da adição de nutrientes na vegetação, qualidade da matéria orgânica e nos fatores químicos e biológicos do solo, principalmente nos tratamentos de N+P e calagem, alterasse as métricas isotópicas, refletindo impactos nas interações tróficas das comunidades locais de colêmbolos. Adicionalmente, utilizamos a composição isotópica para desvendar, pela primeira vez, os aspectos da estrutura trófica de colêmbolos em uma savana tropical. Na **Figura 4** apresentamos um esquema gráfico que sintetiza a metodologia adotada nesse estudo.

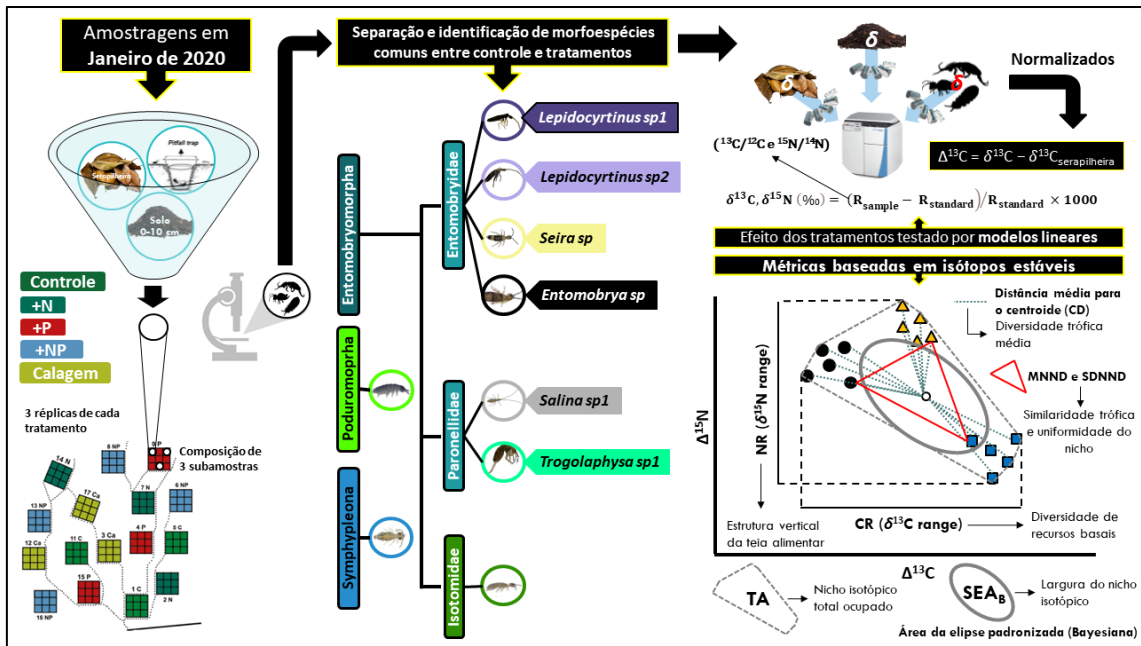


Figura 4. Metodologia aplicada no Capítulo 2. As métricas isotópicas foram utilizadas para avaliar o efeito dos tratamentos na estrutura do nicho trófico das comunidades locais de colêmbolos. A área total (TA) e a área da elipse padronizada (SEA_B) também foram utilizadas para avaliar a largura de nicho dos táxons avaliados e desvendar a estrutura trófica de colêmbolos epigéicos na área estudada.

No **capítulo 3**, realizamos um experimento de exclusão de fauna com bolsas de decomposição, com diferentes tamanhos de malha, para avaliar o papel da mesofauna do solo na decomposição da serapilheira foliar de cerrado e sua resposta à adição de nutrientes. Levando em conta que o legado da adição de nutrientes afetou a vegetação e a qualidade da serapilheira, principalmente no tratamento de adição de N+P, analisamos os parâmetros iniciais de qualidade da serapilheira para avaliar se estes explicam as taxas de decomposição quando os microrganismos e a fauna atuam juntos ou separadamente. Na **Figura 5** apresentamos um esquema gráfico que sintetiza a metodologia adotada nesse estudo.

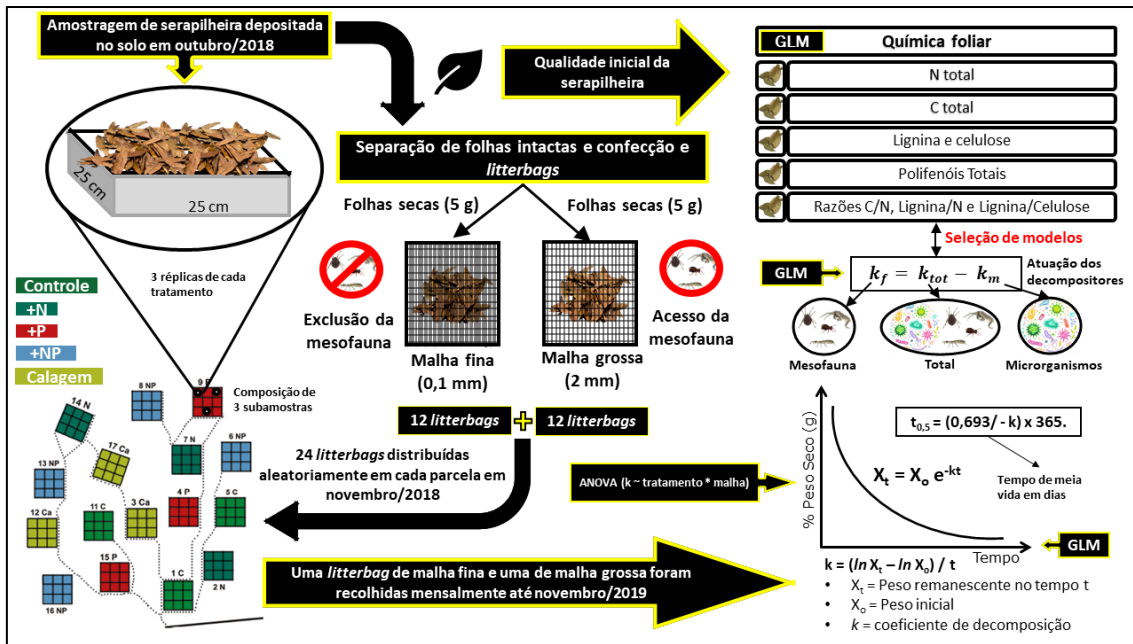


Figura 5. Metodologia aplicada no Capítulo 3. Os modelos lineares generalizados (GLM) foram aplicados para testar o efeito dos tratamentos na qualidade inicial da serapilheira, no peso remanescente foliar mensalmente e nas taxas de decomposição mediadas pelos microrganismos, mesofauna e total.

RESULTADOS E DISCUSSÃO GERAL

No Capítulo 1, observamos que a calagem foi o principal tratamento que afetou significativamente os aspectos taxonômicos e funcionais da fauna de colêmbolos epigéicos em uma vegetação de cerrado. Houve um declínio significativo da atividade de colêmbolos, principalmente da ordem Entomobryomorpha, tanto antes (efeito residual) como depois (efeito a curto prazo) da retomada da aplicação da calagem. Efeito esse que veio acompanhado, principalmente, pelo aumento do pH e pela diminuição significativa da biomassa microbiana do solo. De fato, esses fatores, juntamente com a qualidade da matéria orgânica, normalmente estão associados a variações da composição e estrutura da comunidade de colêmbolos em outros ecossistemas (Cassagne et al., 2003; Chagnon et al., 2000a; Chagnon et al., 2001; Ochoa-Hueso et al., 2014). Apesar de poderem acessar uma variedade de recursos alimentares (Ferlian et al., 2015), colêmbolos podem depender de fungos e bactérias para suprir suas demandas energéticas (Chen et al., 1995). Colêmbolos Entomobryomorpha, por exemplo, podem consumir quantidades consideráveis de bactérias (Crotty et al., 2011), o que explicaria o declínio da sua atividade na calagem.

Nenhum tratamento afetou significativamente a riqueza e diversidade de colêmbolos epigéicos. Por outro lado, todos os tratamentos afetaram significativamente a estrutura taxonômica dos colêmbolos sob o efeito residual dos nutrientes. Esse efeito na estrutura perdurou após a retomada da adição de nutrientes apenas nos tratamentos com adição de N+P e na calagem. Os principais fatores responsáveis pelas diferenças entre as comunidades de colêmbolos dos tratamentos e do controle (que se relacionou com a biomassa de Actinomicetos do solo) foram o pH (calagem) e o P total do solo (N+P). A diferença na estrutura da comunidade de colêmbolos na calagem, associada ao aumento de pH do solo, reforça que espécies de colêmbolos podem apresentar preferências de pH (Van Straalen, 1998; Van Straalen and Verhoef, 1997). Já a diferença na estrutura da comunidade em N+P, associada ao aumento de P total do solo, indica que algumas espécies podem ter se favorecido pelo aumento de recursos limitados por P. As consequências disso para o funcionamento do ecossistema ainda precisam ser investigadas, mas por ora, estudos apontam que a composição de colêmbolos pode afetar mais o funcionamento do ecossistema do que seu número de espécies (Eisenhauer et al., 2011).

A calagem foi o único tratamento que afetou significativamente a média (ponderada pela comunidade) de atributos funcionais dos colêmbolos (considerando todos os atributos), no entanto, esse efeito foi invertido entre os períodos. Uma média significativamente menor de atributos morfológicos e sensoriais, ligados a preferência de habitat e defesa contra predadores, foi observada antes, mas se tornou maior depois da retomada da aplicação da calagem (em comparação com o controle). Isso indica que após a retomada da aplicação da calagem, colêmbolos com atributos característicos de ambientes mais abertos (Salmon et al., 2014), ou seja, mais resistentes a dessecação (maior tamanho corporal) e mais protegidos contra luminosidade e radiação UV (maior pigmentação corporal e presença de escamas), foram favorecidos. Embora ainda não possamos confirmar, a abertura do habitat poderia estar associada ao avanço da invasão de capim gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv.) nas parcelas (Mello, 2019). Por outro lado, não se descarta que o efeito possa ter sido fisiológico, selecionando colêmbolos mais resistentes a variações de íons, desencadeadas pelo aumento do pH do solo, que pode afetar o balanço iônico e osmótico desses organismos (Van Straalen and Verhoef, 1997).

Detectamos uma divergência de atributos funcionais em colêmbolos sob o efeito residual da adição de nutrientes, gerados pelas alterações em fatores químicos do solo, da

matéria orgânica e da biomassa microbiana. Analisando a Diversidade Funcional das comunidades locais, constatamos que nenhum tratamento direcionou significativamente esse padrão, que foi maximizado por atributos ligados a preferência de habitat e defesa contra predadores (comprimento da antena, desenvolvimento da furca, número de ocelos e presença de tricobótria). Isso em teoria indica que interações estariam controlando como as espécies se associam, levando a uma limitação de similaridade entre elas (MacArthur and Levins, 1967; Pillar et al., 2009). Em colêmbolos isso pode se dar por competição em ambientes com baixa heterogeneidade ambiental (Widenfalk et al., 2016), no entanto, levando em conta a inerente heterogeneidade de vegetações de cerrado, supomos que esse não tenha sido o caso aqui. Na verdade, a própria heterogeneidade ambiental pode ser responsável por gerar padrões de divergência em atributos funcionais, possivelmente pela expansão de nichos ecológicos e diversificação dos recursos disponíveis (Podgaiski et al., 2013). Seguindo essa lógica, uma ampliação de nicho e diversificação de recursos, sob o efeito residual da adição de nutrientes, permitiu a coexistência de colêmbolos com atributos distintos no que se refere a habilidade sensorial de detectar recursos e se defender contra predadores.

Substituindo o comprimento da antena pela presença de escamas, os mesmos atributos funcionais que maximizaram a divergência antes, foram influentes para detectar um padrão de convergência de atributos sob o efeito a curto prazo da adição de nutrientes. Nesse caso, a teoria aponta para a atuação de um filtro ambiental (Keddy, 1992). A convergência de atributos funcionais em colêmbolos pode surgir em ambientes com distúrbios frequentes (Widenfalk et al., 2015), mas mesmo sob um forte gradiente abiótico, esse padrão pode se relacionar a atributos de plantas que conferem produtividade e qualidade da serapilheira (Abgrall et al., 2017). Aqui, não conseguimos confirmar o exato mecanismo que levou a convergência de atributos a curto prazo, mas conseguimos constatar que as comunidades de colêmbolos nos tratamentos de adição de P e N+P eram mais redundantes funcionalmente do que a do controle. Isso pode ter surgido pelo efeito que esses nutrientes tiveram na qualidade da serapilheira (Jacobson et al., 2011; Kozovits et al., 2007) e na disponibilidade de recursos, ao afetar a diversidade e cobertura de plantas e a produção de raízes finas (Bustamante et al., 2012). Não podemos afirmar que a maior redundância funcional das comunidades de colêmbolos nesses tratamentos direcionou o surgimento do padrão de convergência, mas se sim, isso indicaria que o P foi um elemento chave no processo que gerou esse padrão.

Unindo os dados dos dois períodos analisados, constatamos que o pH, juntamente com fatores correlacionados a ele, em especial a razão C/N do solo, podem explicar as variações na atividade total dos colêmbolos epigéicos. Uma atividade menor de colêmbolos foi encontrada em locais com pH e razão C/N do solo elevados. Assim como outros artrópodes do solo (Van Straalen and Verhoef, 1997), os colêmbolos parecem ser influenciados pela variação do pH do solo em diversos ecossistemas (Cassagne et al., 2003; Chagnon et al., 2001; Chagnon et al., 2000b; Martins da Silva et al., 2016; Ochoa-Hueso et al., 2014), efeito que pode estar associado a um balanço iônico e osmótico sensível a variações de íons H^+ (Van Straalen and Verhoef, 1997). A atividade de colêmbolos da ordem Poduromorpha e Symphypleona também foi explicada por variações no P total e na biomassa de fungos saprofíticos do solo. O aumento desses dois fatores se relacionou positivamente com a atividade de Symphypleona e negativamente com a atividade de Poduromorpha. Essa relação inversa entre colêmbolos Symphypleona e Poduromorpha ao menos corrobora em parte os estudos isotópicos que mostram que esses grupos possuem nichos tróficos distintos (Potapov et al., 2016).

O aumento do P total e da biomassa de fungos saprofíticos do solo também se relacionou inversamente com a Diversidade e Redundância Funcional dos colêmbolos epigéicos. Colêmbolos mais redundantes funcionalmente foram encontrados onde o P e a biomassa de fungos eram mais elevados. Essa relação pode indicar uma maior atividade de colêmbolos com atributos mais efetivos no forrageamento desses microrganismos. Por outro lado, isso pode simplesmente refletir o aumento da atividade de colêmbolos Symphypleona. Embora não compreendamos bem os mecanismos por trás dessas relações, o conjunto dos nossos resultados ao menos evidenciam que o pH e o P do solo parecem ser elementos chave para a compreensão dos aspectos ecológicos da fauna de colêmbolos em cerrado. Uma síntese gráfica dos resultados deste capítulo pode ser visualizada na **Figura 6**.

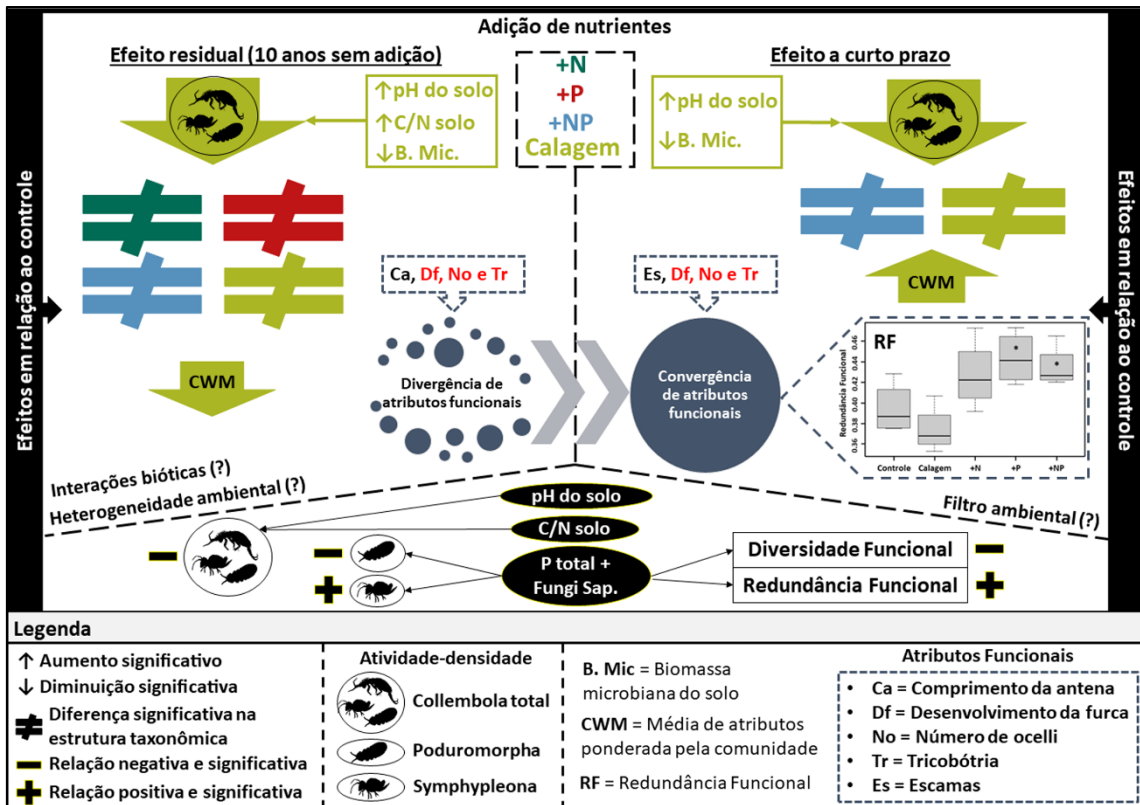


Figura 6. Resumo gráfico dos principais resultados encontrados no capítulo 1 da tese.

No **Capítulo 2**, nossas expectativas foram contrariadas em parte, visto que as métricas isotópicas das comunidades locais de colêmbolos também foram afetadas pela adição separada de N e P, onde uma redução do nicho isotópico foi observada. Esse efeito foi mais notável no tratamento com adição de N, devido aos baixos valores de CR e MNND, indicando que os colêmbolos dessa comunidade estavam acessando uma menor diversidade de recursos basais e se tornando semelhantes em suas preferências tróficas. Não compreendemos ainda o mecanismo por trás desses efeitos, mas supomos que possa estar ligado a mudanças na disponibilidade ou qualidade dos recursos. Colêmbolos podem se alimentar de microrganismos que acessam exsudados de raízes e essa relação pode ser afetada pela fertilização na medida em que a disponibilidade desse recurso diminui, levando os colêmbolos presumidamente a se alimentarem das próprias raízes (Lemanski and Scheu, 2014). Suspeitamos que, se isso ocorreu no nosso estudo, poderia ter relação com mudanças na cobertura vegetal, como pelo aumento da frequência de gramíneas nativas C₃ em detrimento das C₄ no tratamento de adição de N (Bustamante et al., 2012b). No entanto, é plausível pensar que mudanças na qualidade dos recursos podem ter ocorrido, visto que alguns detritívoros do solo podem mudar sua dieta se os recursos ficam

escassos, mas também se eles se tornam mais palatáveis (Endlweber et al., 2009; Scheu and Folger, 2004).

Na calagem, houve uma diminuição da estrutura vertical da cadeia alimentar e uma grande proporção de membros da comunidade apresentaram preferências tróficas similares. Assim como a comunidade de colêmbolos no tratamento com adição de N+P, que não teve suas métricas isotópicas alteradas, a comunidade da calagem teve seu nicho isotópico deslocado em relação ao controle, indicando que os colêmbolos incorporaram novos recursos basais. Como o deslocamento se deu através de um enriquecimento de ^{13}C na composição isotópica dos colêmbolos, supomos que houve uma incorporação maior de fontes C_4 em relação ao controle, possivelmente explicado pela invasão e aumento da cobertura de capim gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv) nesses tratamentos (Bustamante et al., 2012b; Mello, 2019).

Nosso estudo revelou que as métricas baseadas em isótopos estáveis de C e N, aplicadas em colêmbolos do solo, podem ser potenciais ferramentas para indicar a entrada de nutrientes em ecossistemas savânicos. Além disso, pela primeira vez, começamos a desvendar a estrutura trófica de colêmbolos em um ecossistema savânico tropical. Normalizada pela serapilheira, a composição isotópica dos colêmbolos analisados aqui posicionam estes em uma estrutura trófica semelhante à encontrada em florestas temperadas, reforçando a ideia de que a posição trófica desses organismos pode ser conservada taxonomicamente (Potapov et al., 2016). Assim como nas florestas temperadas, os colêmbolos Poduromorpha ocupam níveis tróficos mais elevados, indicando o consumo de matéria orgânica altamente processada por microrganismos, ao passo que os Symphypleona são mais basais, podendo indicar o consumo de microalgas, plantas ou fungos. Os colêmbolos Entomobryomorpha foram mais variáveis e, diferente das florestas temperadas, os da família Isotomidae aqui apresentaram o nível trófico mais elevado (Potapov et al., 2016). Uma síntese gráfica dos resultados deste capítulo pode ser visualizada na **Figura 7**.

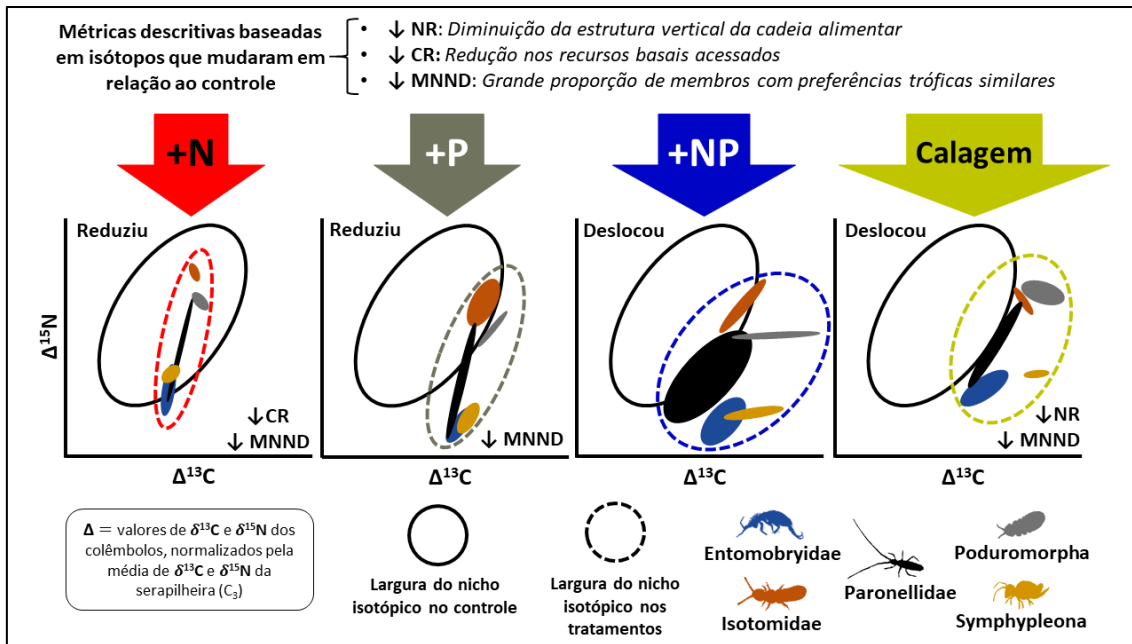


Figura 7. Resumo gráfico dos principais resultados encontrados no Capítulo 2.

No capítulo 3, nós reforçamos as evidências de estudos anteriores que observaram uma taxa de decomposição da serapilheira mais acelerada quando N e P são adicionados em conjunto no cerrado (Jacobson et al., 2011), mas não quando adicionados separadamente (Kozovits et al., 2007). A contribuição que trazemos neste estudo é evidenciar que, quando discriminamos a contribuição dos microrganismos e da mesofauna do solo no processo, observamos que é a mesofauna que impulsiona esse aumento na taxa de decomposição. Semelhante a um estudo em floresta tropical, constatamos que a mesofauna decompositora pode ser mais limitada por N e P do que os microrganismos (Barantal et al., 2014). Na realidade, o que os nossos resultados sugerem é que os microrganismos são mais limitados por N, visto que ao longo do tempo eles estimularam significativamente as taxas de decomposição nos tratamentos com adição de N e N+P. Assim como sugerem outros estudos, a adição combinada de N e P pode ter estimulado a respiração microbiana (devido ao N) e aumentado a intensidade do forrageamento de detritívoros por uma serapilheira altamente colonizada por microrganismos (Fanin et al., 2012), explicando o porquê do efeito significativo da mesofauna na decomposição ter ocorrido nos últimos meses do nosso experimento. Por algum motivo que ainda não compreendemos, no entanto, a atuação da mesofauna foi inibida no tratamento com adição apenas de N. Por hora, alguns estudos apontam que elevadas adições de N podem resultar em uma redução da atividade alimentar de

detrítivos (Jia et al., 2019) e até simplificar a teia alimentar do solo (Eisenhauer et al., 2012), o que indicam nossos resultados do **Capítulo 2** para colêmbolos, um dos representantes mais onipresentes da mesofauna.

Apesar da atuação da fauna do solo na decomposição poder estar relacionada a qualidade inicial da serapilheira (Zhang et al., 2015), nossos resultados apontam que nessa vegetação de cerrado nenhum dos fatores de qualidade que avaliamos explica a decomposição mediada pela mesofauna de uma forma geral (considerando tratamentos e controle juntos). Em contrapartida, o conteúdo inicial de N da serapilheira explicou positivamente e significativamente a decomposição mediada pelos microrganismos e, como constatamos, isso pode independer da adição de N no ecossistema (Hobbie, 2005; Prescott, 1995). Uma síntese gráfica dos resultados deste capítulo pode ser visualizada na **Figura 8**.

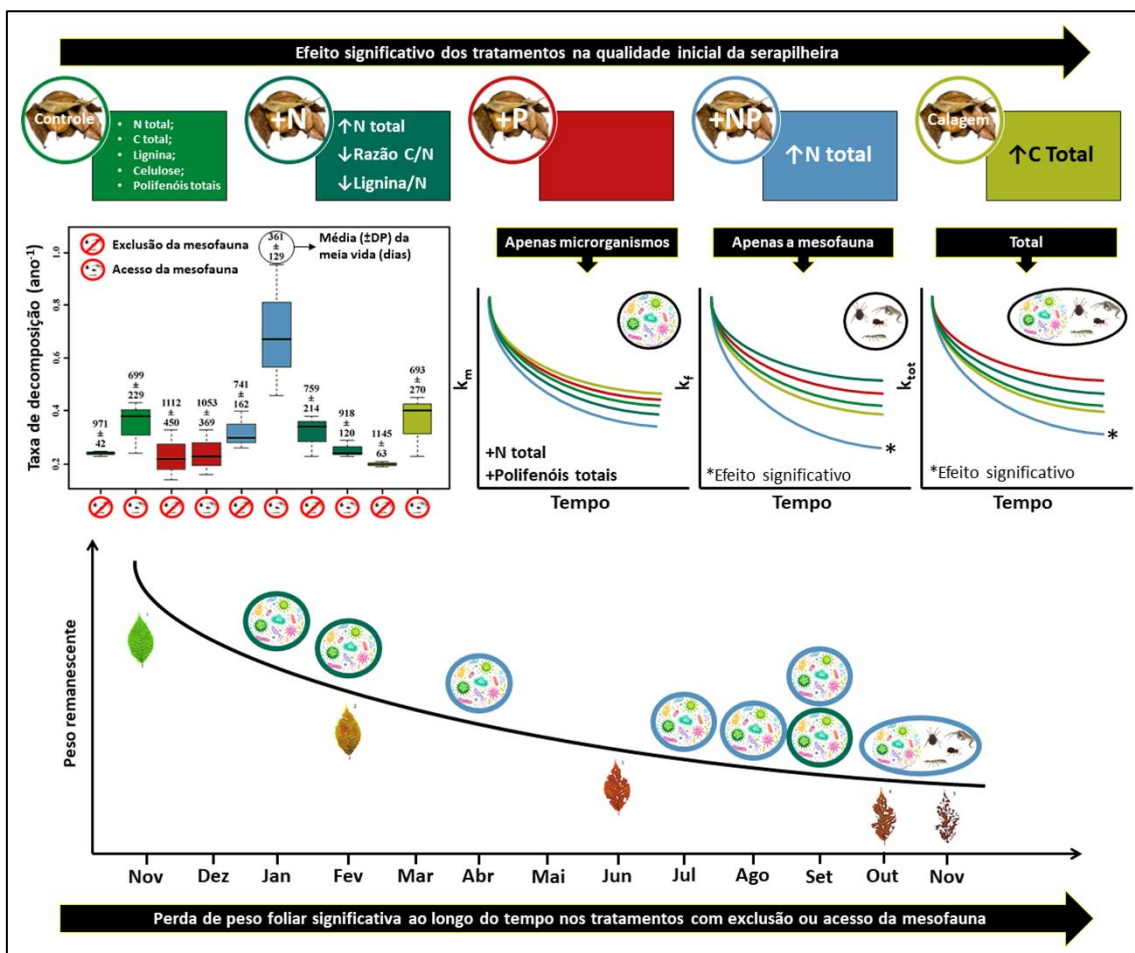


Figura 8. Resumo gráfico dos principais resultados encontrados no Capítulo 3.

CONCLUSÕES GERAIS

A adição de nutrientes limitantes como N e P, seja separadamente ou em conjunto, além de afetar os aspectos taxonômicos, funcionais e tróficos da fauna de colêmbolos epigêicos de diferentes maneiras, afetam a atuação da mesofauna do solo na decomposição da serapilheira em uma vegetação de cerrado típico. No entanto, como demonstrado pela aplicação da calagem, distúrbios que elevem o pH do solo podem culminar na alteração da disponibilidade e qualidade dos recursos e afetar de forma mais expressiva a atividade e estrutura taxonômica e funcional dos colêmbolos epigêicos de cerrado. O efeito de todos esses nutrientes pode ser duradouro e afetar principalmente a estrutura taxonômica dos colêmbolos epigêicos, mas não sua riqueza e diversidade (Figura 9).

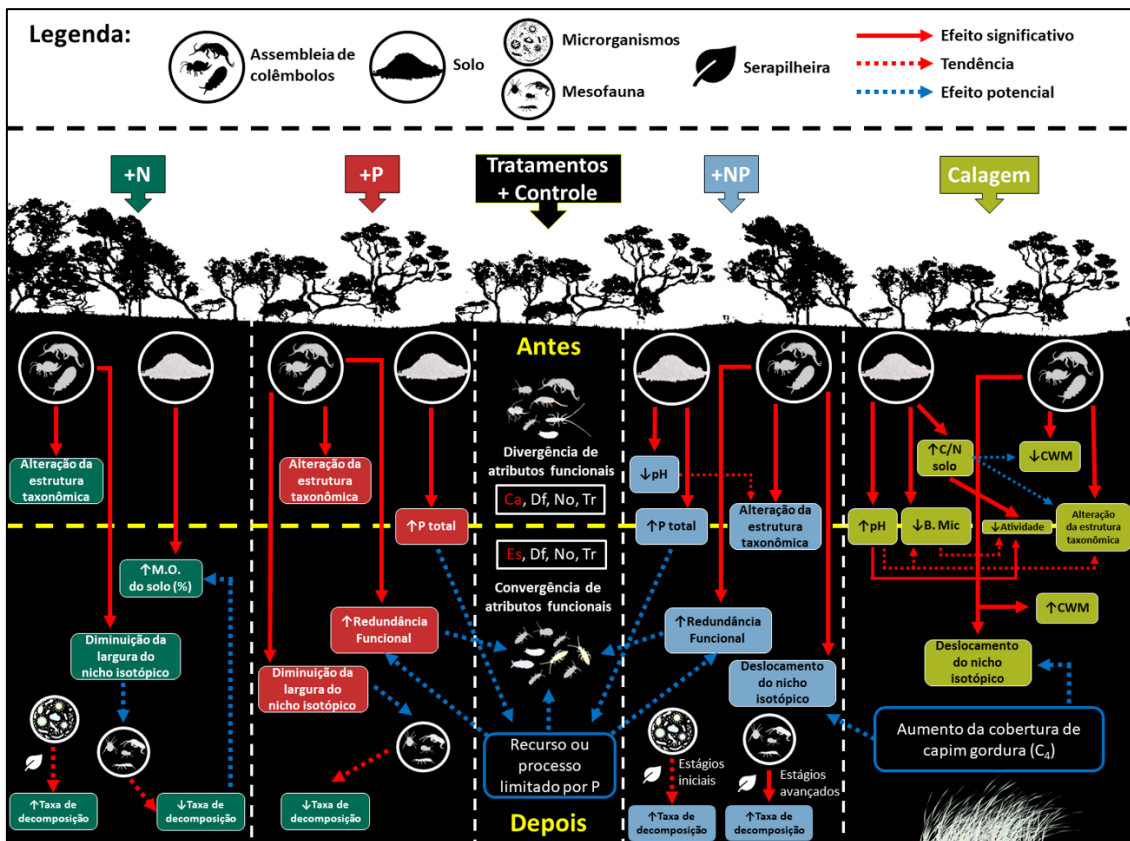


Figura 9. Conclusão gráfica da tese. A linha tracejada amarela delimita os períodos anterior e posterior a retomada da adição de nutrientes. As caixas localizadas no centro da linha amarela referem-se à efeitos que ocorreram nos dois períodos. Os efeitos potenciais em azul escuro são hipotéticos. Abreviações: M.O. solo = matéria orgânica do solo; Ca = Comprimento da antena; Df = Desenvolvimento da furca; No = Número de ocelos; Tr = Tricobótria; Es = Escamas; B. Mic = Biomassa microbiana; CWM = escores médios de atributos funcionais ponderados pela comunidade.

Os resultados da tese indicam que, se houver um aumento na deposição de N e P em ecossistemas de cerrado, a largura do nicho trófico de colêmbolos epigéicos pode ser reduzida. Investigações ainda serão necessárias para avaliar se isso se relaciona a tendência de desaceleração da taxa de decomposição da serapilheira ocasionada pela adição desses nutrientes. Caso a deposição de N e P ocorrer de forma conjunta, a decomposição da serapilheira pode ser acelerada pela atuação dos microrganismos em seus estágios iniciais e em complemento da mesofauna em estágios mais avançados. Tanto sozinho, como combinado com o N, o P também pode tornar as comunidades locais de colêmbolos epigéicos mais redundantes em atributos morfológicos e sensoriais. Isso pode indicar que, entre os fatores do solo, da matéria orgânica e da microbiota, o P do solo pode ter sido o elemento chave que atuou em processos que filtraram funcionalmente a comunidade de colêmbolos, influenciando potencialmente o surgimento do padrão de convergência de atributos funcionais observado.

PERSPECTIVAS FUTURAS

Os experimentos da tese nos permitiram avançar no conhecimento de diferentes aspectos ecológicos da fauna de colêmbolos epigéicos e do papel da mesofauna do solo no processo de decomposição da serapilheira em uma vegetação de cerrado. A partir dos resultados conseguimos ter um panorama geral de como esses organismos respondem à adição de nutrientes e de quais fatores podem estar ligados a essa resposta, o que nos ajuda a compreender quais fatores são importantes na estruturação e montagem dessas comunidades. No entanto, adequações metodológicas ainda serão necessárias para validarmos muitos dos resultados observados aqui. A seguir sugerimos algumas abordagens para se levar em consideração no futuro:

1. A ampliação dos experimentos para mais áreas de cerrado será necessária para confirmarmos se os resultados observados na tese podem ser extrapolados e representativos para vegetações de cerrado sentido restrito.
2. O delineamento desses experimentos deverá considerar a implementação de tratamentos com adição de diferentes quantidades de nutrientes para levar em conta diferentes cenários de deposição de nutrientes projetados para o futuro. A inclusão de tratamentos com adição combinada de NPK e calagem também será necessária para compreendermos melhor como o legado de atividades de manejo

do solo podem afetar as comunidades do solo em ecossistemas de cerrado em restauração.

3. Muitas das relações que observamos entre as variáveis explicativas e de resposta foram fracas, o que pode significar que outras variáveis atuem e expliquem as variações ecológicas da fauna de colêmbolos. Incluir a mensuração de variáveis ligadas a alteração do habitat, como cobertura vegetal e volume da serapilheira, mas também ligadas a disponibilidade de recursos, como a biomassa microbiana da serapilheira e a biomassa de raízes, pode nos auxiliar na discriminação dos fatores que expliquem melhor as variações taxonômicas e funcionais da comunidade de colêmbolos.
4. Visto que muitos dos fatores explicativos podem interagir entre si, teremos que aplicar técnicas estatísticas que permitam discriminar não só a importância de cada fator, mas também a importância conjunta desses fatores. Uma técnica promissora pode ser a modelagem de equação estruturais (MEE ou SEM na sigla em inglês), que permite trabalhar simultaneamente com estimação e mensuração e que estima efeitos diretos e indiretos de variáveis explicativas sobre variáveis resposta.
5. Complementar as análises da composição isotópica dos colêmbolos com outras técnicas baseadas em isótopos estáveis, como pelo rastreamento da assimilação de fontes vegetais marcadas com ^{13}C -CO₂ e por análises de ^{13}C em compostos específicos de ácidos graxos, poderão nos ajudar a indicar quais são especificamente as fontes basais acessadas por essa fauna.
6. Por fim, uma maior integração entre as abordagens taxonômica, funcional e trófica poderá contribuir para compreendermos melhor o nicho das espécies de colêmbolos e os mecanismos e processos de montagem da sua comunidade. Compreender como a posição trófica dos colêmbolos se relaciona com seus atributos funcionais, nos aproximará de entender como estes organismos atuam efetivamente nos processos ecossistêmicos e como isso pode ser afetado pelos condutores das mudanças globais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abgrall, C., Chauvat, M., Langlois, E., Hedde, M., Mouillot, D., Salmon, S., Winck, B., Forey, E., 2017. Shifts and linkages of functional diversity between above- and below-ground compartments along a flooding gradient. *Funct. Ecol.* 31, 350–360.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12718>

- Anderson, J.M., 1975. The enigma of soil animal species diversity; in: *Progress in Soil Zoology*. Prog. Soil Zool. 51–58.
- Barantal, S., Schimann, H., Fromin, N., Hättenschwiler, S., 2014. C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity effects on decomposition. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1682>
- Bardgett, R.D., Van Der Putten, W.H., 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 505, 505–511. <https://doi.org/10.1038/nature13855>
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A., 2010. *Aboveground–Belowground Linkages. Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford University Press, New York.
- Barrios, E., 2007. Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecol. Econ.* 64, 269–285. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.03.004>
- Bellinger, P.F., Christiansen, K.A., Janssens, F., 2020. Checklist of the Collembola of the World [WWW Document]. URL <http://www.collembola.org/>
- Belyea, L.R., Lancaster, J., 1999. Assembly Rules within a Contingent Ecology. *Oikos* 86, 402. <https://doi.org/10.2307/3546646>
- Boecklen, W.J., Yarnes, C.T., Cook, B. a., James, A.C., 2011. On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42, 411–440. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>
- Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Campanello, P.I., Villalobos-Vega, R., Bustamante, M., Miralles-Wilhelm, F., 2006. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. *Plant, Cell Environ.* 29, 2153–2167. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01591.x>
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F.A.O., Durigan, G., Overbeck, G.E., Fidelis, A., Fernandes, G.W., Bond, W.J., Hermann, J.M., Mahy, G., Alvarado, S.T., Zaloumis, N.P., Veldman, J.W., 2019. Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biol. Rev.* 94, 590–609. <https://doi.org/10.1111/brv.12470>
- Bustamante, M.M.C., Nardoto, G.B., Pinto, a S., Resende, J.C.F., Takahashi, F.S.C., Vieira, L.C.G., 2012a. Potential impacts of climate change on biogeochemical functioning of Cerrado ecosystems. *Brazilian J. Biol.* 72, 655–71. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842012000400005>
- Bustamante, M. M. C., de Brito, D.Q., Kozovits, A.R., Luedemann, G., de Mello, T.R.B., Siqueira-Pinto, A., Munhoz, C.B.R., Takahashi, F.S.C., 2012b. Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). *Plant Ecol.* 213, 795–808. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0042-4>
- Bustamante, M.M.C., Medina, E., Asner, G.P., Nardoto, G.B., Garcia-Montiel, D.C., 2006. Nitrogen cycling in tropical and temperate savannas. *Biogeochemistry* 79, 209–237. <https://doi.org/10.1007/s10533-006-9006-x>

- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N., 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.* 48, 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Camenzind, T., Hättenschwiler, S., Treseder, K.K., Lehmann, A., Rillig, M.C., 2018. Nutrient limitation of soil microbial processes in tropical forests. *Ecol. Monogr.* 88, 4–21. <https://doi.org/10.1002/ecm.1279>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cassagne, N., Gers, C., Gauquelin, T., 2003. Relationships between Collembola, soil chemistry and humus types in forest stands (France). *Biol. Fertil. Soils* 37, 355–361. <https://doi.org/10.1007/s00374-003-0610-9>
- Chagnon, M., Hébert, C., Paré, D., 2000a. Community structures of Collembola in sugar maple forests: Relations to humus type and seasonal trends. *Pedobiologia (Jena)*. 44, 148–174. [https://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70035-9](https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70035-9)
- Chagnon, M., Paré, D., Hébert, C., 2000b. Relationships between soil chemistry, microbial biomass and the collembolan fauna of southern Quebec sugar maple stands. *Écoscience* 7, 307–316. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682600>
- Chagnon, M., Paré, D., Hébert, C., Camiré, C., 2001. Effects of experimental liming on collembolan communities and soil microbial biomass in a southern quebec sugar maple (*Acer saccharum* marsh.) stand. *Appl. Soil Ecol.* 17, 81–90. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00134-7](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00134-7)
- Chahartaghi, M., Langel, R., Scheu, S., Ruess, L., 2005. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios. *Soil Biol. Biochem.* 37, 1718–1725. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.02.006>
- Chapin, F.S., Matson, P.A., Vitousek, P.M., 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Diaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–42. <https://doi.org/10.1038/35012241>
- Chauvat, M., Perez, G., Ponge, J.-F., 2014. Foraging patterns of soil springtails are impacted by food resources. *Appl. Soil Ecol.* 82, 72–77. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.05.012>
- Chen, B., Snider, R.J., Snider, R.M., 1995. Food preference and effects of food type on the life history of some soil Collembola. *Pedobiologia (Jena)*. 39, 496–505.
- Cole, L., Buckland, S.M., Bardgett, R.D., 2008. Influence of disturbance and nitrogen addition on plant and soil animal diversity in grassland. *Soil Biol. Biochem.* 40, 505–514. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.018>
- Cole, L., Buckland, S.M., Bardgett, R.D., 2005. Relating microarthropod community structure and diversity to soil fertility manipulations in temperate grassland. *Soil Biol. Biochem.* 37, 1707–1717. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.02.005>

- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W., Ackerly, D.D., 2006. A Trait-Based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume. *Source Ecol. Ecol.* 87, 1465–1471. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)
- Crotty, F. V., Blackshaw, R.P., Murray, P.J., 2011. Tracking the flow of bacterially derived ¹³C and ¹⁵N through soil faunal feeding channels. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 25, 1503–13. <https://doi.org/10.1002/rcm.4945>
- Cunha-Zeri, G., Ometto, J., 2020. Nitrogen emissions in Latin America: A conceptual framework of drivers, impacts, and policy responses. *Environ. Dev.* 100605. <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2020.100605>
- de Bello, F., Thuiller, W., Lepš, J., Choler, P., Clément, J.-C., Macek, P., Sebastià, M.-T., Lavorel, S., 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *J. Veg. Sci.* 20, 475–486. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01042.x>
- Deleporte, S., Tillier, P., 1999. Long-term effects of mineral amendments on soil fauna and humus in an acid beech forest floor. *For. Ecol. Manage.* 118, 245–252. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00505-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00505-2)
- Eisenhauer, N., Cesarz, S., Koller, R., Worm, K., Reich, P.B., 2012. Global change belowground: impacts of elevated CO₂, nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity. *Glob. Chang. Biol.* 18, 435–447. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02555.x>
- Eisenhauer, N., Sabais, A.C.W., Scheu, S., 2011. Collembola species composition and diversity effects on ecosystem functioning vary with plant functional group identity. *Soil Biol. Biochem.* 43, 1697–1704. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.04.015>
- Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai, J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 10, 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
- Endlweber, K., Ruess, L., Scheu, S., 2009. Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores. *Soil Biol. Biochem.* 41, 1151–1154. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.022>
- Fanin, N., Barantal, S., Fromin, N., Schimann, H., Schevin, P., Hättenschwiler, S., 2012. Distinct Microbial Limitations in Litter and Underlying Soil Revealed by Carbon and Nutrient Fertilization in a Tropical Rainforest. *PLoS One* 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049990>
- Ferlian, O., Klarner, B., Langeneckert, A.E., Scheu, S., 2015. Trophic niche differentiation and utilisation of food resources in collembolans based on complementary analyses of fatty acids and stable isotopes. *Soil Biol. Biochem.* 82, 28–35. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.12.012>
- Fujii, S., Cornelissen, J.H.C., Berg, M.P., Mori, A.S., 2018. Tree leaf and root traits mediate soil faunal contribution to litter decomposition across an elevational gradient. *Funct. Ecol.* 32, 840–852. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13027>

- Fujii, S., Makita, N., Mori, A.S., Takeda, H., 2016. Plant species control and soil faunal involvement in the processes of above- and below-ground litter decomposition. *Oikos* 125, 883–892. <https://doi.org/10.1111/oik.02457>
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., Tscharrntke, T., Weisser, W., Bommarco, R., 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2620>
- Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.A., Karl, D.M., Michaels, A.F., Porter, J.H., Townsend, A.R., Vörösmarty, C.J., 2004. Nitrogen Cycles: Past, Present, and Future. *Biogeochemistry* 70, 153–226. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-0370-0>
- Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erisman, J.W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J.R., Martinelli, L.A., Seitzinger, S.P., Sutton, M.A., 2008. Transformation of the Nitrogen Cycle : Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science*. 320, 889–892. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>
- Hasegawa, M., 2002. The response of collembolan community to the amount and composition of organic matter of a forest floor. *Pedobiologia (Jena)*. 364, 353–364. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00143>
- Hassall, M., Adl, S., Berg, M., Griffiths, B., Scheu, S., 2006. Soil fauna–microbe interactions: towards a conceptual framework for research. *Eur. J. Soil Biol.* 42, S54–S60. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.07.007>
- Heiniger, C., Barot, S., Ponge, J.-F., Salmon, S., Botton-Divet, L., Carmignac, D., Dubs, F., 2014. Effect of habitat spatiotemporal structure on collembolan diversity. *Pedobiologia (Jena)*. 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2014.01.006>
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43, 227–248. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411>
- Hobbie, S.E., 2005. Contrasting effects of substrate and fertilizer nitrogen on the early stages of litter decomposition. *Ecosystems* 8, 644–656. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0110-7>
- Hopkin, S.P., 1997. *Biology of the springtails*. Oxford University Press, Oxford.
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.* 80, 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jacobson, T.K.B., Bustamante, M.M.D.C., Kozovits, A.R., 2011. Diversity of shrub tree layer, leaf litter decomposition and N release in a Brazilian Cerrado under N, P and N plus P additions. *Environ. Pollut.* 159, 2236–2242. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.10.019>
- Jacquemin, J., Maraun, M., Roisin, Y., Leponce, M., 2012. Differential response of ants to nutrient addition in a tropical Brown Food Web. *Soil Biol. Biochem.* 46, 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.11.007>

- Jia, Y., Gu, D., Wu, C., Yang, W., Du, X., Wen, T., Lv, Y., Kong, X., Tian, X., 2019. Nitrogen deposition slows down the litter decomposition induced by soil macrofauna in the soil of subtropical forests in China. *Ecol. Res.* 34, 360–369. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.1277>
- Kaneda, S., Kaneko, N., 2008. Collembolans feeding on soil affect carbon and nitrogen mineralization by their influence on microbial and nematode activities. *Biol. Fertil. Soils* 44, 435–442. <https://doi.org/10.1007/s00374-007-0222-x>
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3, 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Korotkevich, A.Y., Potapov, A.M., Tiunov, A. V., Kuznetsova, N.A., 2018. Collapse of trophic-niche structure in belowground communities under anthropogenic disturbance. *Ecosphere* 9. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2528>
- Kozovits, A.R., Bustamante, M.M.C., Garofalo, C.R., Bucci, S., Franco, A. C., Goldstein, G., Meinzer, F.C., 2007. Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Funct. Ecol.* 21, 1034–1043. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01325.x>
- Lamarque, J.F., Kiehl, J.T., Brasseur, G.P., Butler, T., Cameron-Smith, P., Collins, W.D., Collins, W.J., Granier, C., Hauglustaine, D., Hess, P.G., Holland, E.A., Horowitz, L., Lawrence, M.G., McKenna, D., Merilees, P., Prather, M.J., Rasch, P.J., Rotman, D., Shindell, D., Thornton, P., 2005. Assessing future nitrogen deposition and carbon cycle feedback using a multimodel approach: Analysis of nitrogen deposition. *J. Geophys. Res. D Atmos.* 110, 1–21. <https://doi.org/10.1029/2005JD005825>
- Layman, C. a, Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud, Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L. a, Post, D.M., Bearhop, S., 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 87, 545–62. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G., Post, D.M., 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88, 42–48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Lemanski, K., Scheu, S., 2014. Fertilizer addition lessens the flux of microbial carbon to higher trophic levels in soil food webs of grassland. *Oecologia* 176, 487–96. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3037-0>
- Lindberg, N., Persson, T., 2004. Effects of long-term nutrient fertilisation and irrigation on the microarthropod community in a boreal Norway spruce stand. *For. Ecol. Manage.* 188, 125–135. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.012>
- MacArthur, R., Levins, R., 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *Am. Nat.* 101, 377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- Magurran, A., 2005. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Oxford.
- Martinelli, L.A., Naylor, R., Vitousek, P.M., Moutinho, P., 2010. Agriculture in Brazil: impacts, costs, and opportunities for a sustainable future. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 2, 431–438. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.09.008>

- Martins da Silva, P., Carvalho, F., Dirilgen, T., Stone, D., Creamer, R., Bolger, T., Sousa, J.P., 2016. Traits of collembolan life-form indicate land use types and soil properties across an European transect. *Appl. Soil Ecol.* 97, 69–77. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.07.018>
- Mason, N.W.H., De Bello, F., 2013. Functional diversity: A tool for answering challenging ecological questions. *J. Veg. Sci.* 24, 777–780. <https://doi.org/10.1111/jvs.12097>
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Mello, T.R.B., 2019. Efeitos a médio e longo prazo da adição de nutrientes em áreas de cerrado típico sobre a vegetação herbáceo-arbustiva e interações acima e abaixo do solo. University of Brasilia (Tese de Doutorado).
- Menta, C., Conti, F.D., Pinto, S., Bodini, A., 2018. Soil Biological Quality index (QBS-ar): 15 years of application at global scale. *Ecol. Indic.* 85, 773–780. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.11.030>
- Milcu, A., Manning, P., 2011. All size classes of soil fauna and litter quality control the acceleration of litter decay in its home environment. *Oikos* 120, 1366–1370. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19418.x>
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* 24, 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Nardoto, G.B., Bustamante, M.M. da C., Pinto, A.S., Klink, C.A., 2006. Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *J. Trop. Ecol.* 22. <https://doi.org/10.1017/S0266467405002865>
- Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., Phillips, D.L., 2007. A Niche for Isotope Ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5, 429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.01>
- Newsome, S.D., Yeakel, J.D., Wheatley, P. V., Tinker, M.T., 2012. Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *J. Mammal.* 93, 329–341. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-187.1>
- Nielsen, U.N., Ayres, E., Wall, D.H., Bardgett, R.D., 2011. Soil biodiversity and carbon cycling: a review and synthesis of studies examining diversity-function relationships. *Eur. J. Soil Sci.* 62, 105–116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01314.x>
- Nielsen, Uffe N., Prior, S., Delroy, B., Walker, J.K.M., Ellsworth, D.S., Powell, J.R., 2015. Response of belowground communities to short-term phosphorus addition in a phosphorus-limited woodland. *Plant Soil* 391, 321–331. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2432-6>
- Nielsen, Uffe N, Wall, D.H., Six, J., 2015. Soil Biodiversity and the Environment. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 40, 63–90. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102014-021257>
- Ochoa-Hueso, R., Rocha, I., Stevens, C.J., Manrique, E., Luciañez, M.J., 2014. Simulated nitrogen deposition affects soil fauna from a semiarid Mediterranean ecosystem in central Spain. *Biol. Fertil. Soils* 50, 191–196. <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0838-y>

- Oliveira, C.M. de, Resk, D.V.S., Frizzas, M.R., 2010. Artrópodes epígeos: dinâmica populacional e influência do sistema de preparo do solo e rotação de culturas. *Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento. Embrapa Cerrados, Planaltina, DF.*
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9, 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Petersen, H., 2002. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium. *Pedobiologia (Jena)*. 46, 246–260. [https://doi.org/10.1016/s0031-4056\(04\)70140-7](https://doi.org/10.1016/s0031-4056(04)70140-7)
- Petersen, H., Luxton, M., 1982. A Comparative Analysis of Soil Fauna Populations and Their Role in Decomposition Processes. *Oikos* 39, 288. <https://doi.org/10.2307/3544689>
- Pflug, A., Wolters, V., 2001. Influence of drought and litter age on Collembola communities. *Eur. J. Soil Biol.* 37, 305–308. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(01\)01101-3](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01101-3)
- Phoenix, G.K., Hicks, W.K., Cinderby, S., Kuylenstierna, J.C.I., Stock, W.D., Dentener, F.J., Giller, K.E., Austin, A.T., Lefroy, R.D.B., Gimeno, B.S., Ashmore, M.R., Ineson, P., 2006. Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: The need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Glob. Chang. Biol.* 12, 470–476. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01104.x>
- Pillar, V.D., Duarte, L.S., Sosinski, E.E., Fernando, J., 2009. Discriminating trait convergence and trait divergence assembly patterns in ecological community gradients. *J. Veg. Sci.* 20, 334–348. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05666.x>
- Podgaiski, L.R., Joner, F., Lavorel, S., Moretti, M., Ibanez, S., Mendonça, M. de S., Pillar, V.D., 2013. Spider Trait Assembly Patterns and Resilience under Fire-Induced Vegetation Change in South Brazilian Grasslands. *PLoS One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060207>
- Pollierer, M.M., Langel, R., Scheu, S., Maraun, M., 2009. Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). *Soil Biol. Biochem.* 41, 1221–1226. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.03.002>
- Ponge, J.F., Arpin, P., Vannier, G., 1993. Collembolan response to experimental perturbations of litter supply in a temperate forest ecosystem. *Eur. J. Soil Biol.* 29, 141–153.
- Ponge, J.F., Gillet, S., Dubs, F., Fedoroff, E., Haese, L., Sousa, J.P., Lavelle, P., 2003. Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. *Soil Biol. Biochem.* 35, 813–826. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00108-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00108-1)
- Potapov, A., Bellini, B., Chown, S., Deharveng, L., Janssens, F., Kováč, Ľ., Kuznetsova, N., Ponge, J.-F., Potapov, M., Querner, P., Russell, D., Sun, X., Zhang, F., Berg, M., 2020. Towards a global synthesis of Collembola knowledge: challenges and potential solutions. *Soil Org.* 92, 161–188. <https://doi.org/10.25674/so92iss3pp161>
- Potapov, A.A., Semenina, E.E., Korotkevich, A.Y., Kuznetsova, N.A., Tiunov, A.V., 2016. Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms. *Soil Biol. Biochem.* 101, 20–31. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.002>
- Potapov, A.M., Tiunov, A. V., Scheu, S., 2019. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition. *Biol. Rev.* 94, 37–59. <https://doi.org/10.1111/brv.12434>

- Powers, J.S., Montgomery, R. a., Adair, E.C., Brearley, F.Q., DeWalt, S.J., Castanho, C.T., Chave, J., Deinert, E., Ganzhorn, J.U., Gilbert, M.E., González-Iturbe, J.A., Bunyavejchewin, S., Grau, H.R., Harms, K.E., Hiremath, A., Iriarte-Vivar, S., Manzane, E., de Oliveira, A. a., Poorter, L., Ramanamanjato, J.-B., Salk, C., Varela, A., Weiblen, G.D., Lerda, M.T., 2009. Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *J. Ecol.* 97, 801–811. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01515.x>
- Prescott, C.E., 1995. Does nitrogen availability control rates of litter decomposition in forests? *Plant Soil* 168–169, 83–88. <https://doi.org/10.1007/BF00029316>
- Roos, R.E., Birkemoe, T., Asplund, J., Luptáčík, P., Raschmanová, N., Alatalo, J.M., Olsen, S.L., Klanderud, K., 2020. Legacy effects of experimental environmental change on soil micro-arthropod communities. *Ecosphere* 11. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3030>
- Rusek, J., 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodivers. Conserv.* 7, 1207–1219. <https://doi.org/10.1023/A:1008887817883>
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*. 287, 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Salmon, S., Ponge, J.F., 2012. Species traits and habitats in springtail communities: A regional scale study. *Pedobiologia (Jena)*. 55, 295–301. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2012.05.003>
- Salmon, S., Ponge, J.F., Gachet, S., Deharveng, L., Lefebvre, N., Delabrosse, F., 2014. Linking species, traits and habitat characteristics of Collembola at European scale. *Soil Biol. Biochem.* 75, 73–85. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.04.002>
- Schädler, M., Brandl, R., 2005. Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures? *Soil Biol. Biochem.* 37, 329–337. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.07.042>
- Scheu, S., Folger, M., 2004. Single and mixed diets in Collembola: Effects on reproduction and stable isotope fractionation. *Funct. Ecol.* 18, 94–102. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2004.00807.x>
- Silveira, R., Mello, T.R.B., Silva, M.R.S., Krüger, R.H., Bustamante, M.M.C., 2020. Long-term liming promotes drastic changes in the composition of the microbial community in a tropical savanna soil. *Biol. Fertil. Soils*. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01504-6>
- Smil, V., 2000. Phosphorus in the Environment: Natural Flows and Human Interferences. *Annu. Rev. Energy Environ.* 25, 53–88. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.25.1.53>
- Sousa, J.P., Da Gama, M.M., Pinto, C., Keating, A., Calhã, F., Lemos, M., Castro, C., Luz, T., Leitão, P., Dias, S., 2004. Effects of land-use on Collembola diversity patterns in a Mediterranean landscape. *Pedobiologia (Jena)*. 48, 609–622. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.06.004>

- Souza, A.A., Galvão, L.S., Korting, T.S., Prieto, J.D., 2020. Dynamics of savanna clearing and land degradation in the newest agricultural frontier in Brazil. *GIScience Remote Sens.* 57, 965–984. <https://doi.org/10.1080/15481603.2020.1835080>
- Statzner, B., Bis, B., Dolédec, S., Usseglio-Polatera, P., 2001. Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic Appl. Ecol.* 2, 73–85. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00039>
- Sun, X., Marian, F., Bluhm, C., Maraun, M., Scheu, S., 2020. Response of Collembola to the addition of nutrients along an altitudinal gradient of tropical montane rainforests. *Appl. Soil Ecol.* 147, 103382. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103382>
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems.* Blackwell, Oxford.
- Uwizeye, A., de Boer, I.J.M., Opio, C.I., Schulte, R.P.O., Falcucci, A., Tempio, G., Teillard, F., Casu, F., Rulli, M., Galloway, J.N., Leip, A., Erisman, J.W., Robinson, T.P., Steinfeld, H., Gerber, P.J., 2020. Nitrogen emissions along global livestock supply chains. *Nat. Food* 1, 437–446. <https://doi.org/10.1038/s43016-020-0113-y>
- Thakur, M.P., Geisen, S., 2019. Trophic Regulations of the Soil Microbiome. *Trends Microbiol.* 27, 771–780. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2019.04.008>
- Tsiafouli, M. a, Thébault, E., Sgardelis, S.P., De Ruiter, P.C., Van Der Putten, W.H., Birkhofer, K., Hemerik, L., De Vries, F.T., Bardgett, R.D., Brady, M.V., Bjornlund, L., Jørgensen, H.B., Christensen, S., D’Hertefeldt, T., Hotes, S., Hol, W.H.G., Frouz, J., Liiri, M., Mortimer, S.R., Setälä, H., Tzanopoulos, J., Uteseny, K., Pižl, V., Stary, J., Wolters, V., Hedlund, K., 2014. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Glob. Chang. Biol.* <https://doi.org/10.1111/gcb.12752>
- van der Wal, A., Geerts, R.H.E.M., Korevaar, H., Schouten, A.J., Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M., Rutgers, M., Mulder, C., 2009. Dissimilar response of plant and soil biota communities to long-term nutrient addition in grasslands. *Biol. Fertil. Soils* 45, 663–667. <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0371-1>
- van Straalen, N.M., 1997. Community structure of soil arthropods, in: Pankhurst, C.E., Doube, B.M., Gupta, V.V.S.R. (Eds.), *Biological Indicators of Soil Health.* CABI, Aberystwyth, pp. 235–264.
- Van Straalen, N.M., 1998. Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities. *Appl. Soil Ecol.* 9, 429–437. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00101-2](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00101-2)
- Van Straalen, N.M., Verhoef, H.A., 1997. The Development of a Bioindicator System for Soil Acidity Based on Arthropod pH Preferences. *J. Appl. Ecol.* 34, 217. <https://doi.org/10.2307/2404860>
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., da Silva, P.M., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodivers. Conserv.* 19, 2921–2947. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9>

- Verhoef, H.A., van Selm, A.J., 1983. Distribution and population dynamics of Collembola in relation to soil moisture. *Holarct. Ecol.* 6, 387–388. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1983.tb01234.x>
- Vitousek, P.M., Porder, S., Houlton, B.Z., Chadwick, O. a, 2010. Terrestrial phosphorus limitation : mechanisms , implications , and nitrogen – phosphorus interactions. *Ecol. Appl.* 20, 5–15. <https://doi.org/10.1890/08-0127.1>
- Wagg, C., Bender, S.F., Widmer, F., van der Heijden, M.G.A., 2014. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111, 5266–70. <https://doi.org/10.1073/pnas.1320054111>
- Wang, R., Balkanski, Y., Boucher, O., Ciais, P., Peñuelas, J., Tao, S., 2015. Significant contribution of combustion-related emissions to the atmospheric phosphorus budget. *Nat. Geosci.* 8, 48–54. <https://doi.org/10.1038/ngeo2324>
- Widenfalk, L.A., Bengtsson, J., Berggren, Å., Zwiggelaar, K., Spijkman, E., Huyer-Brugman, F., Berg, M.P., 2015. Spatially structured environmental filtering of collembolan traits in late successional salt marsh vegetation. *Oecologia* 179, 537–549. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3345-z>
- Widenfalk, L.A., Malmström, A., Berg, M.P., Bengtsson, J., 2016. Small-scale Collembola community composition in a pine forest soil – Overdispersion in functional traits indicates the importance of species interactions. *Soil Biol. Biochem.* 103, 52–62. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.08.006>
- Winck, B.R., Saccol de Sá, E.L., Rigotti, V.M., Chauvat, M., 2017. Relationship between land-use types and functional diversity of epigeic Collembola in Southern Brazil. *Appl. Soil Ecol.* 109, 49–59. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.09.021>
- Xu, G.L., Schleppi, P., Li, M.H., Fu, S.L., 2009. Negative responses of Collembola in a forest soil (Alptal, Switzerland) under experimentally increased N deposition. *Environ. Pollut.* 157, 2030–2036. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.02.026>
- Yang, X., Chen, J., 2009. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. *Soil Biol. Biochem.* 41, 910–918. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.12.028>
- Zeppelini, D., Queiroz, G.C., Bellini, B.C., 2020. Collembola in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. URL <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/379>
- Zhang, W., Yuan, S., Hu, N., Lou, Y., Wang, S., 2015. Predicting soil fauna effect on plant litter decomposition by using boosted regression trees. *Soil Biol. Biochem.* 82, 81–86. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.12.016>

**CAPÍTULO 1 – DESVENDANDO FATORES QUE AFETAM OS ASPECTOS TAXONÔMICOS,
FUNCIONAIS E A MONTAGEM DA COMUNIDADE DE COLÊMBOLOS EPIGÉICOS EM UM
CERRADO SUBMETIDO À ADIÇÃO DE NUTRIENTES**

Desvendando fatores que afetam os aspectos taxonômicos, funcionais e a montagem da comunidade de colêmbolos epigéicos em um cerrado submetido à adição de nutrientes†

Vinicius Tirelli Pompermaier¹, Bruna Raquel Winck² e Gabriela Bielefeld Nardoto¹

¹*Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brasil.*

²*Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.*

Correspondência: Vinicius Tirelli Pompermaier. Email: pomper.official@gmail.com

†Após as contribuições da banca, o presente manuscrito será traduzido e submetido para uma edição especial da revista *Geoderma* (“Assessing soil functioning through invertebrate trait-based approaches”)

RESUMO

A deposição de nutrientes nos ambientes terrestres está entre os principais fatores de mudanças globais, com potenciais efeitos para diversas comunidades biológicas e suas funções, normalmente limitadas ou colimitadas por nitrogênio (N) e fósforo (P). Nos solos intemperizados do Cerrado, a adição de N, P e a aplicação de calagem podem alterar processos acima do solo que refletem em processos abaixo do solo, no entanto, ainda não compreendemos como isso afeta a diversa fauna que compõe a teia trófica do solo. Para além da diversidade e estrutura taxonômica, avaliamos o efeito residual (11 anos sem adição de nutrientes) e a curto prazo da adição de nutrientes (N, P, N+P e calagem) na estrutura e diversidade funcional de colêmbolos epigéicos em uma vegetação de cerrado. Esperando que o efeito da adição de nutrientes nos aspectos ecológicos da fauna refletisse alterações em fatores explicativos da química, matéria orgânica e microbiota do solo, também avaliamos a influência destes fatores na estruturação e montagem da comunidade de colêmbolos. Nossos resultados mostraram que a calagem afeta negativamente a atividade de colêmbolos, que acompanha a elevação do pH e a diminuição da biomassa microbiana do solo em relação ao controle (sem adição de nutrientes). A comunidade de colêmbolos apresentou escores médios de atributos funcionais, ponderados pela comunidade, menores sob o efeito residual e maiores sob o efeito a curto prazo da calagem. O efeito residual de todos os nutrientes afetou significativamente a estrutura taxonômica dos colêmbolos, mas isso permaneceu a curto prazo apenas com a adição de N+P e calagem. Os resultados ainda indicam que sob o efeito residual dos nutrientes, os colêmbolos divergiam em atributos ligados a preferência de habitat e defesa contra predadores, passando a convergir nos mesmos atributos a curto prazo. A curto prazo isso veio acompanhado de uma maior redundância funcional nas comunidades dos tratamentos com adição de P e N+P. O pH, a qualidade da matéria orgânica e a biomassa de fungos saprofíticos também explicaram variações taxonômicas e funcionais da fauna. No geral, nosso estudo indica que a fauna de colêmbolos poderá ser impactada em seus aspectos taxonômicos e funcionais pelo aumento da deposição de nutrientes em vegetações de cerrado e esse efeito, embora sem consequências para a diversidade de espécies, pode perdurar ao longo do tempo na estrutura e afetar os processos de montagem da comunidade.

PALAVRAS-CHAVE: Deposição de N, fósforo, calagem, savana neotropical, microartrópodes, Collembola.

1. INTRODUÇÃO

A deposição atmosférica de nutrientes nos ambientes terrestres configura entre os principais fatores de mudanças globais (Matson et al., 2002; Steffen et al., 2005), com potenciais efeitos para diversas comunidades ecológicas e suas funções (Galloway et al., 2008; Wang et al., 2017), normalmente limitadas ou até colimitadas por nitrogênio (N) e fósforo (P) (Elser et al., 2007). O contínuo crescimento urbano e industrial, juntamente com o aumento de fontes de combustão e da demanda por nutrientes na agricultura, contribuem para o aumento da entrada de nutrientes em ecossistemas naturais (Schlesinger, 2009). Isso vem continuamente alterando os ciclos globais de nutrientes, com consequentes aumentos na deposição atmosférica de N e P (Galloway et al., 2008; Wang et al., 2015).

No Brasil, a pecuária e a agricultura intensiva avançaram no bioma Cerrado nas últimas décadas (Sano et al., 2010), atividades essas que podem promover o aumento de emissões de N reativo na atmosfera e se somar a outras atividades antrópicas que contribuirão para o aumento de deposição de nutrientes nos ecossistemas (Cunha-Zeri and Ometto, no prelo; Uwizeye et al., 2020). O Cerrado está entre os *hotspots* mundiais de biodiversidade que pode receber cargas crescentes de N por deposição atmosférica nos próximos 30 anos (Phoenix et al., 2006). Além disso, o legado da aração, fertilização e da calagem que permanece após o abandono de atividades agrícolas, pode dificultar a restauração dos ecossistemas do Cerrado, na medida em que nutrientes limitantes como o N e o P podem afetar a diversidade e estrutura vegetal (Bustamante et al., 2012) e promover a invasão de gramíneas exóticas (Buisson et al., 2019).

Nos solos altamente intemperizados do Cerrado, onde as plantas podem ser mais limitadas por P do que N (Nardoto et al., 2006), a adição de N e P pode afetar a vegetação e o funcionamento de ecossistemas de cerrado sentido restrito, principalmente quando adicionados em conjunto (Bustamante et al., 2012). Até então, experimentos mostram que a adição de N sozinho, mas principalmente combinado ao P, afeta a estrutura e a diversidade das plantas de cerrado, a qualidade da serapilheira e seu processo de decomposição (Bustamante et al., 2012; Jacobson et al., 2011; Kozovits et al., 2007). A adição de P e N mais P também pode favorecer a invasão de gramíneas exóticas nessas vegetações ao longo do tempo. Isso também pode ocorrer com a aplicação da calagem (Bustamante et al., 2012; Mello, 2019), que, a longo prazo, também afeta a diversidade de bactérias e arqueias do solo (Silveira et al., 2020). Espera-se que todas essas mudanças

possam ter efeitos em cadeia visto que os sistemas acima e abaixo do solo se conectam e se retroalimentam (Bardgett and Van Der Putten, 2014), no entanto ainda pouco conhecemos sobre a composição e ecologia das comunidades do solo em savanas tropicais.

Os colêmbolos (Collembola:Hexapoda) estão entre os mais abundantes e onipresentes representantes da fauna do solo (Hopkin, 1997; Potapov et al., 2020a), onde se distribuem de forma estratificada pelo solo mineral (euedáficos), entre o solo e a serapilheira (hemiedáficos) e acima da serapilheira (epiedáficos) (Petersen, 2002). Colêmbolos são reconhecidos por se alimentarem de fungos, mas também por consumir bactérias, microalgas, detritos e recursos vivos de plantas e raízes (Chen et al., 1995; Crotty et al., 2011; Ferlian et al., 2015; A. M. Potapov et al., 2019; Rusek, 1998). Por conta disso, os colêmbolos podem afetar direta ou indiretamente os processos de transformação de carbono e a disponibilidade de nutrientes no solo, seja pela alimentação de bactérias e fungos, ou pela fragmentação da matéria orgânica e disseminação de propágulos microbianos (Kaneda and Kaneko, 2008; Potapov et al., 2020a; Rusek, 1998). Ao mesmo tempo, a composição e estrutura da comunidade de colêmbolos do solo pode ser impactada por alterações abióticas no microhabitat, pelas propriedades do solo e pela qualidade e disponibilidade dos recursos (Cassagne et al., 2003; Chauvat et al., 2014, 2003; Martins da Silva et al., 2012), sendo tudo isso afetado pela adição de nutrientes nos ecossistemas (Eisenhauer et al., 2012; Nielsen et al., 2015; Ochoa-Hueso et al., 2014).

Em ecossistemas campestres temperados, onde a maior parte dos estudos se concentra, os efeitos da adição de N para a diversidade de microartrópodes do solo ainda são inconsistentes. Os efeitos podem ser positivos e relacionados a um aumento da produtividade de plantas ou negativos e relacionados a uma diminuição da disponibilidade de recursos (Eisenhauer et al., 2012). Os efeitos da adição de nutrientes para a abundância e densidade de colêmbolos, por sua vez, podem variar entre ecossistemas. Por exemplo, a abundância de colêmbolos do solo pode aumentar em decorrência da adição de N mais P em florestas tropicais (Jacquemin et al., 2012), da adição de P em florestas temperadas subúmidas (Nielsen et al., 2015) e da adição de N em campos temperados (Cole et al., 2008, 2005; van der Wal et al., 2009) e ecossistemas mediterrâneos semiáridos (Ochoa-Hueso et al., 2014). Neste último, no entanto, o aumento da carga de N pode afetar negativamente a abundância de colêmbolos, assim

como em florestas temperadas (Deleporte and Tillier, 1999; Lindberg and Persson, 2004; Xu et al., 2009).

Grande parte desses estudos atribuem que os mecanismos por trás dessas mudanças podem estar ligados à alteração na disponibilidade e qualidade dos recursos ou por mudanças em fatores do solo, principalmente o pH (Nielsen et al., 2015; Ochoa-Hueso et al., 2014; van der Wal et al., 2009; Xu et al., 2009). Experimentos com aplicação de calagem e manipulação do pH de fato mostram que espécies de colêmbolos podem apresentar maior ou menor tolerância a determinados valores de pH (Chagnon et al., 2001; Van Straalen and Verhoef, 1997). Além disso é sabido que o pH exerce um efeito forte na composição e estrutura de microrganismos do solo (Geisseler and Scow, 2014), podendo afetar em cadeia a composição e estrutura dos seus consumidores, como no caso dos colêmbolos. Mudanças na composição e estrutura da comunidade de colêmbolos vêm sendo relatadas em estudos com adição de N e P em florestas tropicais montanhosas (Sun et al., 2020) e com adição de N em ecossistemas alpinos, onde o efeito pode perdurar por anos após cessar as adições (Roos et al., 2020). Isso pode afetar o funcionamento dos ecossistemas, na medida em que estudos apontam que mudanças na composição das espécies de colêmbolos podem afetar mais as funções ecossistêmicas do que mudanças no número de espécies (Eisenhauer et al., 2011). No entanto, a efetiva contribuição dos colêmbolos para o funcionamento de diversos ecossistemas ainda é desconhecida (Potapov et al., 2020).

Muito da restrição para conhecer os aspectos ecológicos da fauna de colêmbolos em ecossistemas tropicais, passa ainda pelo impedimento taxonômico (Potapov et al., 2020a). Na região core do Cerrado brasileiro, por exemplo, o registro em nível de espécie é inexistente (Zeppelini et al., 2020). Contornando em parte essa dificuldade, estudos têm integrado a abordagem taxonômica e funcional para avaliar a resposta de colêmbolos às variações ambientais e compreender melhor sua composição e estrutura (Martins da Silva et al., 2016; Salmon et al., 2014; Salmon and Ponge, 2012; Winck et al., 2017). Isso porque os índices de diversidade baseados na identificação taxonômica, que consideram as espécies como únicas na sua resposta ao ambiente e nas suas funções, não são, muitas vezes, adequados para explicar os mecanismos que relacionam as mudanças na composição de espécies com as do ambiente (Mouillot et al., 2013). A abordagem funcional, baseada na mensuração de atributos funcionais (características morfológicas e fisiológicas dos organismos que influenciam suas performances no ambiente) permite,

entre outras coisas, avaliar diferenças intra e interespecíficas na atuação dos organismos em funções ecossistêmicas e em suas respostas à distúrbios (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007). Essa abordagem também nos permite analisar e inferir os processos e mecanismos envolvidos na montagem das comunidades, como a filtragem ambiental e as interações bióticas (de Bello et al., 2009; Pillar et al., 2009).

A filtragem ambiental assume que as condições locais do habitat atuam para restringir certos atributos e assim gerar padrões de convergência de atributos funcionais, onde as espécies que compõe a comunidade são mais semelhantes entre si do que seriam se organizadas ao acaso (de Bello et al., 2009; MacArthur and Levins, 1967; Pillar et al., 2009). Padrões de convergência de atributos em colêmbolos do solo podem surgir pela filtragem em decorrência de distúrbios frequentes (Widenfalk et al., 2015), ou mesmo pela influência da produtividade primária e da qualidade da serapilheira (Abgrall et al., 2017). Em contrapartida, espera-se que interações bióticas dentro da comunidade (como a competição) gerem padrões de divergência de atributos, onde as espécies que compõe a comunidade são mais distintas entre si do que seriam ao acaso, o que consequentemente leva a comunidade a um patamar de maior diversidade funcional (de Bello et al., 2009; MacArthur and Levins, 1967; Pillar et al., 2009). Em colêmbolos do solo, a divergência de atributos pode surgir por competição em ambientes com baixa heterogeneidade ambiental (Widenfalk et al., 2016). Embora incipiente, o conhecimento sobre processos de montagem da comunidade de colêmbolos do solo se iniciou no Brasil, avaliando a resposta taxonômica e funcional desses organismos à mudanças do uso da terra em ecossistemas subtropicais (Winck et al., 2017).

Experimentos com adição de nutrientes podem ser promissores para avaliarmos os fatores e processos que atuam na montagem da comunidade de colêmbolos, ao mesmo tempo em que investigamos como essa comunidade responde a distúrbios que afetem o balanço de nutrientes em ecossistemas naturais. Em um experimento de longa duração em uma vegetação de cerrado, avaliamos o efeito residual (11 anos sem adição de nutrientes) e o efeito a curto prazo da adição de nutrientes (N, P, N+P e calagem) na estrutura e diversidade taxonômica e funcional de colêmbolos epigêicos. Esperávamos que tanto sob o efeito residual como a curto prazo: (I) a adição de N+P aumentasse a qualidade da matéria orgânica e a biomassa microbiana do solo, consequentemente aumentando a atividade dos colêmbolos e alterando a estrutura taxonômica e funcional da sua comunidade local; (II) a calagem, ao modificar o pH e a microbiota do solo,

alterasse a estrutura taxonômica e funcional dos colêmbolos. Essas expectativas levam em conta que foram nesses tratamentos onde as mudanças na vegetação, qualidade da serapilheira e nas propriedades químicas e biológicas do solo foram mais expressivas ao longo do experimento. Nesse sentido, também avaliamos a relevância desses fatores para explicar os aspectos taxonômicos e funcionais da comunidade de colêmbolos epigêicos, além de analisar sua influência na montagem dessas comunidades em vegetações de cerrado.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi conduzido em parcelas experimentais estabelecidas em um cerrado sentido restrito da Reserva Ecológica do IBGE (RECOR-IBGE), Brasília, Distrito Federal, localizadas entre as coordenadas 15°55'34,09'' S, 47°52'20,98''W, a uma altitude de 1.100 m. O cerrado sentido restrito representa uma das fitofisionomias mais comuns do Cerrado do Brasil Central e é caracterizado por um estrato graminoso contínuo e um estrato arbóreo-arbustivo com 20% a 60% de cobertura de dossel. O solo da área é descrito como Latosso Vermelho, caracterizado por ser ácido, com altos níveis de alumínio, baixa capacidade de troca catiônica e com um conteúdo de matéria orgânica entre 0,6% a 2,4% (Santos et al., 2018). O clima da região é caracterizado como tropical com inverno seco (Aw na classificação de Köppen), tendo duas estações bem definidas: quente e úmida (de outubro a abril) e fria e seca (entre maio e setembro).

2.2. Delineamento do experimento de fertilização

As parcelas experimentais foram estabelecidas em 1998, consistindo em quatro parcelas (réplicas) de cada tratamento e controle, totalizando 20 parcelas aleatoriamente distribuídas, com 15 x 15 m de tamanho e ao menos 10 m de distância entre si. As parcelas foram divididas em nove subparcelas de 5 x 5 m para fins amostrais. As parcelas dos tratamentos receberam a adição de nitrogênio (+N = 100 kg de N ha.ano⁻¹ como (NH₄)₂SO₄), fósforo (+P = 100 kg de P ha.ano⁻¹ como Ca(H₂PO₄)₂ + CaSO₄·2H₂O), nitrogênio e fósforo combinados (+N +P = 100 kg de N + 100 kg de P ha.ano⁻¹ nas formas mencionadas) e cálcio (Calagem = 4000 kg de calcário dolomítico e CaSO₄·2H₂O). As adições ocorreram a lanço anualmente entre 1998 e 2006, com adições no início e ao fim do período chuvoso, sendo retomadas em novembro de 2017 (com adição de metade dos nutrientes) e abril de 2018 (com adição da outra metade). No caso do cálcio, apenas 2000

kg foram adicionados em 2017, visto que ainda existia um efeito residual da calagem nas propriedades do solo (Mello, 2019).

2.3. Amostragens

Para realizar as amostragens, três subparcelas em cada parcela de tratamento e controle foram sorteadas. As amostragens foram realizadas antes (outubro de 2017) e depois (março de 2018) da retomada da adição de nutrientes na área experimental. Uma armadilha *pitfall trap* (pote plástico com 14 cm de largura e 10 cm de altura), contendo álcool 70%, foi instalada (enterrada e nivelada com a superfície do solo) nas subparcelas sorteadas. As armadilhas foram retiradas após sete dias. As três armadilhas de cada parcela foram compostas para formar quatro réplicas de cada tratamento e controle. Próximo as armadilhas, subamostras de solo (0-10 cm) foram coletadas com trado holandês e subamostras de serapilheira com um *quadrat* de metal (25 cm x 25 cm). As subamostras de solo e serapilheira também foram compostas para formar quatro réplicas de cada tratamento e controle. As amostras de solo seguiram para o laboratório em caixa térmica com gelo. Uma fração das amostras de solo foi armazenada a -20°C para análises microbiológicas e outra fração foi posta para secar ao ar.

2.4. Análises químicas do solo e serapilheira

Após seco, as amostras de solo foram peneiradas (malha de 2 mm), triadas para a retirada de raízes finas e submetida para análises químicas. Subamostras das amostras peneiradas foram triadas com mais acurácia para a retirada de detritos orgânicos, maceradas em almofariz e submetidas a análise da razão C/N do solo pelo método de combustão a seco, utilizando um analisador elementar Carlo Erba, CHN-1100. As amostras de serapilheira foram trituradas em moinho de facas, maceradas com nitrogênio líquido e submetidas à análise da razão C/N pelo mesmo procedimento citado acima. As amostras de solo peneiradas das três subparcelas de cada tratamento e Controle foram compostas e enviadas ao Laboratório de Análise de Solo, Tecido Vegetal e Fertilizante, do Departamento de Solos da Universidade Federal de Viçosa (UFV) para determinação do pH em H₂O (acidez ativa), proporção 1:2,5; P total (extrator Mehlich I), N total (Digestão sulfúrica - Destilação Kjeldhal), K (Extrator Mehlich I), Ca²⁺ (extrator KCl - 1 mol/L), Mg²⁺ (extrator KCl - 1 mol/L), Al³⁺ (extrator KCl - 1 mol/L) e Carbono Orgânico pelo método Walkley and Black (1934), por titulação de FeSO₄, sem aquecimento externo, com eficiência de 77%, corrigido posteriormente pelo fator de van Bemmelen

(1,724) para obtenção da porcentagem de matéria orgânica. As médias dos fatores do solo e da matéria orgânica no controle e nos tratamentos antes e depois da retomada das adições de nutrientes se encontram nas **Tabelas S1 e S2**.

2.5. *Biomassa microbiana do solo*

Para a análise da biomassa microbiana e da razão fungo/bactéria, alíquotas com 5-10 g de solo de cada amostra, previamente congeladas, foram liofilizadas e submetidas a análise de perfis de ácidos graxos fosfolipídicos (PLFAs, do inglês *Phospholipid Fatty Acids*). A análise foi realizada pela empresa Microbial IDentification Inc (MIDI) em Newark, Delaware-EUA. Para determinar a estrutura da comunidade microbiana, a MIDI analisa os PLFAs das amostras pela identificação de metil ésteres de ácidos graxos (FEMEs, do inglês *Fatty Acid Methyl Esters*), utilizando um sistema próprio (*Sherlock® Microbial Identification System*). As abundâncias de PLFAs foram analisadas utilizando um método de alto rendimento (Buyer and Sasser, 2012). Os picos de biomarcadores fosfolipídicos microbianos foram analisados por cromatografia gasosa (Agilent 6890N). Os dados foram normalizados para molaridade, calibrados para um padrão interno e transformados em biomassa (nmol.g^{-1}).

Os ácidos graxos foram somados para formar grupos biomarcadores. A soma dos iso e anteiso ramificados e saturados específicos de Firmicutes (i14:0, i15:0, a15:0, i16:0, i17:0, a17:0), assim como ácidos graxos ramificados e saturados de 10-metil ligados a éster específicos de Actinomicetos (10Me 16:0, 10Me 17:0 e 10Me 18:0) representam bactérias Gram-positivas (Zelles, 1999). A soma de ciclopropil (cy17:0, cy19:0) e ácidos graxos monoinsaturados (16:1 ω 9, 17:1 ω 8 e 18:1 ω 7) representam bactérias Gram-negativas (Frostegård et al., 1993; Zelles, 1999). Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são representados por 16:1 ω 5 e os fungos saprofíticos por 18:2 ω 6 (Frostegård and Bååth, 1996; Olsson, 1999). As médias da biomassa microbiana no controle e nos tratamentos antes e depois da retomada das adições de nutrientes se encontram na **Tabelas S1 e S2**.

2.6. *Identificação e mensuração de atributos funcionais dos colêmbolos*

Os colêmbolos epigéicos armazenados em álcool 70% foram triados e separados em morfoespécies utilizando um estereomicroscópio de 40x. Após a separação e contagem, alguns espécimes de cada morfoespécie foram clareados com KOH, transferidos para ácido láctico para a retirada de fibras musculares e montados em lâminas

utilizando um meio de montagem Marc André II (Christiansen and Dindal, 1990). As morfoespécies foram identificadas utilizando microscópio binocular até nível de gênero com o auxílio de chaves de identificação (Cipola et al., 2018).

Nós acessamos a resposta funcional dos colêmbolos epigéicos à adição de nutrientes por meio de atributos morfológicos (tamanho corporal, comprimento da antena, nível de pigmentação corporal, número de ocelos, desenvolvimento da furca e escamas) e sensoriais (órgão pós-antenal e tricobótria). Os atributos foram medidos em 10% dos indivíduos de cada morfoespécie. Esses atributos foram escolhidos por conferirem aos colêmbolos características que expressam os requerimentos de habitat e de recursos, como por exemplo: (I) a preferência por determinado habitat; (II) habilidade de dispersão e fuga de predadores; (III) proteção e resistência à variáveis ambientais e; (IV) detecção de recursos e predadores (Hopkin, 1997; Makkonen et al., 2011; Salmon et al., 2014; Winck et al., 2017). Valores discretos foram atribuídos para as categorias que classificam cada atributo (**Figura 1; Tabela S3**).

2.7. Análise de dados

Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa R versão 4.0.2 (R Core Team, 2020). Após o teste de premissas, o efeito dos tratamentos de adição de nutrientes antes e depois foi testado para os fatores químicos do solo, qualidade da matéria orgânica e biomassa microbiana por modelos lineares generalizados (GLM) utilizando a família *Gaussian* (*link="identity"*). Uma matriz de correlação de Pearson foi aplicada para verificar variáveis significativamente ($p < 0,05$) correlacionadas (**Figura S1**). Com isso, utilizamos como variáveis explicativas nos testes posteriores apenas: (I) o pH do solo (que se correlacionou positivamente ao Ca^{2+} , Mg^{2+} , razão C/N do solo, bactérias Gram-negativas e FMAs e negativamente ao K, Al^{3+} , bactérias Gram-positivas e biomassa bacteriana e fúngica total); (II) o P total; (III) a razão C/N da serapilheira; (IV) a biomassa de Actinomicetos e; (V) a biomassa de fungos saprofiticos. No período posterior à retomada das adições de nutrientes, a biomassa de fungos saprofiticos foi retirada por já estar correlacionada com a biomassa de Actinomicetos (**Figura S1B**). Daqui em diante, chamamos essas variáveis de fatores explicativos.

Os dados das comunidades locais de colêmbolos, de atributos funcionais e das variáveis explicativas foram organizadas em três matrizes: (I) uma **matriz W**, contendo as abundâncias dos táxons de colêmbolos por tratamento e controle. Como as capturas

feitas por *pitfall traps* não nos fornecem a abundância ou densidade real dos animais, mas sim o que consideramos como “atividade-densidade” (Southwood and Henderson, 2009), nos referimos daqui em diante apenas por “atividade” da fauna; (II) uma **matriz B**, que inclui as espécies descritas com base nos oito atributos funcionais e; (III) uma **matriz E**, contendo os fatores explicativos de cada tratamento e controle.

2.7.1. Análise de dados taxonômicos e funcionais

Com a **matriz W**, calculamos a riqueza e diversidade de colêmbolos em cada tratamento e controle baseando-se nos “*Hill numbers*” (qD), que expressam as unidades do “número efetivo de espécies” (Jost, 2006). Os cálculos foram realizados com a função “*hill_taxa*” do pacote “*hillR*” (Li, 2020). Quando $q = 0$, as abundâncias das espécies não contribuem para o cálculo e representam simplesmente a riqueza de espécies (0D). Quando q tende a 1, representa o exponencial do índice de Shannon (1D), que pesa as espécies em proporção à sua frequência (Entropia de Shannon). Por fim, $q = 2$ representa o inverso da concentração de Simpson e coloca mais peso nas frequências de espécies abundantes e descontos em espécies raras. Em resumo, os *Hill numbers* expressam a diversidade de todas as espécies ($q = 0$), das espécies “típicas” ($q = 1$) e das espécies dominantes ($q = 2$) (Chao et al., 2014).

Com as **matrizes W e B**, nós calculamos a diversidade (DF) e redundância funcional (RF) e os escores médios de atributos funcionais ponderados pela comunidade (CWM na sigla em inglês) (Botta-Dukát, 2005; Lavorel et al., 2008; Pillar et al., 2013). Os CWMs foram calculados para o conjunto de todos os atributos e para cada atributo separadamente. Os cálculos foram realizados com funções do pacote “*SYNCSA*” (Debastiani and Pillar, 2012). A diversidade funcional é baseada na entropia quadrática de Rao (1982), que resume a soma das dissimilaridades dos atributos d_{ij} , no intervalo de 0-1, entre as espécies i e j ponderada pela abundância relativa de espécies ($p_i p_j$) na comunidade: $DF = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j$. A redundância funcional (RF) é definida como a fração da diversidade de espécies não expressa pela diversidade funcional (de Bello et al., 2007). Neste caso, a RF foi medida pela diferença entre a diversidade de espécies (calculada através do índice de Simpson) e a diversidade funcional: $RF = DF - D$. Os valores de RF variam de 0 a 1, onde $RF = 1$ indica que as espécies são completamente similares entre si funcionalmente. Por fim, o CWM é a média de um determinado atributo ponderado pela abundância relativa p_i do táxon i , enquanto x_i refere-se ao valor do

atributo do táxon i : $CWM = \sum_{i=1}^S p_i x_i$. Os CWMs foram calculados pela multiplicação das **matrizes W e B'**, gerando uma **matriz T**, com a **matriz W** previamente padronizada pelos totais de cada coluna, que continham as médias de atributos de cada tratamento e controle.

Para atender às premissas dos testes seguintes, a **matriz W** foi transformada para $\log(x+1)$. O efeito da adição de nutrientes para a atividade, riqueza, diversidade taxonômica e funcional, redundância funcional e CWMs de colêmbolos epigéicos foi analisado por GLMs utilizando a família *Gaussian* ($link="identity"$). No caso da riqueza de espécies os modelos foram rodados com a família *Poisson* ($link="log"$). As relações entre a estrutura taxonômica e funcional com as variáveis explicativas foram analisadas com análises de redundância (RDA). Neste caso a **matriz W** foi transformada com o método *Hellinger* para diminuir o efeito de táxons muito abundantes (Borcard et al., 2011). Calculamos o R^2 ajustado da análise e uma ANOVA com permutação (1000 permutações) para avaliar a significância das restrições da RDA. Para avaliar se a estrutura taxonômica (morfoespécies) e funcional (CWMs) das comunidades de colêmbolos nos tratamentos diferem do controle, aplicamos Análises de Similaridade (ANOSIM, com 1000 permutações), utilizando a dissimilaridade de Bray-Curtis para os dados taxonômicos e a distância euclidiana para os funcionais.

2.7.2. Analisando padrões de convergência e divergência de atributos funcionais

Nós buscamos compreender se o efeito residual das adições de nutrientes e/ou sua continuidade geraram padrões de convergência (TCAP: *trait-convergence assembly patterns*) e/ou divergência (TDAP: *trait-divergence assembly patterns*) de atributos funcionais utilizando o método descrito por Pillar et al. (2009). Esse método busca os padrões de montagem da comunidade ao longo de gradientes ecológicos e preenche a lacuna de outros métodos, principalmente no que diz respeito a detecção do TDAP. Aqui utilizamos a **matriz E**, com as variáveis explicativas antes e após a retomada da adição de nutrientes para avaliar esses padrões. Como nem todos os atributos podem estar relacionados às variáveis explicativas, nós avaliamos os atributos ótimos que maximizam a expressão dos padrões encontrados (Pillar and Sosinski, 2003).

O TCAP é avaliado por correlação parcial de Mantel das matrizes de dissimilaridade baseadas em **T** e **E**: $p(TE) = p(D_T D_E)$, que mede a congruência entre a variações em **T** e **E**. A correlação $p(TE)$ se aproxima de 1 quanto mais as comunidades

que se assemelham funcionalmente também se assemelham em relação às variáveis explicativas da **matriz E**. O TCAP foi testado contra um modelo nulo, que se baseia na permutação das linhas dos vetores da **matriz B** (deixando cada vetor intacto), gerando uma matriz permutada B_{RND} . A cada permutação, uma nova matriz $T_{RND} = WB_{RND}$ e o correspondente $p(T_{RND}E)$ são recalculados. Após 1000 permutações a probabilidade de encontrar no modelo nulo um $p(T_{RND}E) \geq p(TE)$ é encontrada (Pillar et al., 2009).

Para revelar o TDAP, primeiro, as semelhanças entre os pares de espécies (em um intervalo de 0 a 1) analisadas em uma **matriz S_B** baseada nos atributos em **B** são usadas para definir a **matriz U** com os graus de pertencimento das espécies a conjuntos difusos. Pela multiplicação de matrizes, $X = U'W$ conterá a composição de espécies da comunidade após a ponderação difusa (*fuzzy weighting*) pela similaridade dos atributos (cada linha em **X** se refere a uma espécie). Em outras palavras, isso indicará a probabilidade de que uma determinada espécie ocorra em uma comunidade com base na semelhança de atributos com as espécies encontradas na mesma comunidade. A correlação $p(XE)$ neste caso mede a força da associação entre a variação na composição da comunidade ponderada (*fuzzy-weighted*) pelos atributos e a variação nas variáveis explicativas da matriz de distância D_E . Então, uma correlação parcial $p(XE.T)$ é feita para remover o efeito da convergência de atributos em **T**, indicando se há um padrão de divergência funcional relacionada às variáveis explicativas (Debastiani and Pillar, 2012). Analogamente ao $p(TE)$, o $p(XE.T)$ foi testado contra um modelo nulo baseando-se em 1000 permutações (Pillar et al., 2009).

Os subconjuntos de atributos ótimos que maximizam $p(TE)$ (TCAP) e $p(XE.T)$ (TDAP) foram obtidos através de um algoritmo que considera todas as combinações de atributos, começando por um atributo até o conjunto completo de atributos (Pillar et al., 2009; Pillar and Sosinski, 2003).

Embora TCAP e TDAP revelem os padrões resultantes dos diferentes processos de montagem da comunidade, eles não revelam a posição desses padrões ao longo dos tratamentos avaliados. Assim, assumimos que a convergência é maior em comunidades locais que apresentem uma maior redundância funcional, enquanto a divergência é maior em comunidades com uma maior diversidade funcional.

2.7.3. *Analizando fatores que explicam variações na estrutura taxonômica e funcional dos colêmbolos epigéicos*

Nós computamos uma seleção de modelos GLM, baseados no critério de *Akaike* corrigido para pequeno tamanho amostral (AICc), para analisar qual variável ou qual o conjunto de variáveis que explicam melhor as variações na estrutura taxonômica e funcional dos colêmbolos epigéicos. Para isso, unimos os dados dos dois períodos (antes e depois). Os preditores mais relevantes entre todas as combinações possíveis de modelos que explicam a variação das variáveis resposta e o R^2 de cada modelo foram identificados e calculados usando a função *dredge* do pacote *MuMIn* (Bartoń, 2018). Um resumo dos modelos mais parcimoniosos com base nos coeficientes médios do modelo ($\Delta AICc < 2$) foi calculado usando a função *model.avg* do pacote *MuMIn*.

3. RESULTADOS

O período anterior (11 anos sem adição de nutrientes) e posterior a retomada das adições de nutrientes serão referidos aqui apenas como “antes” e “depois”. Foram contabilizados um total de 22.225 espécimes de colêmbolos epigéicos (10.992 antes e 11.233 depois), distribuídos em três ordens, 10 famílias, 18 gêneros e 23 morfoespécies. As ordens, famílias e morfoespécies que predominaram no controle e nos tratamentos antes e depois estão destacadas nas Tabelas S4 e S5.

3.1. *Efeito da adição de nutrientes nas variáveis explicativas*

A calagem foi o tratamento que afetou significativamente a maior parte dos fatores explicativos, com grande parte dos fatores do solo e da biomassa microbiana se diferenciando do controle principalmente antes, mas com a mesma direção do efeito depois. Destaca-se nesse tratamento o aumento do pH do solo e a diminuição da biomassa microbiana (**Tabela 1**). Os tratamentos de +P e +NP tiveram concentrações de P total e uma biomassa de bactérias Gram-positivas significativamente maiores tanto antes como depois. Concentrações significativamente maiores de Al^{3+} foram detectadas em +N e +NP tanto antes como depois. Antes, a qualidade da matéria orgânica foi afetada positivamente e significativamente nos tratamentos de calagem (C/N do solo) e +P (C/N serapilheira). Por fim, a biomassa de Actinomicetos foi afetada negativamente por todos os tratamentos antes, mas continuou afetada apenas em +NP depois (**Tabela 1**).

3.2. Efeito da adição de nutrientes na atividade, estrutura e diversidade taxonômica

No geral, a atividade dos colêmbolos epigêicos declinou significativamente em relação ao controle apenas na calagem, tanto antes como depois (**Tabela 2**). Isso se deu principalmente pela diminuição da atividade de colêmbolos da ordem Entomobryomorpha e família Neanuridae (Poduromorpha), embora depois, as morfoespécies de Entomobryomorpha *Lepidocyrtinus* sp1 e *Salina* sp. aumentaram significativamente sua atividade na calagem. Colêmbolos Symphypleona tiveram uma atividade significativamente reduzida em +N e +NP antes, mas não depois. A atividade de *Seira* sp2 foi significativamente maior antes em todos os tratamentos de fertilização, mas não permaneceu depois. Já a morfoespécie *Entomobrya* sp1 manteve uma maior atividade nos dois períodos, principalmente nos tratamentos +P e +NP. Em contrapartida, *Lepidocyrtus* sp. que se encontrava menos ativa em todos os tratamentos antes, principalmente em +NP e calagem, teve um aumento significativo de atividade em +N e +NP depois (**Tabela 2**).

Antes, os dois primeiros eixos de ordenação da RDA retiveram significativamente ($F_{5,14}: 2,103, p = 0,003$) 79,9% da variação total das relações entre a estrutura da comunidade de colêmbolos e as variáveis explicativas (**Figura 2A**). Nesse período, a estrutura da comunidade no controle se relacionou positivamente com a biomassa de Actinomicetos e apresentou uma maior predominância de espécimes de *Lepidocyrtus* sp. e menor de *Folsomides* sp1 e *Trogolaphysa* sp. Na calagem a comunidade se estruturou relacionada positivamente ao pH do solo, com maior predominância de espécimes de *Folsomides* sp2 e *Brachystomella* sp. e menor de *Seira* sp2. No tratamento +NP a comunidade se estruturou relacionada positivamente ao P total do solo e negativamente a razão C/N da serapilheira, apresentando uma maior predominância de espécimes de *Entomobrya* sp1 e menor de *Bourletiella* sp. (**Figura 2A**). A estrutura das comunidades locais de colêmbolos diferiu significativamente do controle em +N (ANOSIM R: 0,24; $p = 0,03$), +P (ANOSIM R: 0,40; $p = 0,03$), calagem (ANOSIM R: 0,56; $p = 0,02$), mas principalmente em +NP (ANOSIM R: 0,63; $p = 0,02$).

Depois, os dois primeiros eixos de ordenação da RDA retiveram significativamente ($F_{5,14}: 1,932, p = 0,016$) 86,6% da variação total das relações (**Figura 2B**). Nesse período a comunidade do controle continuou se relacionando positivamente com Actinomicetos, mas com predominância de espécimes de *Entomobrya* sp2. A comunidade da calagem continuou relacionada positivamente ao pH do solo, mas com

predominância de espécimes de *Lepidocyrtinus* sp1 e *Trogolaphysa* sp. e mantendo uma menor predominância de *Seira* sp2. Já em +NP a comunidade continuou relacionada positivamente ao P total do solo e com uma maior predominância de *Entomobrya* sp1, mas dessa vez acompanhada de uma predominância de espécimes de *Sminthurinus* sp. (**Figura 2B**). As comunidades locais de colêmbolos diferiram significativamente do Controle apenas em +NP (ANOSIM R: 0,35; $p = 0,03$) e na calagem (ANOSIM R: 0,38; $p = 0,04$).

3.3. Efeito da adição de nutrientes na estrutura funcional

A CWM de todos os atributos foi afetada significativamente antes e depois na calagem, só que de forma inversa. Antes, o efeito negativo foi influenciado principalmente pela ocorrência de colêmbolos com menor desenvolvimento da furca e menor tamanho da antena. Depois, o efeito positivo foi influenciado pela ocorrência de colêmbolos com maior tamanho corporal e presença de escamas. Nos tratamentos de fertilização, apenas antes uma ocorrência significativamente maior de colêmbolos de maior tamanho corporal foi detectada em +NP (**Tabela 3**).

Antes, os dois primeiros eixos de ordenação da RDA retiveram 98.3% da variação total das relações entre a estrutura funcional de colêmbolos e as variáveis explicativas (**Figura 3A**), no entanto, não significativamente ($F_{5,14}: 1,617, p = 0,17$). Nesse período se destacam os CWMs de tricobótrios e de escamas que geraram variações entre tratamentos e dentro dos tratamentos de +NP (associado ao aumento de P total) e +N (associado a diminuição da razão C/N da serapilheira). Não houve diferenças significativas na estrutura funcional entre tratamentos e Controle. As maiores diferenças foram detectadas em +NP (ANOSIM R: 0,23; $p = 0,10$) e calagem (ANOSIM R: 0,23; $p = 0,10$).

Depois, os dois primeiros eixos de ordenação da RDA retiveram significativamente ($F_{5,14}: 2,811, p = 0,01$) 99,7% da variação total das relações (**Figura 3B**). Nesse período se destaca os CWMs de escamas que caracterizou a comunidade na calagem (associada ao aumento do pH do solo) e órgão pós-antenal que gerou variações dentro dos tratamentos, associado a variações no P total (**Figura 3B**). Não houve diferenças significativas na estrutura funcional entre tratamentos de fertilização e Controle. A maior diferença foi detectada na calagem (ANOSIM R: 0,47; $p = 0,06$).

3.5. Padrões de convergência e divergência de atributos funcionais

Antes, uma correlação parcial significativa foi detectada e apontou a existência de uma divergência de atributos funcionais (TDAP) gerada pelas relações com os fatores do solo, da matéria orgânica e da biomassa microbiana (**Tabela 4**). Depois, o padrão se inverteu e uma correlação parcial significativa apontou para a existência de um padrão de convergência de atributos (TCAP) gerada pelas relações com os mesmos fatores mencionados acima (**Tabela 4**). Três atributos funcionais (Df, No e Tr) maximizaram tanto o padrão TDAP antes como o TCAP depois. Antes, o atributo Al e depois o atributo Sc também foram incluídos entre os atributos ótimos que maximizaram os padrões encontrados (**Tabela 4**).

Não houve diferenças significativas na Diversidade e Redundância Funcional das comunidades de colêmbolos entre controle e tratamentos antes da retomada das adições de nutrientes (**Figura 4A e C**). Depois da retomada das adições, não houve diferença significativa da Diversidade Funcional, mas um aumento significativo da Redundância Funcional em relação ao controle foi detectado nos tratamentos +P e +NP (**Figura 4B e D**).

3.5. Variáveis que explicam às variações na estrutura taxonômica e funcional de colêmbolos epigéicos de cerrado

O modelo que melhor explicou a variação no log da atividade total de colêmbolos epigéicos foi o que inclui apenas o pH do solo (**Tabela S6**). A atividade total de colêmbolos diminuiu com o aumento do pH do solo (**Figura 5A**). Dos fatores correlacionados com o pH do solo, a razão C/N foi a que teve maior poder explicativo (**Figura 5B**). Analisando em nível de ordem, a variação no log da atividade de Entomobryomorpha continuou sendo explicada apenas pelo pH do solo (**Tabela S6**). A variação na atividade de Symphypleona foi explicada por modelos que incluíram a biomassa de Actinomicetos e fungos saprofíticos (**Tabela S6**). A atividade de Symphypleona aumentou com o aumento da biomassa de Actinomicetos, mas principalmente de fungos saprofíticos (**Figura 5C**). A variação na atividade de Poduromorpha foi explicada por modelos que incluíram além do pH do solo, a razão C/N da serapilheira e a biomassa de fungos saprofíticos (**Tabela S6**). A atividade de Poduromorpha aumentou com o aumento da razão C/N do solo e diminuiu com o aumento do pH do solo e da biomassa de fungos saprofíticos (**Figura 5D**).

Os modelos que melhor explicaram as variações da diversidade e redundância funcional foram aqueles que incluíram o P total do solo e a biomassa de fungos saprofiticos (**Tabela S7**). A diversidade funcional diminuiu e a redundância aumentou com o aumento do P total, mas principalmente da biomassa de fungos saprofiticos (**Figura 6A e B**). A variação do CWM de todos os atributos não foi explicada por nenhum fator (**Tabela S7**). No entanto, os modelos que incluíram o pH do solo explicaram os CWM de Bs (positivamente), Fd (negativamente) e Tr (negativamente). O modelo que incluiu pH e P total do solo foi o melhor para explicar o CWM de No. Dos fatores correlacionados com o pH do solo, a biomassa bacteriana se sobressaiu e explicou positivamente o aumento do CWM de Fd (**Figura 6C**) e de No (**Figura 6D**).

4. DISCUSSÃO

No geral, a calagem foi o tratamento que mais afetou a fauna de colêmbolos epigéicos do cerrado estudado, tanto no aspecto taxonômico como funcional. A diminuição na atividade dos colêmbolos aconteceu de forma semelhante tanto antes como depois da retomada das adições, e veio acompanhada dos efeitos residuais e de curto prazo que a calagem teve nos fatores do solo, da matéria orgânica e da biomassa microbiana. Ainda, a calagem foi o único tratamento que afetou os escores médios de atributos funcionais ponderados pela comunidade, mas com a direção do efeito mudando de antes (negativo) para depois (positivo) da retomada das adições. Apesar disso, os tratamentos com adição de N e P, combinados e separados, afetaram a atividade de alguns táxons e alteraram significativamente a estrutura taxonômica das comunidades locais de colêmbolos. Ainda, o efeito a curto prazo da adição de P e N + P elevou a redundância funcional da comunidade, potencialmente a direcionando de um padrão de divergência antes, para um de convergência de atributos funcionais depois da retomada das adições.

4.1. A adição de nutrientes afeta a atividade e estrutura taxonômica das comunidades locais de colêmbolos, mas não sua diversidade

A diminuição da atividade de colêmbolos na calagem veio acompanhado da alteração de fatores que podem influenciar a composição e estrutura da fauna de colêmbolos do solo, como o pH, qualidade da matéria orgânica e biomassa microbiana (Cassagne et al., 2003; Chagnon et al., 2000; Chagnon et al., 2001; Ochoa-Hueso et al., 2014). Recentemente, um estudo na mesma área experimental mostrou que há um aumento na diversidade de bactérias no tratamento de calagem (Silveira et al., 2020), o

que explica a diminuição da biomassa bacteriana observada aqui, possivelmente de grupos dominantes dentro do filo Acidobacteria, que são grupos adaptados a sistemas oligotróficos e ácidos (Kielak et al., 2016). Colêmbolos acessam uma variedade de recursos alimentares (Ferlian et al., 2015), mas alguns deles podem depender principalmente de fungos e bactérias para suprir suas demandas energéticas (Chen et al., 1995). Evidências mostram, por exemplo, que colêmbolos da ordem Entomobryomorpha podem consumir bactérias em quantidades consideráveis (Crotty et al., 2011). Isso pode indicar que a diminuição da atividade de colêmbolos na calagem, principalmente da ordem Entomobryomorpha, decorreu da diminuição de microrganismos que eles demandavam como recurso. No entanto, as morfoespécies *Lepidocyrtinus* sp1 e *Salina* sp., ambas da ordem Entomobryomorpha, aumentaram sua atividade depois da retomada da calagem, indicando que outros fatores podem afetar táxons específicos a curto prazo.

Nossa expectativa quanto ao efeito positivo da adição combinada de N e P para a biomassa microbiana do solo e conseqüentemente para a atividade de colêmbolos não foi atendida pelos resultados. As vegetações de cerrado, assim como florestas tropicais, tendem a ser mais limitadas por P do que N (Nardoto et al., 2006), mas parecem ser mais responsivas a adição combinada de N e P (Bustamante et al., 2012), responsáveis por afetar processos de reabsorção de nutrientes que influenciam a qualidade da serapilheira (Kozovits et al., 2007). Em florestas tropicais, meta-análises mostram que a biomassa microbiana do solo é limitada por P e responde positivamente a combinação de N e P (Camenzind et al., 2018). Aqui, no entanto, a biomassa microbiana, principalmente de Actinomicetos e de bactérias Gram-negativas, declinou com a adição combinada de N e P, podendo ter afetado em cadeia a atividade dos colêmbolos Symphypleona antes e dos Entomobryomorpha depois da retomada das adições.

Separadamente, a adição de N e P, embora não significativamente, afetou positivamente a biomassa microbiana e a atividade de colêmbolos antes, mas isso se reverteu depois da retomada das adições, indicando que novas entradas desses nutrientes podem afetar negativamente os colêmbolos em vegetações de cerrado. Evidências mostram que a densidade de colêmbolos do solo é afetada pela adição de N e P de forma distinta entre ecossistemas tropicais (Jacquemin et al., 2012) e temperados (Nielsen et al., 2015), e mesmo entre ecossistemas temperados campestres (Cole et al., 2008, 2005; van der Wal et al., 2009) e florestais (Deleporte and Tillier, 1999; Lindberg and Persson, 2004; Xu et al., 2009). Efeitos negativos da adição de N na densidade de colêmbolos

podem surgir apenas com o aumento da carga adicionada ou com o prolongamento da adição (Ochoa-Hueso et al., 2014; Xu et al., 2009). Em todos esses casos, no entanto, os colêmbolos parecem ser afetados por alterações na química do solo ou mudanças na disponibilidade e qualidade dos recursos. Aqui, constatamos que, em todos os tratamentos, a atividade de colêmbolos acompanha as variações da biomassa microbiana do solo, mas nem esse e nenhum outro fator afetado pela adição de nutrientes afetou significativamente a riqueza e diversidade dos colêmbolos.

Variações no pH, P total e na biomassa de Actinomyvetes do solo influenciaram alterações significativas na estrutura da comunidade de colêmbolos em relação ao controle, principalmente nos tratamentos com adição de N+P e calagem. A alteração na estrutura da comunidade de colêmbolos na calagem, associada ao aumento de pH do solo, reforça que espécies de colêmbolos podem ser mais ou menos tolerantes a mudanças no pH (Van Straalen, 1998; Van Straalen and Verhoef, 1997). Já a alteração na estrutura da comunidade em N+P, associada ao aumento de P total do solo, indica que algumas espécies podem ter se favorecido pelo aumento de recursos limitados por P. No geral, nossos resultados apontam que a adição de nutrientes pode modificar a atividade e estrutura taxonômica dos colêmbolos a curto e longo prazo, promovendo uma alternância nas espécies dominantes e, por consequência, não alterar a riqueza e diversidade de espécies. Os mecanismos por trás dessas modificações ainda precisam ser compreendidos, assim como seus efeitos para o funcionamento do ecossistema. Por ora, evidências mostram que a composição de colêmbolos pode afetar mais o funcionamento do ecossistema do que seu número de espécies, embora isso dependa do contexto de interações entre as espécies, seus atributos e a composição vegetal (Eisenhauer et al., 2011).

4.2. A adição de nutrientes afeta a estrutura funcional das comunidades locais de colêmbolos por meio dos escores médios de atributos funcionais

Constatamos que a estrutura funcional da comunidade de colêmbolos no tratamento de calagem foi afetada por meio de mudanças significativas nos escores médios de atributos funcionais, porém, o efeito residual foi oposto do efeito a curto prazo da aplicação da calagem. Não compreendemos o mecanismo exato por trás disso, mas podemos supor que o efeito a curto prazo da calagem pode ter alterado o habitat de tal forma que favoreceu colêmbolos mais resistentes a dessecação (maior tamanho corporal)

e mais protegidos contra luminosidade e radiação UV (presença de escamas), característicos de ecossistemas mais abertos, como os campestres (Salmon et al., 2014). Essa tendência foi inversa no tratamento de adição de N e P combinados, principalmente considerando o tamanho corporal.

A invasão do capim gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv.), observada em parcelas com aplicação de calagem (Mello, 2019), pode ter avançado mais com a retomada da adição de nutrientes, acarretando em uma abertura maior do habitat, diminuindo a cobertura de serapilheira e, assim, favorecendo colêmbolos com atributos mais favoráveis para esse novo ambiente. Por outro lado, para explicar a tendência observada na comunidade de colêmbolos em N+P, o capim gordura, que também se estabeleceu em suas parcelas (Bustamante et al., 2012), teria que ter recuado, fechando mais a vegetação. Como não medimos a cobertura vegetal no período estudado, não podemos confirmar isso por agora. Ainda para a calagem, não descartamos que o efeito possa ter sido de caráter fisiológico, selecionando colêmbolos mais resistentes a variações de íons, desencadeadas pelo aumento do pH do solo, que pode afetar o balanço iônico e osmótico desses organismos (Van Straalen and Verhoef, 1997).

4.3. Desvendando os padrões e processos de montagem da comunidade de colêmbolos epigéicos

Os gradientes gerados pela adição de nutrientes nos fatores do solo, da matéria orgânica e da biomassa microbiana se mostraram influentes nos padrões de montagem da comunidade de colêmbolos, principalmente sob o efeito residual. A inversão do padrão de divergência antes para o de convergência depois da retomada das adições de nutrientes, maximizados praticamente pelos mesmos atributos funcionais, indicam que as espécies coexistiam pela limitação de similaridade e passaram a ser influenciadas a curto prazo por um filtro ambiental (Cornwell et al., 2006; de Bello et al., 2009; Pillar et al., 2009). A limitação de similaridade entre as espécies de colêmbolos, pode surgir em ambientes com baixa heterogeneidade ambiental, como no caso de florestas temperadas (Widenfalk et al., 2016). Vegetações de cerrado, no entanto, são mais ricas e heterogêneas ambientalmente do que florestas temperadas, o que também pode ser um fator que por si só favoreça a divergência funcional. A heterogeneidade do habitat pode ser responsável por gerar padrões de divergência em atributos funcionais de aranhas, por exemplo, possivelmente pela expansão de nichos ecológicos e diversificação dos recursos

disponíveis (Podgaiski et al., 2013). Seguindo essa lógica, a ampliação de nicho e diversificação de recursos, sob o efeito residual da adição de nutrientes, pode ter permitido a coexistência de colêmbolos com atributos distintos no que se refere a habilidade sensorial de detectar recursos e se defender contra predadores.

A curto prazo, o efeito da adição de nutrientes pode ter afetado a disponibilidade de recursos, favorecendo colêmbolos mais hábeis por acessá-los. A convergência de atributos funcionais em colêmbolos pode surgir em ambientes com distúrbios frequentes (Widenfalk et al., 2015), mas mesmo sob um forte gradiente abiótico, esse padrão pode se relacionar a atributos de plantas que conferem produtividade e qualidade da serapilheira (Abgrall et al., 2017). Aqui, não conseguimos confirmar o exato mecanismo que levou a convergência de atributos a curto prazo, mas conseguimos constatar que as comunidades de colêmbolos nos tratamentos de adição de P e N+P eram mais redundantes funcionalmente do que a do controle. Isso pode ter surgido pelo efeito que esses nutrientes tiveram na qualidade da serapilheira (Jacobson et al., 2011; Kozovits et al., 2007) e na disponibilidade de recursos, ao afetar a diversidade e cobertura de plantas e a produção de raízes finas (Bustamante et al., 2012). Não podemos afirmar que a maior redundância funcional das comunidades de colêmbolos nesses tratamentos direcionou o surgimento do padrão de convergência, mas se sim, isso indicaria que o P foi um elemento chave no processo que gerou esse padrão.

4.4. Fatores que afetam a estrutura taxonômica e funcional da comunidade de colêmbolos epigéicos de cerrado

O pH do solo é o principal fator que explica as variações da atividade de colêmbolos no geral. Como não observamos valores intermediários de pH entre 4 e 7, não dá para saber se a atividade dos colêmbolos continuaria declinando linearmente e significativamente em locais com valores entre 5 e 6 por exemplo. O que se sabe, no entanto, é que as variações na fauna de colêmbolos, assim como de outros artrópodes do solo (Van Straalen and Verhoef, 1997), estão fortemente relacionadas a variações no pH em diversos ecossistemas (Cassagne et al., 2003; Chagnon et al., 2001; Madeleine Chagnon et al., 2000; Martins da Silva et al., 2016; Ochoa-Hueso et al., 2014). Supõe-se que o balanço iônico e osmótico dos colêmbolos pode ser sensível a variações de ions H^+ (Van Straalen and Verhoef, 1997). Por trás das variações do pH, como vimos neste estudo, também estão as variações na qualidade da matéria orgânica e na biomassa

microbiana, fatores diretamente ligados a alimentação dos colêmbolos (Hopkin, 1997; Rusek, 1998).

De fato, a atividade da fauna variou em função da razão C/N do solo, indicando que uma maior atividade é favorecida em locais onde a qualidade da matéria orgânica do solo é maior. Em campos temperados, existem observações de que colêmbolos euedáficos, que habitam o solo mineral (não amostrados aqui), se alimentam de recursos de baixa qualidade enquanto os epiedáficos e hemiedáficos mais móveis (amostrados aqui) forrageiam por fungos de alta qualidade (Van Amelsvoort et al., 1988). Aqui, os *Symphyleona* (geralmente epiedáficos) se relacionaram positivamente com a biomassa de fungos saprofíticos, ao contrário dos *Poduromorpha* (aqui representados por hemiedáficos e epiedáficos), que foram mais ativos onde a biomassa fúngica foi menor e a razão C/N da serapilheira maior. Isso poderia indicar que os colêmbolos epiedáficos e hemiedáficos de cerrado forrageiam por recursos de alta ou baixa qualidade. Isso reforçaria a posição trófica distinta que esses grupos possuem quando analisados por isótopos estáveis de C e N. Estudos mostram que espécies de *Symphyleona* parecem se alimentar de fontes mais próximas dos produtores primários (possivelmente de maior qualidade), enquanto as de *Poduromorpha* se alimentam de fontes de menor qualidade, mais processadas por microrganismos (Potapov et al., 2016). Nesse caso, as variações na estrutura taxonômica dos colêmbolos, em decorrência de variações da biomassa microbiana, poderiam estar relacionadas a variações na qualidade dos recursos disponíveis.

Os fungos saprofíticos, juntamente com o P total do solo, também parecem explicar as variações na diversidade e redundância funcional dos colêmbolos. A menor diversidade e maior redundância funcional em locais com maior biomassa de fungos saprofíticos pode indicar uma maior atividade de colêmbolos com atributos mais efetivos no forrageamento desses microrganismos. Por outro lado, isso pode simplesmente refletir o aumento da atividade de colêmbolos *Symphyleona* como relatado anteriormente. As variações em alguns atributos ligados a percepção do habitat e defesa contra predadores, relacionadas a variações do pH e da biomassa bacteriana do solo, também podem refletir aspectos do forrageamento das espécies. No entanto, essas relações são mais difíceis de compreender, especialmente pelo baixo poder explicativo gerado por nossas análises e pelo fato que os fatores que analisamos podem interagir entre si. Pelo conjunto dos nossos

resultados, ao menos evidenciamos que o pH e o P do solo parecem ser elementos chave para a compreensão dos aspectos ecológicos da fauna de colêmbolos em cerrado.

5. CONCLUSÕES

No geral, nosso estudo indica que a fauna de colêmbolos epigéicos em vegetações de cerrado poderá ser impactada, tanto em seus aspectos taxonômicos como funcionais, principalmente por distúrbios que afetem o pH do solo e a disponibilidade de recursos microbianos. A deposição de N e P nesses ecossistemas poderá afetar a estrutura taxonômica dos colêmbolos, mas se a deposição não for contínua, o efeito perdurará apenas se esses nutrientes entrarem no sistema conjuntamente. Embora observamos que alguns táxons podem indicar as alterações promovidas pela adição de N+P e da calagem, isso ainda necessitará ser validado por mais estudos.

Evidenciamos que a adição de nutrientes pode afetar fatores a longo prazo que levam os colêmbolos a divergir em atributos ligados a preferência de habitat e defesa contra predadores, ao passo que os mesmos atributos passam a convergir a curto prazo por ação de algum filtro ambiental. Por hora, nossos resultados indicam que esse filtro ambiental pode ter surgido por processos influenciados pelo P do solo, que parece estar relacionado ao aumento da redundância funcional das comunidades de colêmbolos nos tratamentos de adição de P e N+P. Mais estudos serão necessários, no entanto, para determinar se a divergência funcional surgiu por interações bióticas, como competição, ou mesmo pela heterogeneidade ambiental.

Por fim, ao passo que podemos prever mudanças na atividade de colêmbolos pela medição do pH, da razão C/N e da biomassa de fungos saprofíticos do solo, este último fator, atrelado a alterações no P do solo, pode indicar alterações na diversidade e redundância funcional da comunidade de colêmbolos em ecossistemas de cerrado.

REFERÊNCIAS

- Abgrall, C., Chauvat, M., Langlois, E., Hedde, M., Mouillot, D., Salmon, S., Winck, B., Forey, E., 2017. Shifts and linkages of functional diversity between above- and below-ground compartments along a flooding gradient. *Funct. Ecol.* 31, 350–360. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12718>
- Bardgett, R.D., Van Der Putten, W.H., 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 505, 505–511. <https://doi.org/10.1038/nature13855>
- Bartoń, K., 2018. Package “MuMIn” Title Multi-Model Inference. R Softw. Packag. version 1.

- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. Numerical Ecology with R. Springer, New York.
- Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *J. Veg. Sci.* 16, 533–540.
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F.A.O., Durigan, G., Overbeck, G.E., Fidelis, A., Fernandes, G.W., Bond, W.J., Hermann, J.M., Mahy, G., Alvarado, S.T., Zaloumis, N.P., Veldman, J.W., 2019. Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biol. Rev.* 94, 590–609. <https://doi.org/10.1111/brv.12470>
- Bustamante, M. M. C., de Brito, D.Q., Kozovits, A.R., Luedemann, G., de Mello, T.R.B., Siqueira-Pinto, A., Munhoz, C.B.R., Takahashi, F.S.C., 2012. Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). *Plant Ecol.* 213, 795–808. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0042-4>
- Bustamante, M.M.C., Nardoto, G.B., Pinto, a S., Resende, J.C.F., Takahashi, F.S.C., Vieira, L.C.G., 2012. Potential impacts of climate change on biogeochemical functioning of Cerrado ecosystems. *Brazilian J. Biol.* 72, 655–71.
- Buyer, J.S., Sasser, M., 2012. High throughput phospholipid fatty acid analysis of soils. *Appl. Soil Ecol.* 61, 127–130. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.06.005>
- Camenzind, T., Hättenschwiler, S., Treseder, K.K., Lehmann, A., Rillig, M.C., 2018. Nutrient limitation of soil microbial processes in tropical forests. *Ecol. Monogr.* 88, 4–21. <https://doi.org/10.1002/ecm.1279>
- Cassagne, N., Gers, C., Gauquelin, T., 2003. Relationships between Collembola, soil chemistry and humus types in forest stands (France). *Biol. Fertil. Soils* 37, 355–361. <https://doi.org/10.1007/s00374-003-0610-9>
- Chagnon, Madeleine, Hébert, C., Paré, D., 2000. Community structures of Collembola in sugar maple forests: Relations to humus type and seasonal trends. *Pedobiologia (Jena)*. 44, 148–174. [https://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70035-9](https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70035-9)
- Chagnon, M., Paré, D., Hébert, C., 2000. Relationships between soil chemistry, microbial biomass and the collembolan fauna of southern Quebec sugar maple stands. *Écoscience* 7, 307–316. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682600>
- Chagnon, M., Paré, D., Hébert, C., Camiré, C., 2001. Effects of experimental liming on collembolan communities and soil microbial biomass in a southern quebec sugar maple (*Acer saccharum* marsh.) stand. *Appl. Soil Ecol.* 17, 81–90. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00134-7](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00134-7)
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M., 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers : a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84, 45–67. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chauvat, M., Perez, G., Ponge, J.-F., 2014. Foraging patterns of soil springtails are impacted by food resources. *Appl. Soil Ecol.* 82, 72–77. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.05.012>

- Chauvat, M., Zaitsev, A.S., Wolters, V., 2003. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. *Oecologia* 137, 269–276.
<https://doi.org/10.1007/s00442-003-1310-8>
- Chen, B., Snider, R.J., Snider, R.M., 1995. Food preference and effects of food type on the life history of some soil Collembola. *Pedobiologia (Jena)*. 39, 496–505.
- Christiansen, K.A., Dindal, D.L., 1990. Insecta: Collembola, in: *Soil Biology Guide*. John Wiley and Sons, New York, pp. 965–995.
- Cipola, N.G., da Silva, D.D., Bellini, B.C., 2018. Class Collembola, in: Hamada, N., Thorp, J.H., Rogers, D.C. (Eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates - Volume III: Keys to Neotropical Hexapoda*. Academic Press, London, pp. 11–55.
- Cole, L., Buckland, S.M., Bardgett, R.D., 2008. Influence of disturbance and nitrogen addition on plant and soil animal diversity in grassland. *Soil Biol. Biochem.* 40, 505–514. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.018>
- Cole, L., Buckland, S.M., Bardgett, R.D., 2005. Relating microarthropod community structure and diversity to soil fertility manipulations in temperate grassland. *Soil Biol. Biochem.* 37, 1707–1717. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.02.005>
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W., Ackerly, D.D., Ackerly, D.D., 2006. A Trait-Based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume. *Source Ecol. Ecol.* 87, 1465–1471.
- Crotty, F. V, Blackshaw, R.P., Murray, P.J., 2011. Tracking the flow of bacterially derived ¹³C and ¹⁵N through soil faunal feeding channels. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 25, 1503–13. <https://doi.org/10.1002/rcm.4945>
- Cunha-Zeri, G., Ometto, J., 2020. Nitrogen emissions in Latin America: A conceptual framework of drivers, impacts, and policy responses. *Environ. Dev.* 100605.
<https://doi.org/10.1016/j.envdev.2020.100605>
- de Bello, F., Lepš, J., Lavorel, S., Moretti, M., 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecol.* 8, 163–170. <https://doi.org/10.1556/ComEc.8.2007.2.3>
- de Bello, F., Thuiller, W., Lepš, J., Choler, P., Clément, J.-C., Macek, P., Sebastià, M.-T., Lavorel, S., 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *J. Veg. Sci.* 20, 475–486.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01042.x>
- Debastiani, V.J., Pillar, V.D., 2012. Synca-R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. *Bioinformatics* 28, 2067–2068. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts325>
- Deleporte, S., Tillier, P., 1999. Long-term effects of mineral amendments on soil fauna and humus in an acid beech forest floor. *For. Ecol. Manage.* 118, 245–252.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00505-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00505-2)
- Eisenhauer, N., Cesarz, S., Koller, R., Worm, K., Reich, P.B., 2012. Global change belowground: impacts of elevated CO₂, nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity. *Glob. Chang. Biol.* 18, 435–447.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02555.x>

- Eisenhauer, N., Sabais, A.C.W., Scheu, S., 2011. Collembola species composition and diversity effects on ecosystem functioning vary with plant functional group identity. *Soil Biol. Biochem.* 43, 1697–1704. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.04.015>
- Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai, J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 10, 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
- Ferlian, O., Klärner, B., Langeneckert, A.E., Scheu, S., 2015. Trophic niche differentiation and utilisation of food resources in collembolans based on complementary analyses of fatty acids and stable isotopes. *Soil Biol. Biochem.* 82, 28–35. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.12.012>
- Frostegård, Å., Bååth, E., 1996. The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biol. Fert. Soils* 22, 59–65. <https://doi.org/10.1007/BF00384433>
- Frostegård, Å., Bååth, E., Tunlio, A., 1993. Shifts in the structure of soil microbial communities in limed forests as revealed by phospholipid fatty acid analysis. *Soil Biol. Biochem.* 25, 723–730. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(93\)90113-P](https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90113-P)
- Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erismann, J.W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J.R., Martinelli, L.A., Seitzinger, S.P., Sutton, M.A., 2008. Transformation of the Nitrogen Cycle : Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science* (80-.). 320, 889–892. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>
- Geisseler, D., Scow, K.M., 2014. Long-term effects of mineral fertilizers on soil microorganisms - A review. *Soil Biol. Biochem.* 75, 54–63. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.03.023>
- Hopkin, S.P., 1997. *Biology of the springtails*. Oxford University Press, Oxford.
- Jacobson, T.K.B., Bustamante, M.M.D.C., Kozovits, A.R., 2011. Diversity of shrub tree layer, leaf litter decomposition and N release in a Brazilian Cerrado under N, P and N plus P additions. *Environ. Pollut.* 159, 2236–2242. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.10.019>
- Jacquemin, J., Maraun, M., Roisin, Y., Leponce, M., 2012. Differential response of ants to nutrient addition in a tropical Brown Food Web. *Soil Biol. Biochem.* 46, 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.11.007>
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kaneda, S., Kaneko, N., 2008. Collembolans feeding on soil affect carbon and nitrogen mineralization by their influence on microbial and nematode activities. *Biol. Fert. Soils* 44, 435–442. <https://doi.org/10.1007/s00374-007-0222-x>
- Kielak, A.M., Barreto, C.C., Kowalchuk, G.A., van Veen, J.A., Kuramae, E.E., 2016. The ecology of Acidobacteria: Moving beyond genes and genomes. *Front. Microbiol.* 7, 1–16. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00744>

- Kozovits, A.R., Bustamante, M.M. da C., Garofalo, C.R., Bucci, S., Franco, a. C., Goldstein, G., Meinzer, F.C., 2007. Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Funct. Ecol.* 21, 1034–1043. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01325.x>
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2008. Assessing functional diversity in the field - Methodology matters! *Funct. Ecol.* 22, 134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Li, D., 2020. hillR: Diversity Through Hill Numbers. R Softw. Packag. version 0.
- Lindberg, N., Persson, T., 2004. Effects of long-term nutrient fertilisation and irrigation on the microarthropod community in a boreal Norway spruce stand. *For. Ecol. Manage.* 188, 125–135. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.012>
- Macarthur, R., Levins, R., 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *Am. Nat.* 101, 377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- Makkonen, M., Berg, M.P., van Hal, J.R., Callaghan, T. V., Press, M.C., Aerts, R., 2011. Traits explain the responses of a sub-arctic Collembola community to climate manipulation. *Soil Biol. Biochem.* 43, 377–384. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.11.004>
- Martins da Silva, P., Berg, M.P., Serrano, A.R.M., Dubs, F., Sousa, J.P., 2012. Environmental factors at different spatial scales governing soil fauna community patterns in fragmented forests. *Landsc. Ecol.* 27, 1337–1349. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9788-2>
- Martins da Silva, P., Carvalho, F., Dirilgen, T., Stone, D., Creamer, R., Bolger, T., Sousa, J.P., 2016. Traits of collembolan life-form indicate land use types and soil properties across an European transect. *Appl. Soil Ecol.* 97, 69–77. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.07.018>
- Matson, P., Lohse, K.A., Hall, S.J., 2002. The globalization of nitrogen deposition: Consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio* 31, 113–119. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.2.113>
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Mello, T.R.B., 2019. Efeitos a médio e longo prazo da adição de nutrientes em áreas de cerrado típico sobre a vegetação herbáceo-arbustiva e interações acima e abaixo do solo. University of Brasilia (PhD dissertation).
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Nardoto, G.B., Bustamante, M.M. da C., Pinto, A.S., Klink, C.A., 2006. Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *J. Trop. Ecol.* 22. <https://doi.org/10.1017/S0266467405002865>
- Nielsen, U.N., Prior, S., Delroy, B., Walker, J.K.M., Ellsworth, D.S., Powell, J.R., 2015. Response of belowground communities to short-term phosphorus addition

in a phosphorus-limited woodland. *Plant Soil* 391, 321–331.
<https://doi.org/10.1007/s11104-015-2432-6>

- Ochoa-Hueso, R., Rocha, I., Stevens, C.J., Manrique, E., Luciañez, M.J., 2014. Simulated nitrogen deposition affects soil fauna from a semiarid Mediterranean ecosystem in central Spain. *Biol. Fertil. Soils* 50, 191–196.
<https://doi.org/10.1007/s00374-013-0838-y>
- Olsson, P.A., 1999. Signature fatty acids provide tools for determination of the distribution and interactions of mycorrhizal fungi in soil. *FEMS Microbiol. Ecol.* 29, 303–310.
- Petersen, H., 2002. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium. *Pedobiologia (Jena)*. 46, 246–260. [https://doi.org/10.1016/s0031-4056\(04\)70140-7](https://doi.org/10.1016/s0031-4056(04)70140-7)
- Phoenix, G.K., Hicks, W.K., Cinderby, S., Kuylenstierna, J.C.I., Stock, W.D., Dentener, F.J., Giller, K.E., Austin, A.T., Lefroy, R.D.B., Gimeno, B.S., Ashmore, M.R., Ineson, P., 2006. Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: The need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Glob. Chang. Biol.* 12, 470–476. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01104.x>
- Pillar, V.D., Blanco, C.C., Müller, S.C., Sosinski, E.E., Joner, F., Duarte, L.D.S., 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *J. Veg. Sci.* 24, 963–974. <https://doi.org/10.1111/jvs.12047>
- Pillar, V.D., Duarte, L.S., Sosinski, E.E., Fernando, J., 2009. Discriminating trait convergence and trait divergence assembly patterns in ecological community gradients. *J. Veg. Sci.* 20, 334–348. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05666.x>
- Pillar, V.D., Sosinski, E.E., 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *J. Veg. Sci.* 14, 323. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2003\)014\[0323:AIMFSP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2003)014[0323:AIMFSP]2.0.CO;2)
- Podgaiski, L.R., Joner, F., Lavorel, S., Moretti, M., Ibanez, S., Mendonça, M. de S., Pillar, V.D., 2013. Spider Trait Assembly Patterns and Resilience under Fire-Induced Vegetation Change in South Brazilian Grasslands. *PLoS One* 8.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060207>
- Potapov, A., Bellini, B., Chown, S., Deharveng, L., Janssens, F., Kováč, E., Kuznetsova, N., Ponge, J.-F., Potapov, M., Querner, P., Russell, D., Sun, X., Zhang, F., Berg, M., 2020. Towards a global synthesis of Collembola knowledge: challenges and potential solutions. *Soil Org.* 92, 161–188.
<https://doi.org/10.25674/so92iss3pp161>
- Potapov, A.A., Semenina, E.E., Korotkevich, A.Y., Kuznetsova, N.A., Tiunov, A.V., 2016. Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms. *Soil Biol. Biochem.* 101, 20–31.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.002>
- Potapov, A.M., Tiunov, A. V., Scheu, S., 2019. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition. *Biol. Rev.* 94, 37–59. <https://doi.org/10.1111/brv.12434>

- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing.
- Rao, R.C., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theor. Popul. Biol.* 21, 24–43.
- Roos, R.E., Birkemoe, T., Asplund, J., Luptáček, P., Raschmanová, N., Alatalo, J.M., Olsen, S.L., Klanderud, K., 2020. Legacy effects of experimental environmental change on soil micro-arthropod communities. *Ecosphere* 11. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3030>
- Rusek, J., 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodivers. Conserv.* 7, 1207–1219. <https://doi.org/10.1023/A:1008887817883>
- Salmon, S., Ponge, J.F., 2012. Species traits and habitats in springtail communities: A regional scale study. *Pedobiologia (Jena)*. 55, 295–301. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2012.05.003>
- Salmon, S., Ponge, J.F., Gachet, S., Deharveng, L., Lefebvre, N., Delabrosse, F., 2014. Linking species, traits and habitat characteristics of Collembola at European scale. *Soil Biol. Biochem.* 75, 73–85. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.04.002>
- Sano, E.E., Rosa, R., Brito, J.L.S., Ferreira, L.G., 2010. Land cover mapping of the tropical savanna region in Brazil. *Environ. Monit. Assess.* 166, 113–124. <https://doi.org/10.1007/s10661-009-0988-4>
- Santos, H.G., Jacomine, P.K.T., Anjos, L.H.C., Oliveira, V.A., Lumbreras, J.F., Coelho, M.R., Almeida, J.A., Araujo Filho, J.C., Oliveira, J.B., Cunha, T.J.F., 2018. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. Embrapa, Brasília, DF.
- Schlesinger, W.H., 2009. On the fate of anthropogenic nitrogen. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 203–208. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810193105>
- Silveira, R., Mello, T.R.B., Silva, M.R.S., Krüger, R.H., Bustamante, M.M.C., 2020. Long-term liming promotes drastic changes in the composition of the microbial community in a tropical savanna soil. *Biol. Fertil. Soils*. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01504-6>
- Southwood, T.R.E., Henderson, P.A., 2009. *Ecological Methods*. John Wiley and Sons, New Jersey.
- Steffen, W., Sanderson, R.A., Tyson, P., Jäger, J., Matson, P.A., Moore III, B., Oldfield, F., Richardson, K., Schellnhuber, H.J., Turner, B.L., Wasson, R.J., 2005. *Global Change and the Earth System*. Springer-Verlag, New York, NY.
- Sun, X., Marian, F., Bluhm, C., Maraun, M., Scheu, S., 2020. Response of Collembola to the addition of nutrients along an altitudinal gradient of tropical montane rainforests. *Appl. Soil Ecol.* 147, 103382. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103382>
- Uwizeye, A., de Boer, I.J.M., Opio, C.I., Schulte, R.P.O., Falcucci, A., Tempio, G., Teillard, F., Casu, F., Rulli, M., Galloway, J.N., Leip, A., Erisman, J.W., Robinson, T.P., Steinfeld, H., Gerber, P.J., 2020. Nitrogen emissions along global livestock supply chains. *Nat. Food* 1, 437–446. <https://doi.org/10.1038/s43016-020-0113-y>

- Van Amelsvoort, P.A.M., Van, Dogen, M., Van der Werff, P.A., 1988. The impact of collembola on humification and mineralisation of organic matter. *Pedobiologia* (Jena). 31, 103–111.
- van der Wal, A., Geerts, R.H.E.M., Korevaar, H., Schouten, A.J., Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M., Rutgers, M., Mulder, C., 2009. Dissimilar response of plant and soil biota communities to long-term nutrient addition in grasslands. *Biol. Fertil. Soils* 45, 663–667. <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0371-1>
- Van Straalen, N.M., 1998. Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities. *Appl. Soil Ecol.* 9, 429–437. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00101-2](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00101-2)
- Van Straalen, N.M., Verhoef, H.A., 1997. The Development of a Bioindicator System for Soil Acidity Based on Arthropod pH Preferences. *J. Appl. Ecol.* 34, 217. <https://doi.org/10.2307/2404860>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Walkley, A., Black, I.A., 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci.* 37, 29–38.
- Wang, R., Balkanski, Y., Boucher, O., Ciais, P., Peñuelas, J., Tao, S., 2015. Significant contribution of combustion-related emissions to the atmospheric phosphorus budget. *Nat. Geosci.* 8, 48–54. <https://doi.org/10.1038/ngeo2324>
- Wang, R., Goll, D., Balkanski, Y., Hauglustaine, D., Boucher, O., Ciais, P., Janssens, I., Penuelas, J., Guenet, B., Sardans, J., Bopp, L., Vuichard, N., Zhou, F., Li, B., Piao, S., Peng, S., Huang, Y., Tao, S., 2017. Global forest carbon uptake due to nitrogen and phosphorus deposition from 1850 to 2100. *Glob. Chang. Biol.* 23, 4854–4872. <https://doi.org/10.1111/gcb.13766>
- Widenfalk, L.A., Bengtsson, J., Berggren, Å., Zwiggelaar, K., Spijkman, E., Huyer-Brugman, F., Berg, M.P., 2015. Spatially structured environmental filtering of collembolan traits in late successional salt marsh vegetation. *Oecologia* 179, 537–549. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3345-z>
- Widenfalk, L.A., Malmström, A., Berg, M.P., Bengtsson, J., 2016. Small-scale Collembola community composition in a pine forest soil – Overdispersion in functional traits indicates the importance of species interactions. *Soil Biol. Biochem.* 103, 52–62. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.08.006>
- Winck, B.R., Saccol de Sá, E.L., Rigotti, V.M., Chauvat, M., 2017. Relationship between land-use types and functional diversity of epigeic Collembola in Southern Brazil. *Appl. Soil Ecol.* 109, 49–59. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.09.021>
- Xu, G.L., Schleppei, P., Li, M.H., Fu, S.L., 2009. Negative responses of Collembola in a forest soil (Alptal, Switzerland) under experimentally increased N deposition. *Environ. Pollut.* 157, 2030–2036. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.02.026>

- Zelles, L., 1999. Fatty acid patterns of phospholipids and lipopolysaccharides in the characterisation of microbial communities in soil: a review. *Biol. Fertil. Soils* 29, 111–129.
- Zeppelini, D., Queiroz, G.C., Bellini, B.C., 2020. Collembola in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil [WWW Document]. URL <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/379>

TABELAS

Tabela 1. Efeito da adição de nutrientes nos fatores do solo, da matéria orgânica e na biomassa microbiana do solo antes e depois da retomada da adição de nutrientes em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE. As diferenças entre controle e tratamentos foram testadas por GLMs utilizando a família *Gaussian* (link="identity"). Os *estimates* com a direção do efeito são apresentados, com os efeitos significativamente diferentes do Controle evidenciados em negrito.

Fatores do solo	Antes				Depois			
	+N	+P	+NP	Calagem	+N	+P	+NP	Calagem
<i>pH H₂O</i>	-0,097	-0,045	-0,157**	2,375***	-0,092	0,092	-0,042	2,467***
<i>P total (mg/dm³)</i>	0,025	11,950***	9,425***	0,175	0,350	14,475***	11,350**	0,475
<i>N total (%)</i>	-0,002	-0,007	-0,002	-0,035*	0,012	-0,007	0,017	-0,062***
<i>K (mg/dm³)</i>	-7,500**	-5,000	0,000	-20,500***	-3,000	-0,500	2,500	-25,500***
<i>Ca²⁺ (cmol/dm³)</i>	0,005	0,152	0,070	6,427***	-0,017	0,187	0,132	6,850***
<i>Mg²⁺ (cmol/dm³)</i>	-0,023	0,000	0,000	4,373***	-0,032	-0,007	-0,010	4,015***
<i>Al³⁺ (cmol/dm³)</i>	0,292*	-0,047	0,320**	-1,542***	0,490**	0,340	0,097*	-1,617***
<i>Matéria orgânica do solo (%)</i>	0,230	0,127	0,392	-0,825	1,087*	0,327	0,725	-0,725
Qualidade da matéria orgânica								
<i>C/N solo</i>	0,180	0,152	0,167	2,100***	-0,262	-0,280	-0,102	1,130
<i>C/N serapilheira</i>	-1,842	10,803*	-4,220	3,533	-5,205	5,835	-1,885	2,100
Biomassa microbiana (PLFAs)								
<i>Biomassa total (nmol.g⁻¹)</i>	2,820	2,527	-9,630	-61,698***	-10,528	-4,460	-7,020	-35,683***
<i>Biomassa bacteriana (nmol.g⁻¹)</i>	2,857	2,735	-7,703	-50,760***	-10,030	-4,160	-7,540	-34,218***
<i>Biomassa fúngica (nmol.g⁻¹)</i>	-0,175	-0,262	-0,490	-1,500**	-0,500	-0,305	0,515	-1,465*
<i>Actinomicetos (nmol.g⁻¹)</i>	-1,397*	-1,715**	-2,280***	-2,235***	-1,057	-0,702	-1,942*	-1,625
<i>Gram-negativas (nmol.g⁻¹)</i>	0,160	0,882	-0,962	3,202**	-0,210	-0,127	-3,975**	2,310
<i>Gram-positivas (nmol.g⁻¹)</i>	1,542*	1,380*	3,017***	-1,462*	1,872	1,265*	4,590***	-0,797
<i>Fungos Saprofíticos (nmol.g⁻¹)</i>	-0,152	-0,560	0,027	-0,190	-0,090	-0,167	1,092	-0,150
<i>FMA's (nmol.g⁻¹)</i>	0,097	0,125	0,020	0,687***	-0,337*	-0,292*	-0,160	0,150
<i>Razão Fungo/Bacteria</i>	-0,003	-0,008	0,000	0,005	-0,007	-0,007	0,012	-0,001

*p < 0,05; **p < 0,01; ***p < 0,001. FMAs: Fungos micorrízicos arbusculares.

Tabela 2. Efeito da adição de nutrientes no log da atividade-densidade e na diversidade taxonômica dos colêmbolos epigéicos explicativas antes e depois da retomada da adição de nutrientes em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE. A diversidade taxonômica foi calculada através dos “Hill Numbers”. As diferenças entre controle e tratamentos foram testadas por GLMs utilizando a família *Gaussian* (link="identity"). Os *estimates* com a direção do efeito são apresentados, com os efeitos significativamente diferentes do Controle evidenciados em negrito.

Ordem/Famílias	Morfoespécies	Antes				Depois			
		+N	+P	+NP	Calagem	+N	+P	+NP	Calagem
Entomobryomorpha		0,506	0,501	0,175	-0,587*	-0,017	-0,175	-0,191	-0,528*
Entomobryidae		0,548	0,736*	0,172	-1,217**	0,137	0,021	-0,109	-0,566
	<i>Lepidocyrtinus</i> sp1	0,085	0,689	-0,071	0,342	-0,239	-0,428	-1,547*	1,075*
	<i>Lepidocyrtinus</i> sp2	0,404	0,313	-0,197	-1,093	0,221	0,183	-0,117	-0,097
	<i>Seira</i> sp1	0,685	0,592	-0,047	-1,268*	-0,753	-0,833	-0,211	-0,649
	<i>Seira</i> sp2	1,342*	1,544*	1,233*	-2,090***	0,004	-0,195	0,660	-1,453*
	<i>Entomobrya</i> sp1	0,949	1,919**	2,092**	-0,550	1,192	1,459*	1,557*	-0,163
	<i>Entomobrya</i> sp2	—	—	—	—	-0,700	-0,475	-1,965**	-2,933***
	<i>Lepidocyrtus</i> sp.	-0,174	-0,640	-1,972**	-2,643***	1,382**	0,621	1,180**	0,519
Paronellidae		0,465	0,154	0,208	0,322	-0,114	-0,400	-0,249	-0,437
	<i>Trogolaphysa</i> sp.	0,643	0,809	0,195	0,763	-0,315	-0,437	-0,280	0,234
	<i>Salina</i> sp.	0,722*	0,000	0,000	0,000	-0,580*	-0,899***	-0,917***	0,712**
	<i>Cyphoderus</i> sp.	0,029	-0,346	0,431	0,202	0,553	0,134	0,447	-0,833*
Isotomidae		0,473	0,409	0,154	-0,325	-0,242	-0,375	-0,302	-0,530
	<i>Paracerura</i> sp.	0,221	0,144	-0,176	-1,488*	0,096	-0,093	-0,256	-1,043
	<i>Folsomides</i> sp1	0,553	0,733	0,114	-0,243	-0,455	-0,675	-0,732	-0,440
	<i>Folsomides</i> sp2	0,268	-0,060	0,031	0,235	-0,202	-0,274	0,000	-0,202
	<i>Hemisotoma</i> sp.	0,850	0,821	0,647	0,193	-0,537	-0,494	-0,454	-0,703
Symphyleona		-1,071**	-0,035	-1,519***	-0,439	-0,279	-0,117	-0,198	-0,623
Bourletiellidae									
	<i>Bourletiella</i> sp.	-1,431**	-0,626	-2,416***	-0,234	0,000	-0,447	-0,447	-0,447
Sminthurididae		-0,891	0,259	-1,071*	-0,541	-0,609	-0,252	-0,414	-0,794
	<i>Sphaeridia</i> sp1	-0,955	0,699	-0,866	-0,208	-0,189	-0,265	-0,040	-1,108*
	<i>Sphaeridia</i> sp2	-0,828	-0,181	-1,276*	-0,874	-1,030	-0,239	-0,788	-0,480
Katiannidae									
	<i>Sminthurinus</i> sp.	—	—	—	—	0,444	0,637	0,905	-0,909
Dicyrtomidae									
	<i>Ptenothrix</i> sp.	—	—	—	—	-0,621	-0,274	-0,621	-0,173
Poduromorpha		0,709	0,631	0,049	-0,701	-0,462	-0,095	-0,299	-0,515
Neanuridae		0,171	0,218	-0,044	-0,809*	-0,760	-0,349	-0,375	-0,908*
	<i>Neotropiella</i> sp.	-0,167	-0,115	-0,047	-0,578	-1,375	-0,562	-0,788	-1,046
	<i>Pseudachorutes</i> sp.	0,510	0,553	-0,042	-1,140*	-0,145	-0,135	0,037	-0,770
Brachystomellidae									
	<i>Brachystomella</i> sp.	0,194	0,735	-0,410	-0,191	-0,327	-0,230	-0,446	-0,418
Hypogastruridae									

Continuação da Tabela 2	Morfoespécies	+N	+P	+NP	Calagem	+N	+P	+NP	Calagem
	<i>Xenylla</i> sp.	2,299*	1,354	0,698	-0,997	0,000	0,549	0,000	0,173
Atividade-densidade total		0,310	0,447	-0,104	-0,588*	-0,152	-0,148	-0,211	-0,547*
Riqueza (⁰D)[†]		0,070	0,070	-0,056	-0,037	-0,039	0,038	-0,026	-0,067
Entropia de Shanon (¹D)		-0,990	-0,222	-2,215	0,042	0,692	0,467	-0,370	-1,007
Inverso de Simpson (²D)		-0,937	0,015	-1,692	-0,007	1,352	0,962	0,457	0,302

[†]GLM com família Poisson (link="log"). *p < 0,05; **p < 0,01; ***p < 0,001.

Tabela 3. Efeito da adição de nutrientes nos CWMs antes e depois da retomada da adição de nutrientes em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE. As diferenças entre controle e tratamentos foram testadas por GLMs utilizando a família *Gaussian* (link="identity"). Os *estimates* com a direção do efeito são apresentados, com os efeitos significativamente diferentes do controle evidenciados em negrito.

CWMs	<i>Estimates do modelo</i>							
	Antes				Depois			
	+N	+P	+NP	Calagem	+N	+P	+NP	Calagem
Todos os atributos	0,090	0,060	0,078	-0,201*	0,010	-0,032	-0,032	0,191**
Pigmentação corporal (Pc)	0,003	0,005	-0,008	-0,019	0,012	0,018	0,019	0,002
Escamas (Es)	0,084	0,024	0,016	-0,107	0,015	-0,023	-0,005	0,162**
Tamanho corporal (Tc)	0,004	0,003	0,019*	-0,003	-0,004	-0,004	-0,013	0,036*
Desenvolvimento da Furca (Df)	0,001	0,000	0,009	-0,025***	0,002	0,001	0,004	0,000
Comprimento da antena (Ca)	0,004	0,002	0,014	-0,021*	-0,006	-0,009	-0,011	0,003
Órgão pós-antenal (Opa)	-0,032	-0,025	-0,040	0,030	-0,014	-0,020	-0,040	-0,020
Número de ocelos (No)	0,003	0,010	0,003	-0,008	0,000	0,001	0,002	0,001
Tricobótria (Tr)	0,021	0,037	0,063	-0,046	0,004	0,004	0,011	0,005

*p < 0,05; **p < 0,01; ***p < 0,001.

Tabela 4. Padrões de convergência (TCAP) e divergência (TDAP) gerados com relação as variáveis explicativas antes e depois da retomada da adição de nutrientes em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE. O conjunto ótimo de atributos que maximizaram os padrões significativos são apresentados (em negrito).

Padrões	Fatores do solo, matéria orgânica e microbianos			
	Antes		Depois	
	Correlação parcial	Atributos ótimos	Correlação parcial	Atributos ótimos
<i>p</i> (TE) - TCAP	0,046	—	0,238*	Es, Df, No, Tr
<i>p</i> (XE.T) - TDAP	0,406**	Df, Ca, No, Tr	0,136	—

p* < 0,05; *p* < 0,01; ****p* < 0,001. Df = desenvolvimento da furca; Ca = comprimento da antena; No = número de ocelos; Tr = Tricobótrica; Es = Escamas.



Figura 1. Conjunto de atributos de resposta medidos nas morfoespécies de colêmbolos epigéicos. Na figura se encontra a descrição de cada atributo funcional e as categorias com os valores de atribuição que foram utilizados para compor a matriz de espécies por atributos (Matriz B).

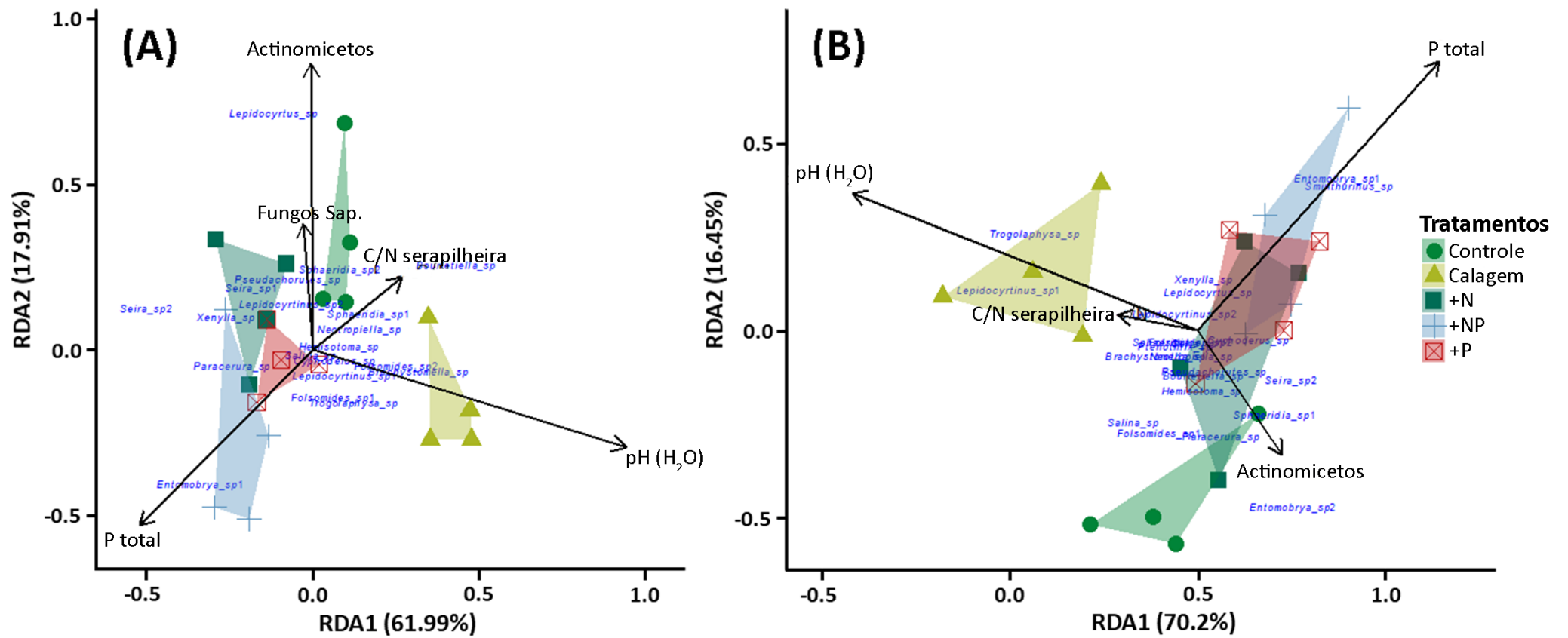


Figura 2. Análise de redundância (RDA) ordenando as relações entre a estrutura taxonômica de colêmbolos e as variáveis explicativas antes (A) e depois (B) da retomada das adições de nutrientes em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE.

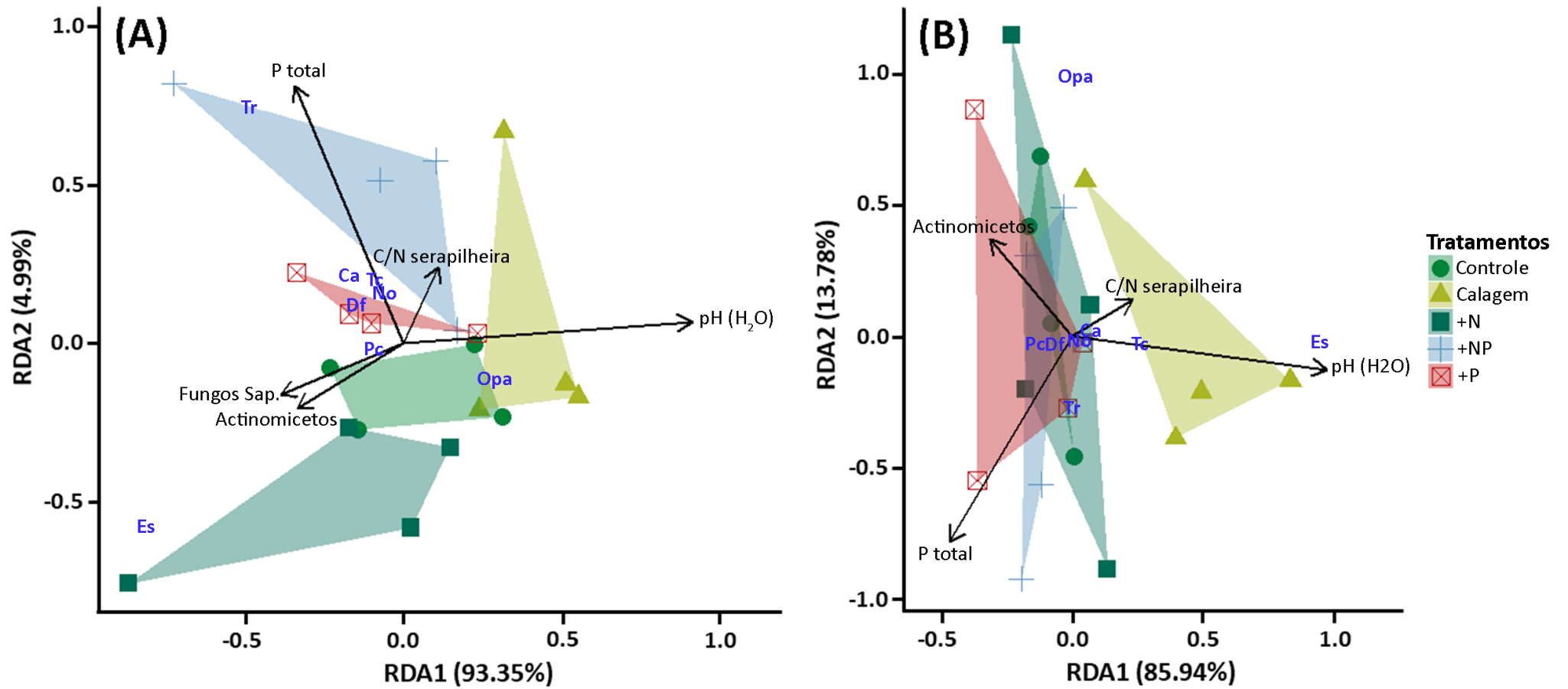


Figura 3. Análise de redundância (RDA) ordenando as relações entre os CWM dos atributos funcionais dos colêmbolos e as variáveis explicativas antes (A) e depois (B) da retomada das adições de nutrientes em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE. Atributos: Pc = Pigmentação corporal; Tc = Tamanho corporal; Es = Escamas; Df = Desenvolvimento da Furca; Ca = Comprimento da antena; Opa = Órgão pós-antenal; No = Número de ocelos; Tr = Tricobótrios.

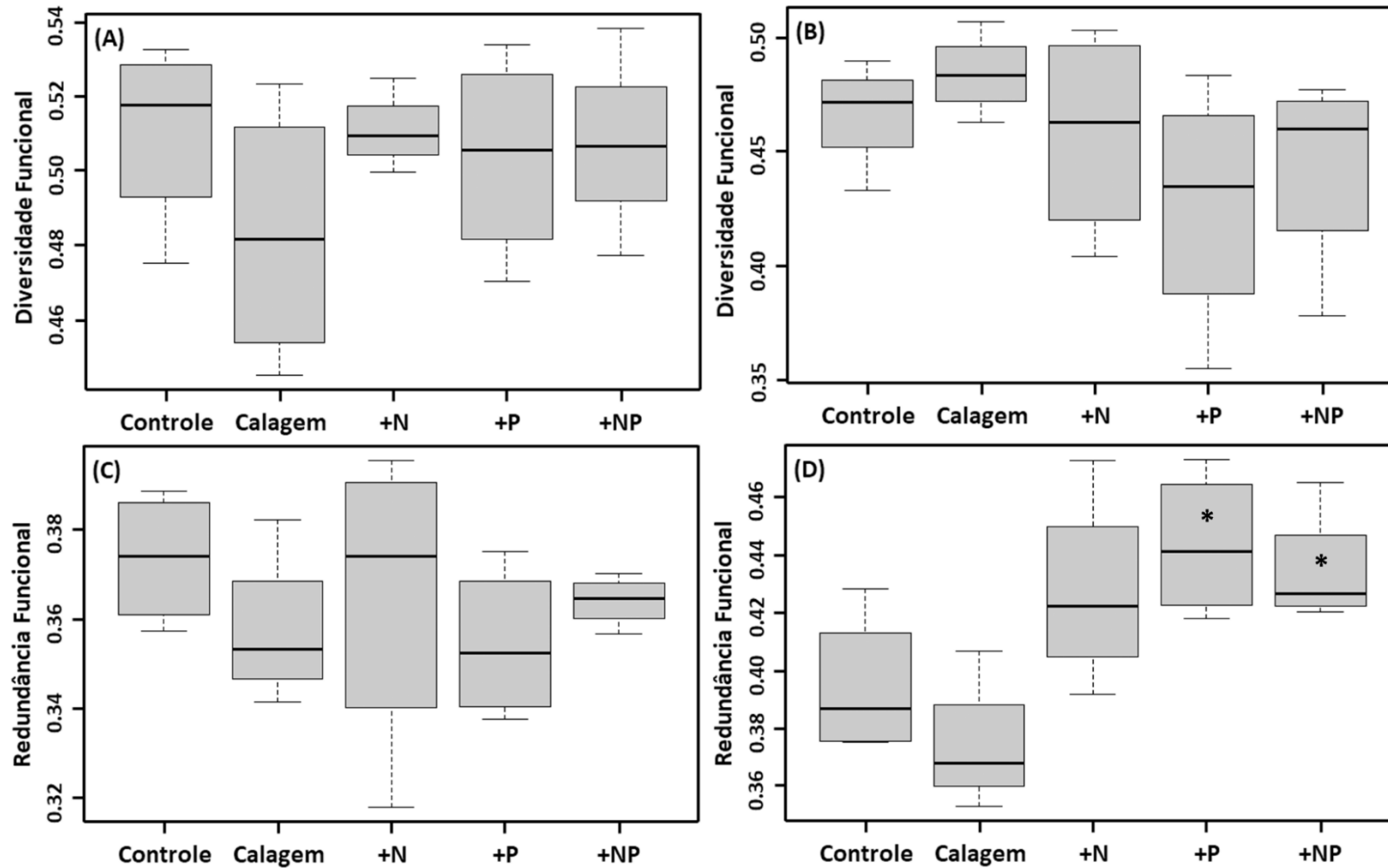


Figura 4. Boxplot da Diversidade Funcional (entropia quadrática de Rao) e Redundância Funcional das comunidades locais de colêmbolos epigéicos nos tratamentos antes (A e C) e depois (B e D) da retomada das adições de nutrientes em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE. Os asteriscos denotam diferenças significativas ($p < 0,05$) dos tratamentos em relação ao controle, testadas por GLM, utilizando a família *Gaussian* (link="identity").

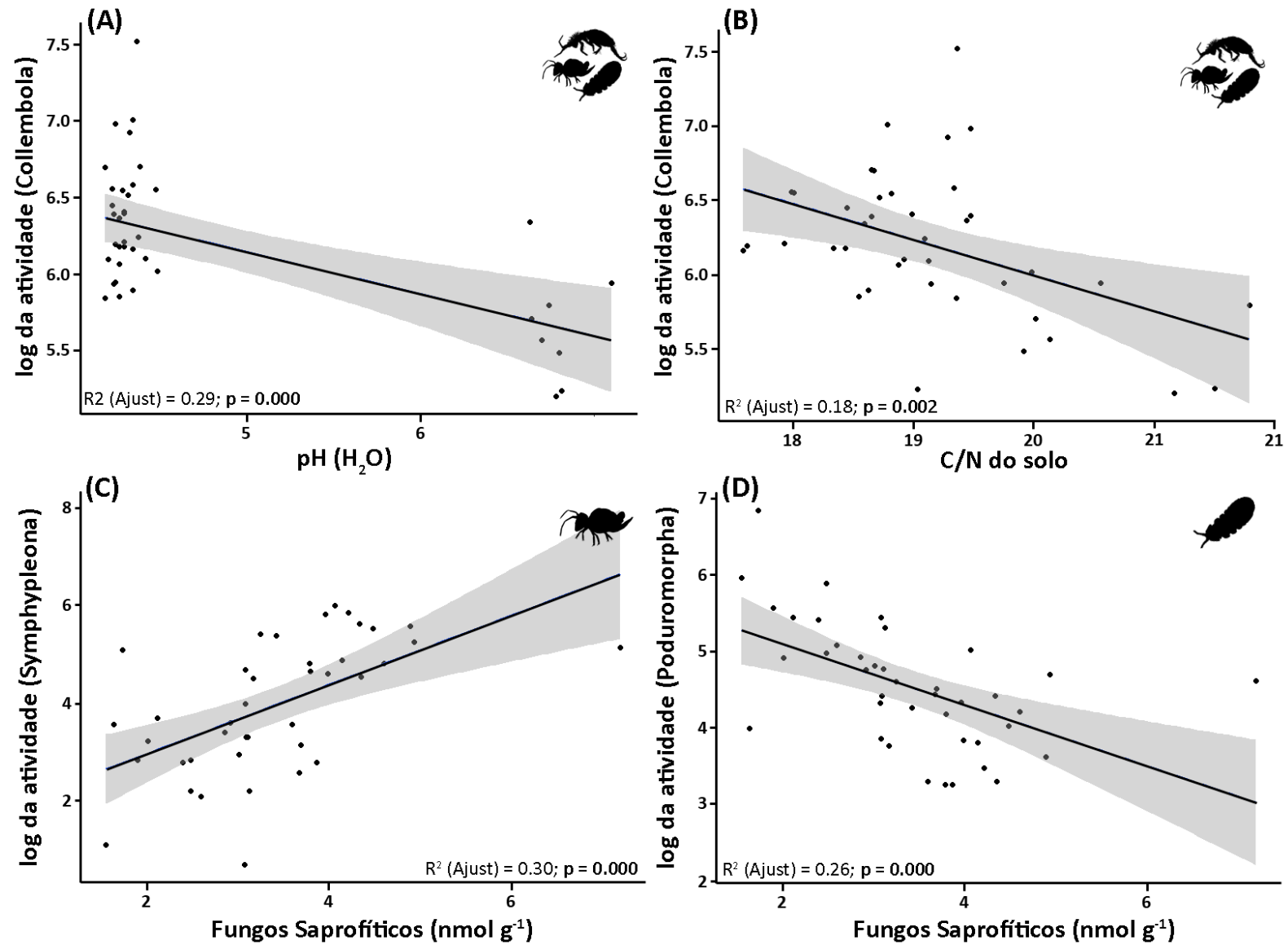


Figura 5. Relações lineares das variáveis que melhor explicaram a atividade total de colêmbolos (A e B) e das ordens Symphyleona (C) e Poduromorpha (D). Os melhores modelos que explicaram as variações na atividade dos colêmbolos epigêicos em relação às variáveis explicativas se encontram no material suplementar (Tabela S6).

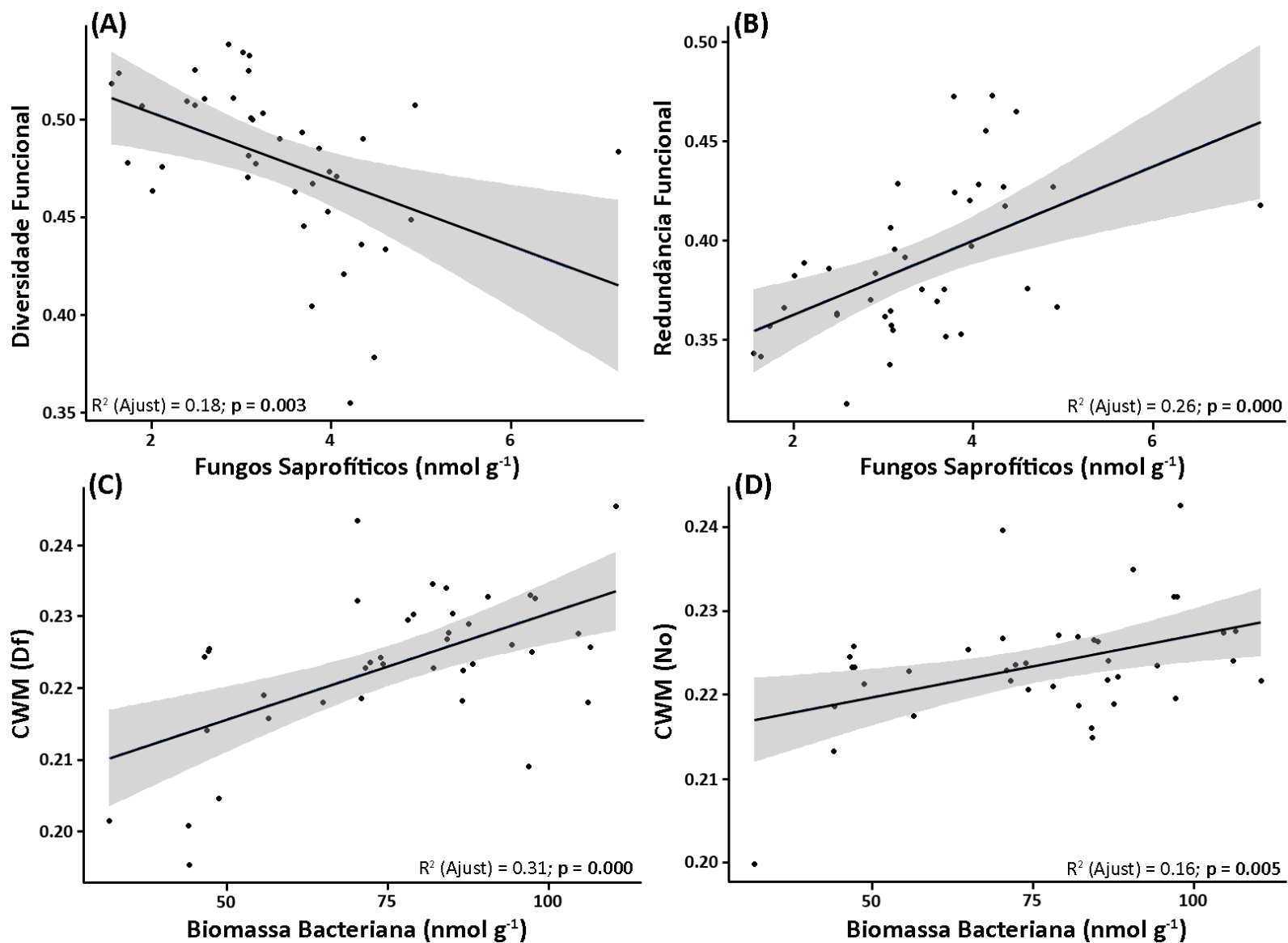
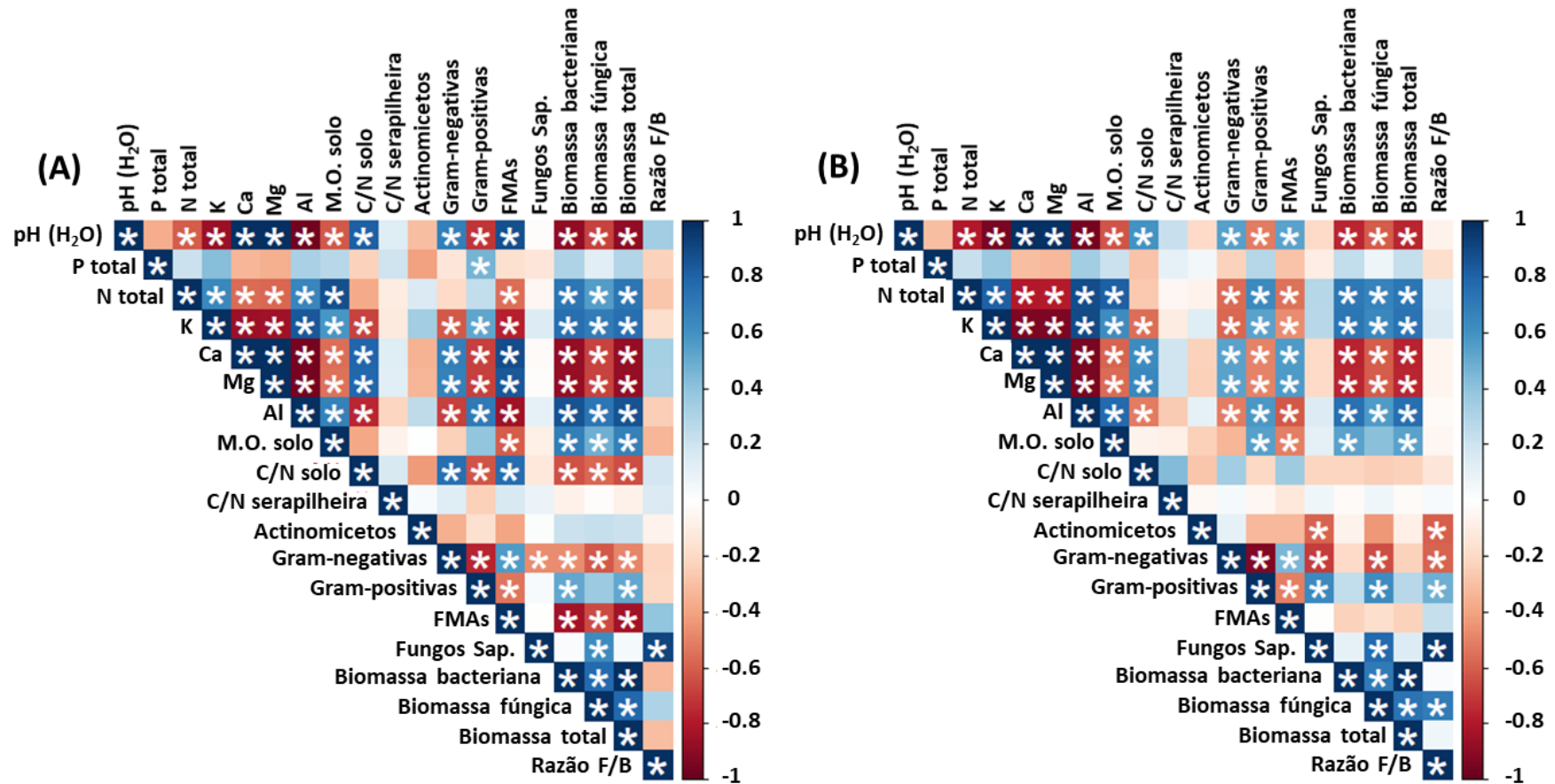


Figura 6. Relações lineares das variáveis que melhor explicaram a diversidade (A) e redundância (B) funcional e os escores médios de atributos ponderados pela comunidade (CWM) de Desenvolvimento da furca (C) e Número de ocelos (D). Os melhores modelos que explicaram as variações funcionais dos colêmbolos epigéicos em relação às variáveis explicativas se encontram no material suplementar (Tabela S7).

MATERIAL SUPLEMENTAR



FiguraS1. Matriz de correlação de Pearson dos fatores químicos do solo, qualidade da serapilheira e biomassa microbiana do solo. As cores da barra de escala denotam a natureza da correlação, onde as correlações positivas em azul e as negativas em vermelho escurecem com o aumento da força da correlação. Os asteriscos denotam correlações significativas ($p < 0,05$ e $|r| \geq 0,50$).

Tabelas suplementares

Tabela S1. Médias (\pm desvio padrão) dos fatores do solo, da qualidade da matéria orgânica e da biomassa microbiana antes da retomada da adição de nutrientes em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE.

Fatores do solo	Antes				
	Controle	+N	+P	+NP	Liming
<i>pH H₂O</i>	4,40 \pm 0,13	4,30 \pm 0,02	4,35 \pm 0,05	4,24 \pm 0,03	6,77 \pm 0,05
<i>P (mg/dm³)</i>	1,1 \pm 0,1	1,2 \pm 0,0	13,1 \pm 5,8	10,6 \pm 2,2	1,3 \pm 0,2
<i>N (%)</i>	0,21 \pm 0,01	0,21 \pm 0,02	0,20 \pm 0,01	0,21 \pm 0,03	0,17 \pm 0,02
<i>K (mg/dm³)</i>	41 \pm 3	34 \pm 3	36 \pm 3	41 \pm 5	21 \pm 2
<i>Ca²⁺ (cmol/dm³)</i>	0,22 \pm 0,03	0,23 \pm 0,01	0,37 \pm 0,14	0,29 \pm 0,03	6,65 \pm 0,51
<i>Mg²⁺ (cmol/dm³)</i>	0,13 \pm 0,04	0,11 \pm 0,01	0,13 \pm 0,02	0,13 \pm 0,01	4,50 \pm 0,44
<i>Al³⁺ (cmol/dm³)</i>	1,54 \pm 0,22	1,84 \pm 0,10	1,50 \pm 0,15	1,86 \pm 0,18	0,00 \pm 0,00
<i>Matéria orgânica do solo (%)</i>	6,98 \pm 0,60	7,21 \pm 0,20	7,11 \pm 0,18	7,38 \pm 0,92	6,16 \pm 0,82
Qualidade da matéria orgânica					
<i>C/N solo</i>	18,59 \pm 0,43	18,76 \pm 0,45	18,74 \pm 0,60	18,75 \pm 0,86	20,69 \pm 0,77
<i>C/N serapilheira</i>	50,09 \pm 7,57	48,25 \pm 7,15	60,89 \pm 5,53	45,87 \pm 7,46	53,62 \pm 0,87
Biomassa microbiana (PLFAs)					
<i>Biomassa total (nmol.g⁻¹)</i>	115,11 \pm 13,07	117,93 \pm 13,39	117,64 \pm 4,32	105,48 \pm 21,09	53,42 \pm 9,57
<i>Biomassa bacteriana (nmol.g⁻¹)</i>	93,07 \pm 10,77	95,93 \pm 11,40	95,80 \pm 3,43	85,36 \pm 17,50	42,31 \pm 7,32
<i>Biomassa fúngica (nmol.g⁻¹)</i>	2,67 \pm 0,67	2,49 \pm 0,16	2,17 \pm 0,57	2,40 \pm 0,86	1,17 \pm 0,55
<i>Actinomicetos (nmol.g⁻¹)</i>	18,65 \pm 0,28	17,25 \pm 0,39	16,94 \pm 1,01	16,37 \pm 1,14	16,42 \pm 0,61
<i>Gram-negativas (nmol.g⁻¹)</i>	40,32 \pm 0,88	40,48 \pm 0,95	41,21 \pm 1,07	39,36 \pm 2,29	43,53 \pm 1,31
<i>Gram-positivas (nmol.g⁻¹)</i>	34,33 \pm 0,71	35,87 \pm 0,47	35,71 \pm 0,39	37,35 \pm 1,57	32,87 \pm 0,72
<i>Fungos Saprofíticos (nmol.g⁻¹)</i>	2,81 \pm 0,47	2,65 \pm 0,33	2,25 \pm 0,52	2,84 \pm 0,90	2,61 \pm 0,95
<i>FMA's (nmol.g⁻¹)</i>	2,60 \pm 0,09	2,62 \pm 0,10	2,70 \pm 0,10	2,73 \pm 0,08	3,29 \pm 0,28
<i>Razão Fungo/Bacteria</i>	0,07 \pm 0,01	0,07 \pm 0,01	0,06 \pm 0,01	0,07 \pm 0,01	0,08 \pm 0,01

Tabela S2. Médias (\pm desvio padrão) dos fatores do solo, da qualidade da matéria orgânica e da biomassa microbiana depois da retomada da adição de nutrientes em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE.

Fatores do solo	Depois				
	Controle	+N	+P	+NP	Liming
<i>pH H₂O</i>	4,31 \pm 0,05	4,22 \pm 0,02	4,40 \pm 0,06	4,27 \pm 0,03	6,78 \pm 0,22
<i>P (mg/dm³)</i>	1,0 \pm 0,1	1,4 \pm 0,3	15,5 \pm 3,2	12,4 \pm 8,5	1,5 \pm 0,3
<i>N (%)</i>	0,22 \pm 0,03	0,23 \pm 0,03	0,21 \pm 0,01	0,24 \pm 0,02	0,16 \pm 0,01
<i>K (mg/dm³)</i>	42 \pm 3	39 \pm 4	42 \pm 3	45 \pm 5	17 \pm 3
<i>Ca²⁺ (cmol/dm³)</i>	0,21 \pm 0,07	0,19 \pm 0,02	0,39 \pm 0,07	0,34 \pm 0,10	7,06 \pm 0,71
<i>Mg²⁺ (cmol/dm³)</i>	1,13 \pm 0,03	0,10 \pm 0,01	0,12 \pm 0,01	0,12 \pm 0,01	4,15 \pm 0,62
<i>Al³⁺ (cmol/dm³)</i>	1,62 \pm 0,01	2,11 \pm 0,25	1,72 \pm 0,23	1,96 \pm 0,21	0,00 \pm 0,00
<i>Matéria orgânica do solo (%)</i>	6,85 \pm 0,18	7,94 \pm 0,94	7,18 \pm 0,38	7,58 \pm 0,41	6,13 \pm 0,78
Qualidade da matéria orgânica					
<i>C/N solo</i>	19,11 \pm 0,33	18,85 \pm 0,34	18,84 \pm 1,00	19,01 \pm 0,79	20,25 \pm 1,33
<i>C/N serapilheira</i>	45,40 \pm 3,03	40,19 \pm 5,97	51,23 \pm 4,45	43,51 \pm 6,68	47,50 \pm 3,93
Biomassa microbiana (PLFAs)					
<i>Biomassa total (nmol, g⁻¹)</i>	84,69 \pm 18,07	74,16 \pm 11,24	80,23 \pm 7,44	77,67 \pm 8,86	49,01 \pm 0,58
<i>Biomassa bacteriana (nmol, g⁻¹)</i>	81,33 \pm 17,30	71,30 \pm 10,65	77,17 \pm 7,39	73,79 \pm 8,55	47,11 \pm 0,32
<i>Biomassa fúngica (nmol, g⁻¹)</i>	3,36 \pm 0,88	2,86 \pm 0,66	3,05 \pm 0,42	3,87 \pm 1,20	1,90 \pm 0,38
<i>Actinomicetos (nmol, g⁻¹)</i>	18,12 \pm 1,36	17,06 \pm 0,96	17,42 \pm 0,57	16,17 \pm 1,20	16,49 \pm 1,14
<i>Gram-negativas (nmol, g⁻¹)</i>	39,98 \pm 1,45	39,77 \pm 1,53	39,85 \pm 0,95	36,01 \pm 2,90	42,29 \pm 0,65
<i>Gram-positivas (nmol, g⁻¹)</i>	33,60 \pm 0,51	35,47 \pm 1,01	34,87 \pm 0,40	38,19 \pm 2,26	32,80 \pm 0,81
<i>Fungos Saprofíticos (nmol, g⁻¹)</i>	4,03 \pm 0,48	3,93 \pm 0,53	3,86 \pm 0,54	5,12 \pm 1,43	3,87 \pm 0,78
<i>FMAAs (nmol, g⁻¹)</i>	2,71 \pm 0,21	2,38 \pm 0,08	2,42 \pm 0,12	2,56 \pm 0,13	2,87 \pm 0,28
<i>Razão Fungo/Bacteria</i>	0,09 \pm 0,01	0,08 \pm 0,01	0,08 \pm 0,01	0,10 \pm 0,02	0,09 \pm 0,01

Tabela S3. Lista de atributos funcionais dos colêmbolos epigéicos em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE. Pc = Pigmentação corporal; Es = Escamas; Tc = Tamanho corporal; Df = Desenvolvimento da furca; Ca = Comprimento da antena; Opa = Órgão pós-antenal; No = Número de ocelos; Tr = Tricobótria

Ordem/Famílias	Morfoespécies	Atributos funcionais (Antes)							
		Pc	Es	Tc	Df	Ca	Opa	No	Tr
Entomobryomorpha									
Entomobryidae	<i>Lepidocyrtinus</i> sp1	3	1	2	2	2	0	2	1
	<i>Lepidocyrtinus</i> sp2	3	1	2	2	2	0	2	1
	<i>Seira</i> sp1	2	1	1	2	1	0	2	1
	<i>Seira</i> sp2	2	1	1	2	2	0	2	1
	<i>Entomobrya</i> sp1	2	0	1	2	1	0	2	1
	<i>Entomobrya</i> sp2	1	0	1	2	2	0	2	1
	<i>Lepidocyrtus</i> sp,	2	1	0	2	1	0	2	1
Paronellidae	<i>Trogolaphysa</i> sp,	1	1	1	2	1	0	2	1
	<i>Salina</i> sp,	1	0	1	2	2	0	2	1
	<i>Cyphoderus</i> sp,	0	1	1	2	1	0	0	1
Isotomidae	<i>Paracerura</i> sp,	3	0	0	2	1	1	2	0
	<i>Folsomides</i> sp1	1	0	0	2	0	1	1	0
	<i>Folsomides</i> sp2	0	0	0	1	0	1	1	0
	<i>Hemisotoma</i> sp,	1	0	0	1	1	1	2	0
Symphyleona									
Bourletiellidae	<i>Bourletiella</i> sp,	1	0	0	2	1	0	2	1
Sminthurididae	<i>Sphaeridia</i> sp1	3	0	0	2	1	0	2	1
	<i>Sphaeridia</i> sp2	1	0	0	2	1	0	2	1
Katiannidae	<i>Sminthurinus</i> sp,	2	0	1	2	2	0	2	1
Dicyrtomidae	<i>Ptenothrix</i> sp,	3	0	2	2	2	0	2	1
Poduromorpha									
Neanuridae	<i>Neotropiella</i> sp,	3	0	1	1	0	1	1	0
	<i>Pseudachorutes</i> sp,	3	0	0	2	0	1	2	0
Brachystomellidae	<i>Brachystomella</i> sp,	3	0	0	1	0	1	2	0
Hypogastruridae	<i>Xenylla</i> sp,	3	0	0	1	0	0	1	0

Tabela S4. Médias e desvio padrão da atividade-densidade de colêmbolos epigéicos em tratamentos de adição de nutrientes antes da retomada da fertilização em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE. A atividade-densidade relativa (%) de cada nível taxonômico, em relação ao total, é mostrado entre parênteses. Em vermelho estão destacadas as ordens, famílias e morfoespécies que predominaram no controle e nos tratamentos.

Ordem/Família	Morfoespécie	Controle	+N	+P	+NP	Calagem
Entomobryomorpha		257 ± 170 (56,0)	400 ± 204 (62,1)	440 ± 216 (50,9)	388 ± 230 (68,9)	91 ± 18 (42,2)
Entomobryidae		100 ± 51 (21,7)	219 ± 114 (34,0)	247 ± 97 (28,6)	223 ± 131 (39,7)	22 ± 9 (9,9)
	<i>Lepidocyrtinus</i> sp1	2 ± 2 (0,4)	2 ± 2 (0,3)	4 ± 2 (0,5)	1 ± 1 (0,2)	3 ± 2 (1,3)
	<i>Lepidocyrtinus</i> sp2	6 ± 3 (1,2)	10 ± 7 (1,6)	8 ± 3 (0,9)	6 ± 5 (1,1)	3 ± 4 (1,2)
	<i>Seira</i> sp1	34 ± 37 (7,4)	72 ± 65 (11,2)	45 ± 6 (5,2)	27 ± 18 (4,8)	6 ± 2 (2,9)
	<i>Seira</i> sp2	17 ± 7 (3,6)	74 ± 55 (11,4)	91 ± 56 (10,5)	65 ± 42 (11,6)	2 ± 2 (0,8)
	<i>Entomobrya</i> sp.	17 ± 15 (3,7)	42 ± 42 (6,6)	87 ± 38 (10,0)	118 ± 91 (20,9)	7 ± 5 (3,2)
	<i>Lepidocyrtus</i> sp.	24 ± 15 (5,2)	19 ± 9 (2,9)	12 ± 7 (1,4)	6 ± 10 (1,1)	1 ± 3 (0,6)
Paronellidae		5 ± 5 (1,1)	8 ± 5 (1,2)	5 ± 2 (0,6)	5 ± 1 (0,8)	6 ± 2 (2,8)
	<i>Trogolaphysa</i> sp.	4 ± 5 (0,9)	5 ± 4 (0,7)	5 ± 1 (0,4)	2 ± 1 (0,4)	4 ± 1 (2,0)
	<i>Salina</i> sp.	0 ± 1 (0,1)	2 ± 1 (0,3)	0 ± 1 (0,0)	0 ± 1 (0,1)	0 ± 1 (0,1)
	<i>Cyphoderus</i> sp.	2 ± 3 (0,4)	1 ± 1 (0,2)	1 ± 1 (0,1)	2 ± 1 (0,4)	2 ± 1 (0,7)
Isotomidae		153 ± 114 (33,2)	174 ± 86 (26,9)	188 ± 117 (21,7)	160 ± 97 (28,4)	64 ± 7 (29,5)
	<i>Paracerura</i> sp.	82 ± 73 (17,8)	88 ± 48 (13,6)	82 ± 44 (9,5)	62 ± 46 (11,1)	14 ± 7 (6,5)
	<i>Folsomides</i> sp1	47 ± 39 (10,1)	50 ± 26 (7,8)	77 ± 69 (8,9)	57 ± 67 (10,2)	23 ± 12 (10,8)
	<i>Folsomides</i> sp2	17 ± 16 (3,7)	17 ± 16 (2,6)	10 ± 8 (1,2)	20 ± 23 (3,5)	17 ± 20 (8,0)
	<i>Hemisotoma</i> sp.	7 ± 6 (1,5)	19 ± 14 (3,0)	20 ± 19 (2,3)	21 ± 20 (3,7)	9 ± 9 (4,3)
Symphyleona		38 ± 17 (8,3)	10 ± 6 (1,5)	55 ± 71 (6,4)	8 ± 11 (1,5)	27 ± 14 (12,3)
Bourletiellidae						
	<i>Bourletiella</i> sp.	23 ± 12 (4,9)	5 ± 2 (0,7)	14 ± 14 (1,6)	2 ± 3 (0,3)	18 ± 9 (8,2)
Sminthurididae		16 ± 5 (3,4)	5 ± 4 (0,8)	41 ± 57 (4,7)	7 ± 8 (1,2)	9 ± 5 (4,0)
	<i>Sphaeridia</i> sp1	11 ± 7 (2,3)	3 ± 1 (0,4)	36 ± 50 (4,1)	6 ± 8 (1,1)	7 ± 4 (3,4)
	<i>Sphaeridia</i> sp2	5 ± 4 (1,1)	2 ± 3 (0,3)	5 ± 7 (0,6)	1 ± 1 (0,1)	2 ± 2 (0,7)
Poduromorpha		164 ± 92 (35,7)	235 ± 149 (36,4)	370 ± 198 (42,7)	167 ± 154 (29,6)	99 ± 42 (45,5)
Neanuridae		89 ± 57 (19,3)	103 ± 48 (15,9)	112 ± 71 (13,0)	83 ± 45 (14,7)	36 ± 15 (16,6)
	<i>Neotropiella</i> sp.	48 ± 32 (10,4)	41 ± 23 (6,4)	41 ± 22 (4,8)	44 ± 25 (7,8)	25 ± 11 (11,3)
	<i>Pseudachorutes</i> sp.	41 ± 29 (8,9)	62 ± 28 (9,5)	71 ± 54 (8,2)	39 ± 25 (6,8)	12 ± 4 (5,3)
Brachystomellidae						
	<i>Brachystomella</i> sp.	73 ± 33 (15,9)	98 ± 66 (15,2)	234 ± 280 (27,1)	71 ± 86 (12,5)	63 ± 27 (28,9)
Hypogastruridae						
	<i>Xenylla</i> sp.	2 ± 2 (0,5)	35 ± 35 (5,4)	23 ± 35 (2,7)	14 ± 23 (2,4)	0 ± 0 (0,0)
Total		460 ± 279	645 ± 359	865 ± 485	563 ± 395	216 ± 74
Riqueza (⁰D)[†]		14 ± 2	15 ± 2	15 ± 1	13 ± 1	13 ± 2
Entropia de Shanon (¹D)		9 ± 1	8 ± 2	8 ± 1	6 ± 1	9 ± 2
Inverso de Simpson (²D)		7 ± 2	6 ± 2	7 ± 1	5 ± 1	7 ± 2

Tabela S5. Médias e desvio padrão da atividade-densidade de colêmbolos epigéicos em tratamentos de adição de nutrientes depois da retomada da fertilização em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE. A atividade-densidade relativa (%) de cada nível taxonômico, em relação ao total, é mostrado entre parênteses. Em vermelho estão destacadas as ordens, famílias e morfoespécies que predominaram no controle e nos tratamentos.

Ordem/Família	Morfoespécie	Controle	+N	+P	+NP	Calagem
Entomobryomorpha		416 ± 241 (58,9)	329 ± 143 (58,3)	301 ± 123 (54,5)	316 ± 108 (53,2)	256 ± 60 (65,1)
Entomobryidae		126 ± 95 (17,8)	129 ± 43 (22,8)	134 ± 19 (24,2)	147 ± 39 (24,7)	72 ± 20 (18,4)
	<i>Lepidocyrtinus</i> sp1	15 ± 12 (2,1)	10 ± 5 (1,7)	8 ± 4 (1,4)	2 ± 2 (0,3)	37 ± 18 (9,4)
	<i>Lepidocyrtinus</i> sp2	11 ± 5 (1,5)	14 ± 7 (2,5)	13 ± 5 (2,3)	9 ± 2 (1,5)	10 ± 6 (2,6)
	<i>Seira</i> sp1	6 ± 5 (0,8)	3 ± 5 (0,6)	2 ± 1 (0,3)	4 ± 2 (0,7)	3 ± 2 (0,7)
	<i>Seira</i> sp2	34 ± 36 (4,8)	28 ± 30 (4,9)	17 ± 7 (3,0)	40 ± 13 (6,7)	5 ± 3 (1,1)
	<i>Entomobrya</i> sp1	38 ± 40 (5,4)	61 ± 22 (10,8)	80 ± 25 (14,5)	87 ± 28 (14,7)	18 ± 11 (4,5)
	<i>Entomobrya</i> sp2	22 ± 14 (3,1)	10 ± 7 (1,8)	14 ± 13 (2,5)	2 ± 2 (0,4)	0 ± 0 (0,0)
	<i>Lepidocyrtus</i> sp.	0 ± 0 (0,0)	3 ± 2 (0,6)	1 ± 1 (0,2)	3 ± 2 (0,5)	1 ± 1 (0,2)
Paronellidae		200 ± 84 (28,3)	123 ± 26 (21,8)	98 ± 29 (17,7)	105 ± 14 (17,6)	146 ± 25 (37,2)
	<i>Trogolaphysa</i> sp.	72 ± 26 (10,1)	53 ± 19 (9,3)	46 ± 14 (8,3)	53 ± 15 (9,0)	88 ± 12 (22,3)
	<i>Salina</i> sp.	125 ± 59 (17,7)	65 ± 8 (11,5)	49 ± 15 (8,8)	47 ± 11 (7,9)	58 ± 13 (14,7)
	<i>Cyphoderus</i> sp.	4 ± 3 (0,5)	6 ± 2 (1,0)	4 ± 2 (0,6)	5 ± 1 (0,8)	1 ± 1 (0,2)
Isotomidae		91 ± 62 (12,8)	77 ± 74 (13,7)	70 ± 76 (12,6)	65 ± 55 (10,9)	37 ± 14 (9,5)
	<i>Paracerura</i> sp.	15 ± 9 (2,1)	14 ± 2 (2,4)	19 ± 24 (3,5)	13 ± 11 (2,1)	4 ± 3 (1,1)
	<i>Folsomides</i> sp1	21 ± 16 (2,9)	19 ± 29 (3,4)	11 ± 13 (2,0)	9 ± 8 (1,5)	10 ± 6 (2,6)
	<i>Folsomides</i> sp2	2 ± 2 (0,2)	1 ± 1 (0,2)	1 ± 1 (0,1)	1 ± 1 (0,2)	1 ± 1 (0,3)
	<i>Hemisotoma</i> sp.	54 ± 37 (7,6)	43 ± 46 (7,7)	39 ± 40 (7,1)	42 ± 47 (7,1)	22 ± 7 (5,5)
Symphyleona		208 ± 167 (29,5)	177 ± 116 (31,4)	192 ± 124 (34,8)	225 ± 105 (37,9)	86 ± 80 (21,8)
Bourletiellidae						
	<i>Bourletiella</i> sp.	1 ± 1 (0,1)	1 ± 3 (0,2)	0 ± 0 (0,0)	0 ± 0 (0,0)	0 ± 0 (0,0)
Sminthurididae		138 ± 84 (19,4)	98 ± 50 (17,4)	93 ± 45 (16,9)	110 ± 41 (18,6)	52 ± 45 (13,3)
	<i>Sphaeridia</i> sp1	127 ± 86 (17,9)	94 ± 52 (16,7)	87 ± 45 (15,9)	107 ± 42 (17,9)	47 ± 43 (12,0)
	<i>Sphaeridia</i> sp2	11 ± 9 (1,5)	4 ± 5 (0,7)	6 ± 2 (1,0)	4 ± 3 (0,6)	5 ± 4 (1,3)
Katiannidae						
	<i>Sminthurinus</i> sp.	69 ± 80 (9,7)	78 ± 63 (13,8)	98 ± 78 (17,9)	115 ± 64 (19,3)	33 ± 35 (8,4)
Dicyrtomidae						
	<i>Ptenothrix</i> sp.	2 ± 2 (0,2)	0 ± 0 (0,0)	1 ± 1 (0,1)	0 ± 0 (0,0)	1 ± 1 (0,2)
Poduromorpha		83 ± 46 (11,7)	58 ± 40 (10,3)	59 ± 22 (10,7)	53 ± 32 (8,9)	51 ± 41 (13,1)
Neanuridae		28 ± 11 (4,0)	20 ± 19 (3,5)	18 ± 6 (3,3)	20 ± 15 (3,4)	12 ± 5 (2,9)
	<i>Neotropiella</i> sp.	16 ± 7 (2,3)	8 ± 9 (1,4)	9 ± 5 (1,6)	8 ± 7 (1,3)	7 ± 6 (1,8)
	<i>Pseudachorutes</i> sp.	12 ± 7 (1,7)	12 ± 12 (2,1)	9 ± 2 (1,6)	13 ± 9 (2,1)	4 ± 1 (1,1)
Brachystomellidae						

Continuação da Tabela S5

	Morfoespécie	Controle	+N	+P	+NP	Calagem
Hypogastruridae	<i>Brachystomella</i> sp.	55 ± 35 (7,7)	39 ± 22 (6,8)	39 ± 12 (7,1)	33 ± 17 (5,5)	40 ± 35 (10,1)
	<i>Xenylla</i> sp.	0 ± 0 (0,0)	0 ± 0 (0,0)	2 ± 4 (0,4)	0 ± 0 (0,0)	0 ± 1 (0,1)
Total		707 ± 453	564 ± 299	550 ± 269	594 ± 245	392 ± 181
Riqueza (⁰D)[†]		19 ± 1	19 ± 1	20 ± 0	19 ± 1	18 ± 0
Entropia de Shanon (¹D)		11 ± 2	11 ± 1	11 ± 2	10 ± 2	10 ± 1
Inverso de Simpson (²D)		8 ± 2	9 ± 2	8 ± 2	8 ± 2	7 ± 1

Tabela S6. Fatores dos modelos lineares generalizados (GLMs), baseados na função *dredge* ($\Delta AICc < 2$), que explicaram as variações na atividade-densidade da fauna de colêmbolos epigéicos em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE. Os valores da atividade-densidade foram transformados em log (x+1). Os modelos GLM foram computados com a família *Gaussian* (link = “identity”).

Activity-density	Preditores						Critérios do modelo			
	Intercept	pH H ₂ O	P total	C/N serapilheira	Actinomicetos	Fungos Saprofíticos	AICc	$\Delta AICc$	Peso do modelo	R ²
Total	7,523	-0,275					48,9	0,00	0,342	0,30
Entomobryomorpha	7,165	-0,316					53,0	0,00	0,308	0,34
	7,566	-0,304		-0,009			54,5	1,47	0,148	0,36
Symphypleona	-6,960				0,471	0,836	120,4	0,00	0,377	0,47
			0,025		0,495	0,847	121,9	1,50	0,178	0,48
Poduromorpha	6,074	-0,326	-0,031	0,030		-0,378	85,3	0,00	0,275	0,47
	8,634	-0,379	-0,037	0,031	-0,126	-0,417	86,4	1,08	0,160	0,49
	5,735	-0,251		0,026		-0,374	86,6	1,30	0,144	0,41

Tabela S7. Fatores dos modelos lineares generalizados (GLMs), baseados na função *dredge* ($\Delta AICc < 2$), que explicaram as variações na diversidade e redundância funcional e nos CWMs de atributos funcionais da fauna de colêmbolos epigéicos em um cerrado sentido restrito da RECOR-IBGE. Os modelos GLM foram computados com a família *Gaussian* (link = “identity”).

Parâmetros funcionais	Preditores						Critérios do modelo			
	Intercept	pH H ₂ O	P total	C/N serapilheira	Actinomicetos	Fungos Saprofíticos	AICc	$\Delta AICc$	Peso do modelo	R ²
Diversidade Funcional	0,550		-0,002			-0,017	-148,3	0,00	0,253	0,31
	0,489		-0,002	0,001		-0,015	-148,0	0,28	0,219	0,35
	0,515	-0,006	-0,002	0,001		-0,015	-146,5	1,76	0,105	0,37
Redundância Funcional	0,088		0,002		0,012	0,022	-164,3	0,00	0,471	0,50
	0,130		0,002	-0,001	0,012	0,021	-163,1	1,28	0,249	0,52
CWM (Todos atributos)	1,754						-44,0	0,00	0,248	0,00
CWM (Pc)	0,250	-0,005					-198,0	0,00	0,161	0,08
	0,222						-196,9	1,10	0,093	0,00
	0,218		0,001				-196,6	1,32	0,083	0,05
	0,242	-0,004	0,000				-196,4	1,61	0,072	0,10
	0,237	-0,006		0,000			-196,0	1,96	0,061	0,09
CWM (Es)	0,203						-73,1	0,00	0,245	0,00
	0,213		-0,001				-71,4	1,76	0,102	0,01
CWM (Tc)	0,192	0,006					-196,8	0,00	0,219	0,09
	0,222						-195,0	1,79	0,089	0,00
CWM (Df)	0,252	-0,006					-261,7	0,00	0,251	0,33
	0,247	-0,005	0,000				-261,0	0,68	0,179	0,36
	0,269	-0,006					-259,8	1,93	0,096	0,34
CWM (Ca)	0,239	-0,003			-0,001		-224,2	0,00	0,164	0,05
	0,223						-224,1	0,08	0,158	0,00
	0,221		0,000				-222,6	1,56	0,075	0,02
	0,231		-0,002				-113,4	0,00	0,208	0,09
CWM (Opa)	0,216						-112,0	1,45	0,101	0,00
	0,190		-0,002	0,001			-111,5	1,92	0,080	0,10
	0,219	-0,002	0,001	0,000			-285,6	0,00	0,148	0,28
	0,220		0,001				-284,8	0,80	0,099	0,16
	0,229	-0,001	0,001				-284,8	0,83	0,098	0,21
CWM (No)	0,222	-0,002		0,000			-284,6	1,03	0,088	0,21
	0,211		0,001	0,000			-284,4	1,28	0,078	0,20
	0,215	-0,002	0,001	0,000			-283,7	1,90	0,057	0,29
	0,292	-0,015				0,000	-125,7	0,00	0,165	0,09
	0,269	-0,012	0,001				-124,6	1,06	0,097	0,13
	0,206		0,002				-124,6	1,13	0,094	0,07
	0,218						-123,8	1,85	0,065	0,00

**CAPÍTULO 2 – FERTILIZATION AND LIMING REDUCE AND DISPLACE COLLEMBOLAN
ISOTOPIC NICHE: A POTENTIAL INDICATOR OF NUTRIENT INPUT INTO CENTRAL
BRAZILIAN SAVANNAS**

Fertilization and liming reduce and displace collembolan isotopic niche: A potential indicator of nutrient input into Central Brazilian savannas†

Vinicius Tirelli Pompermaier¹, Gabriela Bielefeld Nardoto¹

¹*Department of Ecology, Institute of Biological Sciences, University of Brasilia, Brasília, DF, Brazil.*

Correspondence: Vinicius Tirelli Pompermaier. Email: pomper.official@gmail.com

ABSTRACT

1. Brazilian savanna (Cerrado) is an agricultural frontier. In addition to the legacy of plowing, fertilizing, and liming, native savanna ecosystems are also exposed to the expected nutrient deposition increase in coming decades.

2. Long-term fertilization experiments in a woodland savanna have shown that nitrogen (N) plus phosphorous (P) addition alters plants diversity, structure, and stoichiometry, while liming affects herbaceous plant structure and microbial diversity. Such changes can affect both the quantity and quality of soil resources, but how it affects the soil food web is unknown.

3. Here, we used descriptive metrics based on stable isotopes to evaluate the legacy effects of fertilization (with N, P, and N plus P additions) and liming on the isotopic niche structure of savanna epigeic collembolans.

4. Using litter-normalized $\delta^{13}\text{C}$ ($\Delta^{13}\text{C}$) and $\delta^{15}\text{N}$ ($\Delta^{15}\text{N}$) values of common collembolans between control and nutrient treatment plots, we found that fertilization and liming reduce and displace collembolans isotopic niche. Collembolans are accessing a less diverse basal resource and becoming similar in their trophic preferences on plots with N and P addition alone, shrinking the isotopic niche of these assemblages. In N plus P and liming treatments, the collembolan isotopic niche has displaced to higher ^{13}C values. This last trend was driven mainly by Poduromorpha and Entomobrya specimens. For the first time, we also report relevant data to unravel the trophic niche structure of tropical savanna collembolans.

5. *Synthesis and applications.* Our study showed how nutrient additions could reduce (N and P) or displace (N plus P and liming) the trophic niche of epigeic collembolans in the Central Brazilian savannas. Still, they already give us a perspective on the use of metrics based on C and N stable isotopes in collembolans as indicators of nutrient input into savanna ecosystems. These indicators could help detect N deposition, which is expected to grow in Cerrado, or assess whether the restoration of savannas in abandoned agricultural areas effectively restores the soil food web interactions.

KEYWORDS: Stable isotopes, springtails, nutrient additions, trophic niche, Neotropical savanna

1. INTRODUCTION

Continued urban and industrialization growth, combustion sources increase, and high nutrient demand from intensive agriculture contribute to increasing nutrient inputs to natural ecosystems (Schlesinger, 2009; Wang et al., 2015). On the frontier of agricultural expansion and intensification is the Brazilian savannas (Cerrado), one of the world's biodiversity hotspots (Mittermeier et al., 2011). Besides the legacy of plowing, fertilizing, and liming that these activities leave in savanna soils, imposing difficulties for its restoration (Buisson et al., 2019), it can also contribute to emissions of reactive nitrogen (Bustamante, Medina, Asner, Nardoto, & Garcia-Montiel, 2006; Cunha-Zeri & Ometto, in press). With the prospect of developing countries emerging as major N emitters, estimates suggest that N deposition into Cerrado may almost triple by 2050 (Phoenix et al., 2006).

In the highly weathered Cerrado soils, woody species seem to be more limited by P than N (Nardoto et al., 2006). However, studies evaluating long-term fertilization in a woodland savanna (a typical Cerrado vegetation) indicate that vegetation and soil processes are more responsive to the combined N and P addition. For now, we know that N and N plus P additions alter woodland savanna plant diversity, structure, and stoichiometry, while both P and N plus P additions influence plant fine roots investment and soil functions (Bustamante et al., 2012; Jacobson et al., 2011; Kozovits et al., 2007). Addition of P alone, N plus P, and the long-term residual effects that liming left on soil chemistry promoted the invasion of exotic grasses (Bustamante et al., 2012; Mello, 2019). This structural change can consequently alter the quantity and quality of plant residues that reach the ground, but we poorly know how it affects soil food webs.

In contrast to the above-ground system, the effects of fertilization on the natural below-ground systems and its impact on soil food webs are poorly studied globally. Effects of N addition on soil biodiversity of natural ecosystems are still inconsistent. The positive ones can be due to plant productivity increases and the negative ones due to changes in plant rhizodeposition (Eisenhauer et al., 2012). In temperate grasslands, Lemanski and Scheu (2014) suggest that many soil animal species rely on microorganisms fuelled by root exudates and report that fertilization with NPK can weaken this food link. Our knowledge of nutrient addition effects to tropical below-ground systems is still focused on forest microbial processes (Camenzind et al., 2018). However, a recent study showed that long-term liming promotes bacteria to the detriment

of archaea diversity and reduces some Acidobacteria groups abundance in a tropical woodland savanna (Silveira et al., 2020). How this reflects through soil food webs is still far from being elucidated since our knowledge of savanna soil animals' trophic niche structure is still scarce.

Collembolans (Collembola) are a key group of microarthropods within the soil food web that rely on microbiota and directly or indirectly affect soil carbon and nutrient dynamics (Rusek, 1998). C and N stable isotope analyses have been revealing a pronounced variation in trophic specialization among collembolans, which can also incorporate C recently fixed via plant roots, feed on algae and even other soil animals (Chahartaghi, Langel, Scheu, & Ruess, 2005; Ferlian, Klarner, Langeneckert, & Scheu, 2015; Pollierer, Langel, Scheu, & Maraun, 2009). Although natural variations in stable isotope ratios of carbon ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) and nitrogen ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) cannot identify the exact trophic interactions between species, they represent key trophic-niche dimensions by indicating species that are similar or different in their trophic position and use of basal resources (Newsome et al., 2007). In temperate ecosystems, bulk natural stable isotope composition advance to uncover the trophic structure of several soil animal groups since carbon isotope composition increase with the decomposition of plant material, while nitrogen isotope composition increase with an increase in trophic level (Potapov, Tiunov, & Scheu, 2019). Collembolans' trophic position can be related to their life form (i.e., epedaphic, hemiedaphic, and euedaphic) and taxonomic identity, enabling the classification of functional guilds based on families and even order identification (Potapov, Semenina, Korotkevich, Kuznetsova, & Tiunov, 2016).

Supported by this knowledge, Korotkevich, Potapov, Tiunov and Kuznetsova (2018) used community-wide metrics based on stable isotopes (Jackson et al., 2011; Layman et al., 2007) to assess, for the first time, the effect of anthropogenic disturbances on aspects of soil collembolan 'isotopic niche'. This approach can be very promising to assess disturbances that are often difficult to detect in natural ecosystems, such as nutrients deposition. Here, we evaluate the legacy effects of fertilization (with N, P, and N plus P) and liming on the isotopic niche structure of epigeic collembolans on long-term experimental plots set in a tropical woodland savanna. We compared descriptive metrics based on stable isotopes in assemblages with the same collembolan composition in control and nutrient treatment plots. We expected to find changes in the isotopic metrics of epigeic collembolans, mainly in N plus P and liming treatments, where the main

changes in vegetation and soil chemical and biological factors compared to control occurred over time. With these outcomes, we report for the first time insights about the trophic structure of collembolans in the Central Brazilian savannas.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Study area and experimental design

The study was carried out in experimental plots located at the Ecological Reserve of the Brazilian Institute for Geography and Statistics, Brasília, Federal District, at an elevation of 1,100 m. The study site represents the most common physiognomy found in the Cerrado biome, known as *cerrado stricto sensu*, a woodland savanna type characterized by a continuous grass layer and a tree and shrub layer with 20% to 60% canopy cover. Soil is described as Latossolo Vermelho (Brazilian Soil Taxonomy), which corresponds to Ferralsols (WRB/FAO) or Oxisols (US Soil Taxonomy). It is characterized as acid, with high aluminum levels, low cation exchange capacity, and 0.6%–2.4% organic matter content (Santos et al., 2018). The climate is Aw by the Köppen classification with two distinct seasons: hotter and rainy (October–April) and colder and drier (May–September).

The fertilization and liming experiment started in 1998 and consisted of nitrogen (+N), phosphorus (+P), N plus P (+NP), and lime (liming) treatments. Nutrient additions were made annually at the beginning and end of the rainy season in four randomly established plots per treatment (with 15 x 15 m size and at least 10 m apart), totaling 20 with the four control plots. Plots were subdivided into nine 5 x 5 m for sampling purposes. Treatments received the addition of: +N (100 kg of N ha⁻¹ year⁻¹ as (NH₄)₂SO₄), +P (100 kg of P ha⁻¹ year⁻¹ as Ca(H₂PO₄)₂ + CaSO₄·2H₂O), +NP (simultaneous addition of ammonium sulfate plus 20% superphosphate), and liming (4,000 kg·ha⁻¹ of 60% dolomitic limestone and 40% CaSO₄·2H₂O). Nutrient additions extended until 2006 and were resumed after 11 years, with additions in November 2017 (beginning of the rainy season) and April 2018 (end of the rainy season). Only half of the lime was applied in 2017, as a residual effect of its addition to soil properties still existed (Mello, 2019). Samplings were conducted in only three plots per treatment.

2.2. Sample collection and processing procedures

Epigeic collembolans were sampled in January 2020 (rainy season) using pitfall traps (plastic pot of 14 cm wide and 10 cm high) filled with 70% alcohol. Three subplots from each treatment and control plot were drawn to install the traps, which were removed after seven days. Soil (0-10 cm depth) and leaf litter (mix of C3 arboreal and shrub leaves) were sampled close to the traps. These subsamples were joined to compose one sample per plot, totaling three replicates per treatment.

Collembolans were separated into morphospecies and identified at family and genus levels with identification keys (Cipola et al., 2018). For trophic-niche structure analysis, we selected common morphospecies between treatments and control. The assemblages consisted of (I) nine Entomobryomorpha morphospecies, including four Entomobryidae (two *Lepidocyrtinus* sp., one *Seira* sp., and one *Entomobrya* sp.), three Paronellidae (one *Trogolaphysa* sp., one *Salina* sp., and one *Cyphoderus* sp.) and two Isotomidae morphospecies (one *Paracerura* sp. and one *Hemisotoma* sp.); (II) three Symphypleona, including one Katiannidae (*Sminthurinus* sp.), one Bourletiellidae (*Bourletiella* sp.), and one Sminthurididae morphospecies (*Sphaeridia* sp.); (III) two Poduromorpha, including one Neanuridae (*Neotropiella* sp.) and one Brachystomellidae morphospecies (*Brachystomella* sp.).

Collembolans were dried at 50°C for at least 48 h, weighed, and wrapped in tin capsules. We could not obtain a satisfactory weight (minimum of 5 µg) to analyse Poduromorpha and Symphypleona at morphospecies or family level and neither Isotomidae at morphospecies level. Soil samples were air-dried, passed through a 2 mm sieve, and macerated after remove roots, leaves, twigs, coal, etc. Plant litter was dried in an oven (60°C for 48 hours), ground using a knife grinder, and macerated with liquid nitrogen. Soil (2000 to 3000 µg) and litter (1500 to 2000 µg) samples were weighed, wrapped in tin capsules, and stored in a desiccator until analysis.

2.3. Stable isotope analysis

Soil and litter stable isotope ratios were determined using an elemental analyzer (Carlo Erba, CHN-1100) coupled to a Thermo Finnigan Delta Plus mass spectrometer at the Laboratory of Isotope Ecology of the Center for Nuclear Energy in Agriculture (Centro de Energia Nuclear na Agricultura - CENA), University of São Paulo (Universidade de São Paulo), Piracicaba, Brazil. Isotope ratios of collembolans were

determined by an isotope ratio mass spectrometer (Delta V; Thermo Scientific, Bremen, Germany) coupled to a modified elemental analyser (Eurovector, Milano, Italy) as described by Langel and Dyckmans (2014). These analyses were conducted by the Center for Stable Isotope Research and Analysis, Büsingen-Institute (Georg August University Göttingen), Germany. Stable isotope ratios were calculated as the deviation from standards following the formula:

$$\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = (R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}})/R_{\text{standard}} \times 1000$$

where R_{sample} and R_{standard} represent the heavy-to-light isotope ratios ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of the samples and standards, respectively. The standard used for carbon analysis was Pee Dee Belemnite (Vienna PDB; $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ ratio=0.01118), and for nitrogen analysis was atmospheric air ($^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ ratio=0.0036765). The analytical error obtained by the laboratory internal standard analysis in CENA was 0.2‰ and 0.3‰ for carbon and nitrogen, respectively. Acetanilide ($\text{C}_8\text{H}_9\text{NO}$, Merck) was used for internal calibration in the Göttingen laboratory. The precision was < 0.1‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 0.15‰ for $\delta^{15}\text{N}$ measurements.

2.4. Data analysis

All statistical computations were done in R version 4.0.2 (R Core Team, 2020). After verifying assumptions, we tested whether the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of soil and leaf litter differed between treatments and control using linear models (LM). Prior to trophic-niche structure analysis, collembolan stable isotope values were normalized to the stable isotope values of control and treatment litter where they were captured (calculated as the mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of C_3 leaf litter; Table 1), e.g., for carbon: litter-normalized $\Delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C} - \delta^{13}\text{C}_{\text{litter}}$. We apply generalized linear models (GLMs) to detect significant changes in collembolan $\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$ values on nutrient addition treatments. GLMs were fitted with the Gaussian family and identity link.

Collembolan assemblages niche structure and widths were compared between treatments and control by calculating six descriptive metrics based on stable isotope data proposed by Layman et al. (2007) and reformulated in a Bayesian framework by Jackson et al. (2011). Trophic diversity within the assemblage is reflected by the total extent of spacing within $\delta^{13}\text{C}$ – $\delta^{15}\text{N}$ biplot space and measured by the first four metrics: $\delta^{15}\text{N}$ range (NR, representation of the vertical food web structure); $\delta^{13}\text{C}$ range (CR,

representation of diversity at the base of the food web); *total area* of the convex hull encompassing the data (TA, representation of the total isotopic niche occupied); *mean distance to centroid* (CD, representation of the average trophic diversity within the food web); *mean nearest neighbor distance* (MNND, provides information on overall density of community members packing. Low values of MNND indicate a large proportion of members with similar trophic preferences and; *standard deviation of nearest neighbor distance* (SDNND, is a measure of evenness of community components packing, with low values representing a more uniform distribution of trophic niches (Layman et al., 2007).

These metrics were calculated based on standard ellipses and Bayesian methods resulting in improved estimates, including their uncertainty (Jackson et al., 2011). However, because the TA is extremely sensitive to sample size, the Bayesian standard ellipse area (SEA_B), containing about 40% of the data, was also calculated. In order not to run the risk of underestimating the SEA, we also calculate the sample-size corrected standard ellipse (SEA_C) to assess the isotopic niche of collembolan families and morphospecies. The Bayesian Layman's metrics and standard ellipse areas were calculated using the SIBER package. Stable isotope biplots were displayed using ggplot2 (Wickham, 2009).

3. RESULTS

Comparing to control, we observed a significant increase in soil $\delta^{13}\text{C}$ (+3.0‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (+1.1‰) mean values just in liming treatment (**Table 1**). Significant increases in litter $\delta^{15}\text{N}$ mean values in +P (+1.7‰) and +NP (+1.8‰) were also observed (**Table 1**).

Litter-normalized $\delta^{13}\text{C}$ values ($\Delta^{13}\text{C}$) ranged 18.7‰, from -4.3‰ ($\delta^{13}\text{C}$: -30.06 ± 4.72) in *Salina* sp. on control up to 14.4‰ ($\delta^{13}\text{C}$: -18.79 ± 3.15 ‰) in Poduromorpha on +NP treatment. Litter-normalized $\delta^{15}\text{N}$ values ($\Delta^{15}\text{N}$) ranged 11.9‰, from -3.8‰ ($\delta^{15}\text{N}$: -1.96 ± 1.82) in *Seira* sp. on +NP treatment up to 8.1‰ ($\delta^{15}\text{N}$: 4.58 ± 1.94) in Isotomidae on control. Non-normalized $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ mean values of each taxon are given in **Tables S1 and S2**.

3.1. Effects of nutrient additions on the isotopic niche of collembolans

Collembolans had significantly higher $\Delta^{13}\text{C}$ values in +P, +NP, and liming than control, but mainly in +NP and liming, where most taxa presented significantly higher values (**Table 2**). Collembolan $\Delta^{15}\text{N}$ values were significantly lower in +P and +NP treatments, reflecting the significantly lower values of most taxa. Some Entomobryomorpha morphospecies also showed significantly lower $\Delta^{15}\text{N}$ values in +N and liming treatments, (**Table 2**).

Collembolans accessed a lower diversity of resources (CR) in +N treatment with at least 75% credibility. Food web vertical structure (NR) was less affected since the smallest amplitude observed in liming had just 50% credibility (**Figure 1**). By credible intervals overlapping, we observed that the average trophic diversity of collembolans was not affected by treatments. However, TA decreased in all credible intervals in +N, +P, and liming treatments. We also observed a similar trophic preference (MNND) among the taxa and a greater uniform distribution of their trophic niches (SDNND) in liming, with at least 75% credibility (**Figure 1**).

Bayesian ellipses areas (SEA_B) allows us to observe a reduction in the basal resource diversity in +N and its overlap with control (**Figure 2A**). Moreover, we observed a high overlap in the collembolans' niche between +P, +NP, and liming treatments, and a low overlap of these with control since ellipses displaced to higher $\Delta^{13}\text{C}$ values, mainly in +NP and liming treatments (**Figure 2A**). Sample-size corrected ellipses (SEA_C) aligned with SEA_B and with greater credibility confirm that collembolans' isotopic niche decreased mainly in +N, followed by +P and liming treatments (**Figure 2B**).

Entomobryidae, Poduromorpha, and Symphypleona drove the shifts to higher $\Delta^{13}\text{C}$ values in +NP and liming treatments (**Figure 3**), with Entomobrya sp. driving it within the Entomobryidae family (Figure S1). The $\Delta^{15}\text{N}$ amplitude decreased in Isotomidae and Poduromorpha in +N and liming treatments (**Figure 3**). *Salina* sp. drove the narrowing of Paronellidae $\Delta^{13}\text{C}$ values in +N, +P, and liming treatments, and, along with Poduromorpha and Isotomidae, drastically reduced their isotopic niche in +N treatment (**Figure 3; Figure S1**).

3.2. Isotopic niche structure of epigeic collembolans in a woodland savanna

Except for some Paronellidae (*Salina* sp.), all collembolans had higher $\Delta^{13}\text{C}$ values, ranging from 3.7‰ in Entomobryidae (*Lepidocyrtinus* sp. 2) to 14.4‰ in Poduromorpha (**Figure S2**). Entomobryidae and Symphypleona overlapped as more basal trophic groups, while Isotomidae and Poduromorpha represented top trophic groups with a slight overlap in their isotopic niche. In turn, Paronellidae moved without much overlap between the basal (with *Salina* sp.) and top trophic groups (with *Trogolaphysa* sp.). *Seira* morphospecies presented the lowest $\Delta^{15}\text{N}$ values, while *Lepidocyrtinus* morphospecies (sp1 and sp2) slightly overlapped, with $\Delta^{15}\text{N}$ values close to 0‰ (that is, close to $\delta^{15}\text{N}$ -litter values). *Entomobrya* sp., in turn, presented an intermediate niche between the basal and top groups without overlapping them (**Figure S2**).

4. DISCUSSION

4.1. Fertilization and liming reduce and displace the isotopic niche of epigeic collembolans

Contrary in part our expectations, the isotopic metrics of epigeic collembolans was also affected by N and P additions alone, where an isotopic niche shrinkage was observed. This effect was more remarkable in +N treatment due to low CR and MNND values, indicating that these collembolans are accessing a less diverse basal resource and becoming similar in their trophic preferences. This latter trend was also seen in +P and liming treatments. Although the isotopic niche width has not sharply decreased in liming and even not decreased in +NP, it has displaced to higher $\Delta^{13}\text{C}$ and lower $\Delta^{15}\text{N}$ values than control, indicating that collembolans have incorporated new basal resources. The mechanism behind all these changes is not yet understood, but we assume that it may be linked to vegetational structure changes.

For instance, previous studies have observed a decrease in native C_4 grasses' frequency and an increase in native C_3 grass cover in +N treatment (Bustamante et al., 2012). These structural changes may have affected C sources' availability or lability accessed by microorganisms that fuelled collembolans. In temperate grasslands, Lemanski and Scheu (2014) observed that by incorporating ^{13}C -labelled glucose in soil animals, most species function as secondary decomposers feeding on microorganisms fuelled by root exudates. This incorporation, however, is reduced by fertilization. Authors

relate this to the reduced availability of microbial biomass as food, leading the fauna to switch towards incorporating non-labelled resources, presumably by feed on roots. Detrimental N elevation effects for soil biodiversity in some temperate ecosystems appear to be due to rhizodeposition changes (Eisenhauer et al., 2012). There is growing evidence that root-derived resources contribute significantly to fuelling soil animals (Goncharov, Tsurikov, Potapov, & Tiunov, 2016; Pollierer, Dyckmans, Scheu, & Haubert, 2012; Pollierer, Langel, Körner, Maraun, & Scheu, 2007), including epigeic collembolans (Fujii et al., 2016b). Future studies with ^{13}C labelling of plants may indicate whether this may have affected the trophic niche of savanna collembolans.

Some soil detritivores may switch their diet if resources become scarce or more palatable resources become available (Endlweber et al., 2009; Scheu and Folger, 2004). More palatable resources seem to drive such changes in our study, where *Salina* isotopic niche illustrates this (**Figure S1**). Curiously, *Salina* sp. was consuming both ^{13}C -depleted and ^{13}C -enriched resources relative to litter in control. As we know, ^{13}C -depleted relative to bulk litter discriminate compounds like lipids and lignin from cellulose, sugars, proteins, and other less-recalcitrant ^{13}C -enriched compounds (Bowling, Pataki, & Randerson, 2008; Pollierer et al., 2009). We cannot confirm if these taxa incorporate these compounds, but if they assimilate, they must be via microbial consumption (Lemanski & Scheu, 2014; Potapov et al., 2019). So, our results suggest that *Salina* sp. changed their diet from microorganisms that access recalcitrant to those accessing more labile compounds on +N, +P, and liming treatments.

The isotopic niche displacement in +NP, liming, and slightly in +P can be linked to incorporating C_4 source inputs by invasion and cover increased of the exotic *Melinis minutiflora* P. Beauv grass (Bustamante et al., 2012; Mello, 2019). At least in liming, this C_4 input may have been expressed by a higher soil $\delta^{13}\text{C}$ mean. However, the increase in $\delta^{13}\text{C}$ values in soil animals compared to litter can also indicate both the feed on microorganisms that preferentially incorporate labile compounds (e.g. root exudates) as old C that accumulated ^{13}C during decomposition (Pollierer et al., 2009; Potapov et al., 2019). As the collembolans' niche also shifted to smaller $\Delta^{15}\text{N}$ values than control, this would support the first suggestion, since feeding on the microbially processed organic matter also raises the animals' $\delta^{15}\text{N}$ values (Potapov et al., 2019). Interestingly, the more $\Delta^{15}\text{N}$ -depleted values observed in +P and +NP collembolans may indicate a trophic relationship with non-vascular plants (Potapov et al., 2016; Potapov, Korotkevich, &

Tiunov, 2018) by feeding on algae and lichens (i.e., phycophagy) depleted in ^{15}N relative to litter (Chahartaghi et al., 2005; Schneider et al., 2004).

4.2. Collembola isotope niche as an indicator of nutrient inputs into a Neotropical savanna

Our study reveals a great potential to metrics based on C and N stable isotopes in collembolans as indicators of nutrient inputs into savanna ecosystems. These indicators could help detect nutrient deposition like N, which is expected to grow in Cerrado (Phoenix et al., 2006), or assess whether the restoration of savannas in abandoned agricultural areas effectively restores the soil food web interactions. We recognize, however, that further studies will be necessary to validate this assumption. One of the caveats we make is regarding the amounts of N ($100 \text{ kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$) added throughout our experiment. Future projections estimate that N deposition will almost triple in Brazilian savannas (Cerrado) in 2050 (compared to 1990 estimates), but in a much smaller amount (between $35\text{--}40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ at most) than we applied in our study (Phoenix et al., 2006). Thus, experiments that align with the projected N inputs will confirm if our outcomes remain in these scenarios. Another challenge to be faced will be to accurately identify the trophic niche structure of savanna collembolans since these ecosystems provide soil communities with organic matter from C_3 and C_4 plants (i.e., with quite different $\delta^{13}\text{C}$ values). This also may contribute to studies of niche conservatism in feeding strategies and resource specialization of soil animals (Potapov, Scheu, & Tiunov, 2019). Furthermore, only then will we be able to identify the mechanisms that trigger niche changes and better understand the chain reactions that affect ecosystem functions. Below we bring some prospects about this.

4.3. Unraveling the isotopic niche structure of woodland savanna collembolans

Disentangle whether the collembolan $\Delta^{13}\text{C}$ values normalized with C_3 -litter are explained by a "detrital shift" (Potapov et al., 2019) or by mixed incorporation of C_4 sources will be a challenge to be faced by future studies. None of the collembolans we analysed seem to rely exclusively on C_4 sources (**Table S1**), based on $\delta^{13}\text{C}$ average of common C_4 grasses (13‰) of central Brazilian savanna (Miranda et al., 1997). Studies combining $^{13}\text{CO}_2$ -labelling plants and mixing models will be necessary to find an optimal baseline normalization source for savanna soil collembolans and deal with the 'detrital shift' issue. Mixing models showed that at least some active-surface arthropods

incorporate more C₃ sources in woodland savanna fragments (Pompermaier et al., 2020). For now, we use the C₃-litter normalization to unveil some aspects of the trophic structure of savanna epigeic collembolans. That way, the isotopic niche of woodland savanna collembolans partly resembles that of temperate forests, where a greater body of knowledge already exists (Potapov et al., 2016). Like there, Poduromorpha specimens are enriched in ¹³C and ¹⁵N and occupy higher trophic levels concerning Symphypleona and Entomobryomorpha (except Isotomidae) specimens (**Figure S2**).

Based on the functional guilds classified by Potapov et al. (2016), we could consider the *Salina* sp., *Lepidocyrtinus* sp1 and sp2, and *Symphyploena* taxa as ‘epigeic plant and microorganisms consumers.’ This guild would be linked to basal sources such as micro-algae, higher plants, and fungi and could affect the early stages of litter decomposition. Within this group, we would still have the morphospecies *Seira* sp. which presented the more $\Delta^{15}\text{N}$ -depleted, which would configure consumption of non-vascular plants, such as algae and lichens (Potapov et al., 2018). Poduromorpha and *Trogolaphysa* sp. would fit into the ‘epigeic animal and microorganisms consumers’ guild. High $\Delta^{15}\text{N}$ values of these taxa can even indicate the consumption of microfauna soil animals, although aligned to a higher $\Delta^{13}\text{C}$, can also indicate the consumption of microbially processed organic matter (Potapov et al., 2019). Thus, this guild would be linked to control the population density of microorganisms and microbivores.

The divergence arises with the trophic position of Isotomidae, which in our study would occupy a position similar to ‘euedaphic microorganisms consumers.’ This guild, represented by poduromorphs that inhabit the lower litter layers and mineral soil of temperate forests, seems to be linked to processed organic matter or microorganisms and even receive C from plant roots (Potapov, Goncharov, Tsurikov, Tully, & Tiunov, 2016). Here, the position occupied by temperate forest Isotomidae is represented by *Entomobrya* sp. These ‘hemiedaphic microorganism consumers’ could be associated with the consumption of saprotrophic microorganisms and affecting net mineralization by shaping the microbial community of decomposed litter (Potapov et al., 2016). All these aspects have yet to be confirmed by future studies in savanna ecosystems that also include the sampling of euedaphic collembolans. With the advancement of current knowledge, this can be done using multiple complementary methods, such as compound-specific isotope analysis, neutral lipid fatty acid (FA), and digestive enzyme analyses (Potapov, Pollierer, Salmon, Šustr, & Chen, 2020). Advancing knowledge using an integrative approach with

complementary tools to access more specific aspects of the trophic niche of savanna collembolans will be necessary to understand the mechanisms behind these changes and assess the consequences for ecosystem functioning.

5. CONCLUSIONS

Our study provided evidence that fertilization and liming reduce and displace the isotopic niche of woodland savanna collembolans. The isotopic niche reduction was mainly due to N and P addition, which reduced the resource diversity accessed by collembolans and made them trophically similar in their diet. N plus P addition and liming promoted the collembolans' access to new ^{13}C -enriched and ^{15}N -depleted resources, displacing their niche. These results provide us with perspectives to use the collembolan isotope niche as an indicator of nutrient inputs into savanna ecosystems. If validated, this could act as a tool for monitoring N deposition, one of the main global change agents.

REFERENCES

- Bowling, D. R., Pataki, D. E., & Randerson, J. T. (2008). Carbon isotopes in terrestrial ecosystem pools and CO_2 fluxes. *New Phytologist*, 178(1), 24–40. doi: [10.1111/j.1469-8137.2007.02342.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02342.x)
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F. A. O., Durigan, G., Overbeck, G. E., Fidelis, A., ... Veldman, J. W. (2019). Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews*, 94(2), 590–609. doi: [10.1111/brv.12470](https://doi.org/10.1111/brv.12470)
- Bustamante, M. M. C., de Brito, D. Q., Kozovits, A. R., Luedemann, G., de Mello, T. R. B., Siqueira-Pinto, A., ... Takahashi, F. S. C. (2012). Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). *Plant Ecology*, 213(5), 795–808. doi: [10.1007/s11258-012-0042-4](https://doi.org/10.1007/s11258-012-0042-4)
- Bustamante, M. M. C., Medina, E., Asner, G. P., Nardoto, G. B., & Garcia-Montiel, D. C. (2006). Nitrogen cycling in tropical and temperate savannas. *Biogeochemistry*, 79(1–2), 209–237. doi: [10.1007/s10533-006-9006-x](https://doi.org/10.1007/s10533-006-9006-x)
- Camenzind, T., Hättenschwiler, S., Treseder, K. K., Lehmann, A., & Rillig, M. C. (2018). Nutrient limitation of soil microbial processes in tropical forests. *Ecological Monographs*, 88(1), 4–21. doi: [10.1002/ecm.1279](https://doi.org/10.1002/ecm.1279)
- Chahartaghi, M., Langel, R., Scheu, S., & Ruess, L. (2005). Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(9), 1718–1725. doi: [10.1016/j.soilbio.2005.02.006](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.02.006)
- Cipola, N. G., da Silva, D. D., & Bellini, B. C. (2018). Class Collembola. In N. Hamada, J. H. Thorp, & D. C. Rogers (Eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates - Volume III: Keys to Neotropical Hexapoda* (Fourth, pp. 11–55). London: Academic Press.

- Cunha-Zeri, G., & Ometto, J. (2020). Nitrogen emissions in Latin America: A conceptual framework of drivers, impacts, and policy responses. *Environmental Development*, (xxxx), 100605. doi: [10.1016/j.envdev.2020.100605](https://doi.org/10.1016/j.envdev.2020.100605)
- Eisenhauer, N., Cesarz, S., Koller, R., Worm, K., & Reich, P. B. (2012). Global change belowground: impacts of elevated CO₂, nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity. *Global Change Biology*, 18(2), 435–447. doi: [10.1111/j.1365-2486.2011.02555.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02555.x)
- Endlweber, K., Ruess, L., & Scheu, S. (2009). Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(6), 1151–1154. doi: [10.1016/j.soilbio.2009.02.022](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.022)
- Ferlian, O., Klarner, B., Langeneckert, A. E., & Scheu, S. (2015). Trophic niche differentiation and utilisation of food resources in collembolans based on complementary analyses of fatty acids and stable isotopes. *Soil Biology and Biochemistry*, 82, 28–35. doi: [10.1016/j.soilbio.2014.12.012](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.12.012)
- Fujii, S., Mori, A. S., Kominami, Y., Tawa, Y., Inagaki, Y., Takanashi, S., & Takeda, H. (2016). Differential utilization of root-derived carbon among collembolan species. *Pedobiologia*, 59(4), 225–227. doi: [10.1016/j.pedobi.2016.05.001](https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2016.05.001)
- Goncharov, A. A., Tsurikov, S. M., Potapov, A. M., & Tiunov, A. V. (2016). Short-term incorporation of freshly fixed plant carbon into the soil animal food web: field study in a spruce forest. *Ecological Research*, 31(6), 923–933. doi: [10.1007/s11284-016-1402-7](https://doi.org/10.1007/s11284-016-1402-7)
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595–602. doi: [10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x)
- Jacobson, T. K. B., Bustamante, M. M. D. C., & Kozovits, A. R. (2011). Diversity of shrub tree layer, leaf litter decomposition and N release in a Brazilian Cerrado under N, P and N plus P additions. *Environmental Pollution*, 159(10), 2236–2242. doi: [10.1016/j.envpol.2010.10.019](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.10.019)
- Korotkevich, A. Y., Potapov, A. M., Tiunov, A. V., & Kuznetsova, N. A. (2018). Collapse of trophic-niche structure in belowground communities under anthropogenic disturbance. *Ecosphere*, 9(12). doi: [10.1002/ecs2.2528](https://doi.org/10.1002/ecs2.2528)
- Kozovits, A. R., Bustamante, M. M. da C., Garofalo, C. R., Bucci, S., Franco, A. C., Goldstein, G., & Meinzer, F. C. (2007). Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology*, 21(6), 1034–1043. doi: [10.1111/j.1365-2435.2007.01325.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01325.x)
- Langel, R., & Dyckmans, J. (2014). Combined ¹³C and ¹⁵N isotope analysis on small samples using a near-conventional elemental analyzer/isotope ratio mass spectrometer setup. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 28(9), 1019–1022. doi: [10.1002/rcm.6878](https://doi.org/10.1002/rcm.6878)
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88(1), 42–48. doi: [10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)

- Lemanski, K., & Scheu, S. (2014). Fertilizer addition lessens the flux of microbial carbon to higher trophic levels in soil food webs of grassland. *Oecologia*, 176(2), 487–496. doi: [10.1007/s00442-014-3037-0](https://doi.org/10.1007/s00442-014-3037-0)
- Mello, T. R. B. (2019). Efeitos a médio e longo prazo da adição de nutrientes em áreas de cerrado típico sobre a vegetação herbáceo-arbustiva e interações acima e abaixo do solo. University of Brasilia (PhD dissertation).
- Miranda, A. C., Miranda, H. S., Lloyd, J., Grace, J., Francey, R. J., McIntyre, J. A., ... Brass, J. (1997). Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant, Cell and Environment*, 20(3), 315–328. doi: [10.1046/j.1365-3040.1997.d01-80.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-80.x)
- Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., & Gascon, C. (2011). Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In F. E. Zachos & J. C. Habel (Eds.), *Biodiversity hotspots. Distribution and protection of conservation priority areas* (pp. 3–22). Heidelberg, Berlin: Springer-Verlag.
- Nardoto, G. B., Bustamante, M. M. da C., Pinto, A. S., & Klink, C. A. (2006). Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology*, 22(02). doi: [10.1017/S0266467405002865](https://doi.org/10.1017/S0266467405002865)
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A Niche for Isotope Ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429–436. doi: [10.1890/060150.01](https://doi.org/10.1890/060150.01)
- Phoenix, G. K., Hicks, W. K., Cinderby, S., Kuylenstierna, J. C. I., Stock, W. D., Dentener, F. J., ... Ineson, P. (2006). Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: The need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Global Change Biology*, 12(3), 470–476. doi: [10.1111/j.1365-2486.2006.01104.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01104.x)
- Pollierer, M. M., Langel, R., Scheu, S., & Maraun, M. (2009). Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). *Soil Biology and Biochemistry*, 41(6), 1221–1226. doi: [10.1016/j.soilbio.2009.03.002](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.03.002)
- Pollierer, Melanie M., Dyckmans, J., Scheu, S., & Haubert, D. (2012). Carbon flux through fungi and bacteria into the forest soil animal food web as indicated by compound-specific ^{13}C fatty acid analysis. *Functional Ecology*, 26(4), 978–990. doi: [10.1111/j.1365-2435.2012.02005.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02005.x)
- Pollierer, Melanie M, Langel, R., Körner, C., Maraun, M., & Scheu, S. (2007). The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs. *Ecology Letters*, 10(8), 729–736. doi: [10.1111/j.1461-0248.2007.01064.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01064.x)
- Pompermaier, V. T., Kisaka, T. B., Ribeiro, J. F., & Nardoto, G. B. (2020). Impact of exotic pastures on epigeic arthropod diversity and contribution of native and exotic plant sources to their diet in the central Brazilian savanna. *Pedobiologia*, 78(January 2020), 150607. doi: [10.1016/j.pedobi.2019.150607](https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2019.150607)
- Potapov, A. A., Semenina, E. E., Korotkevich, A. Y., Kuznetsova, N. A., & Tiunov, A. V. (2016). Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as

- related to taxonomic identity and life forms. *Soil Biology and Biochemistry*, 101(July), 20–31. doi: [10.1016/j.soilbio.2016.07.002](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.002)
- Potapov, A. M., Goncharov, A. A., Tsurikov, S. M., Tully, T., & Tiunov, A. V. (2016). Assimilation of plant-derived freshly fixed carbon by soil collembolans: Not only via roots? *Pedobiologia*, 59(4), 189–193. doi: [10.1016/j.pedobi.2016.07.002](https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2016.07.002)
- Potapov, A. M., Korotkevich, A. Y., & Tiunov, A. V. (2018). Non-vascular plants as a food source for litter-dwelling Collembola: Field evidence. *Pedobiologia*, 66(August 2017), 11–17. doi: [10.1016/j.pedobi.2017.12.005](https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2017.12.005)
- Potapov, A. M., Tiunov, A. V., & Scheu, S. (2019). Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition. *Biological Reviews*, 94(1), 37–59. doi: [10.1111/brv.12434](https://doi.org/10.1111/brv.12434)
- Potapov, A., Pollierer, M., Salmon, S., Šustr, V., & Chen, T.-W. (2020). Multidimensional trophic niche revealed by complementary approaches: gut content, digestive enzymes, fatty acids and stable isotopes in soil fauna. *BioRxiv*, (July). doi: [10.1101/2020.05.15.098228](https://doi.org/10.1101/2020.05.15.098228)
- Potapov, Anton M., Scheu, S., & Tiunov, A. V. (2019). Trophic consistency of supraspecific taxa in below-ground invertebrate communities: Comparison across lineages and taxonomic ranks. *Functional Ecology*, 33(6), 1172–1183. doi: [10.1111/1365-2435.13309](https://doi.org/10.1111/1365-2435.13309)
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Rusek, J. (1998). Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, 7(9), 1207–1219. doi: [10.1023/A:1008887817883](https://doi.org/10.1023/A:1008887817883)
- Santos, H. G., Jacomine, P. K. T., Anjos, L. H. C., Oliveira, V. A., Lumberras, J. F., Coelho, M. R., ... Cunha, T. J. F. (2018). *Sistema Brasileiro de Classificação de Solos*. Brasília, DF: Embrapa.
- Scheu, S., & Folger, M. (2004). Single and mixed diets in Collembola: Effects on reproduction and stable isotope fractionation. *Functional Ecology*, 18(1), 94–102. doi: [10.1046/j.0269-8463.2004.00807.x](https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2004.00807.x)
- Schlesinger, W. H. (2009). On the fate of anthropogenic nitrogen. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(1), 203–208. doi: [10.1073/pnas.0810193105](https://doi.org/10.1073/pnas.0810193105)
- Schneider, K., Migge, S., Norton, R. a., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A., & Maraun, M. (2004). Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). *Soil Biology and Biochemistry*, 36(11), 1769–1774. doi: [10.1016/j.soilbio.2004.04.033](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.04.033)
- Silveira, R., Mello, T. R. B., Silva, M. R. S. ., Krüger, R. H., & Bustamante, M. M. C. (2020). Long-term liming promotes drastic changes in the composition of the microbial community in a tropical savanna soil. *Biology and Fertility of Soils*. doi: [10.1007/s00374-020-01504-6](https://doi.org/10.1007/s00374-020-01504-6)
- Wang, R., Balkanski, Y., Boucher, O., Ciais, P., Peñuelas, J., & Tao, S. (2015). Significant contribution of combustion-related emissions to the atmospheric phosphorus budget. *Nature Geoscience*, 8(1), 48–54. doi: [10.1038/ngeo2324](https://doi.org/10.1038/ngeo2324)

Wickham, H. (2009). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York, NY, USA: Springer-Verlag.

TABLES

Table 1. Comparison of soil and C3 leaf litter $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values between control and fertilization and liming treatments in woodland savanna plots.

Treatment	Soil (0-10 cm)		Leaf litter	
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Control	-25.7 ± 0.4	2.9 ± 0.8	-29.5 ± 1.2	-1.8 ± 0.8
+N	$-25.7 \pm 0.2^{\text{ns}}$	$3.2 \pm 0.2^{\text{ns}}$	$-29.1 \pm 0.9^{\text{ns}}$	$-0.7 \pm 1.2^{\text{ns}}$
+P	$-24.4 \pm 1.2^{\text{ns}}$	$3.3 \pm 0.7^{\text{ns}}$	$-29.9 \pm 0.6^{\text{ns}}$	$-0.1 \pm 0.2^*$
+NP	$-25.4 \pm 0.7^{\text{ns}}$	$2.9 \pm 0.5^{\text{ns}}$	$-30.1 \pm 1.2^{\text{ns}}$	$0.0 \pm 0.4^{**}$
Liming	$-22.7 \pm 1.0^{***}$	$4.0 \pm 0.4^*$	$-29.3 \pm 0.8^{\text{ns}}$	$-1.4 \pm 0.5^{\text{ns}}$

Values are means \pm SD (n = 3). Significant differences between the means of control and treatments was determined by linear model (t-values). Significance levels: ns, not significant ($P > 0.05$); *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$.

Table 2. Estimates of GLM models applied to detect significant changes in collembolan $\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$ values (litter-normalized) on nutrient addition treatments.

Order/Family	Morphospecies	$\Delta^{13}\text{C}$				$\Delta^{15}\text{N}$			
		+N	+P	+NP	Liming	+N	+P	+NP	Liming
Entomobryomorpha		0.210	1.525**	1.966***	2.309***	-0.918	-1.814*	-1.845**	-0.951
	Entomobryidae	-0.413	0.926	1.783***	1.921***	-0.913*	-1.725***	-1.740***	-0.615
	<i>Lepidocyrtinus</i> sp1	-0.400	0.683	1.620**	2.526***	-0.466	-1.515**	-1.534**	-0.422
	<i>Lepidocyrtinus</i> sp2	-0.430	0.741	1.221*	1.526**	-1.139***	-2.140***	-2.397***	-0.607*
	<i>Seira</i> sp.	-0.383	0.533	1.386**	-0.003	-1.127	-1.070	-0.995	-0.470
	<i>Entomobrya</i> sp.	-0.423	1.933	3.466**	4.030**	-0.696	-1.761***	-1.377**	-0.969*
	Paronellidae	2.012	3.053	2.590	3.322*	-1.146	-2.112	-2.076	-0.878
	<i>Trogolaphysa</i> sp.	-0.633	0.400	1.076**	1.340**	-1.127***	-2.140***	-2.141***	-1.060**
	<i>Salina</i> sp.	4.657	5.707*	4.103	5.303*	-1.164***	-2.084***	-2.011***	-0.696***
	Isotomidae								
	• <i>Paracerura</i> sp.	-0.273	1.460	1.633	2.226*	-0.487	-1.666	-1.907	-2.780*
	• <i>Hemisotoma</i> sp.								
	Poduromorpha								
	• <i>Neotropiella</i> sp.	-0.763	1.633	3.600*	2.513	-1.051	-2.160*	-2.784**	-0.081
	• <i>Brachystomella</i> sp.								
	• <i>Sminthurinus</i> sp.								
	Symphyleona								
	• <i>Bourletiella</i> sp.	-0.173	1.553	2.593**	4.150***	-0.039	-1.352*	-1.152*	-0.658
	• <i>Sphaeridia</i> sp.								
Total		0.074	1.538**	2.192***	2.514***	-0.843	-1.803**	-1.870**	-0.835

GLMs were fitted with the Gaussian family and identity link. In bold are indicated the estimates that differed significantly from control. *p < 0.05; **p < 0,01; ***p < 0.001.

FIGURES

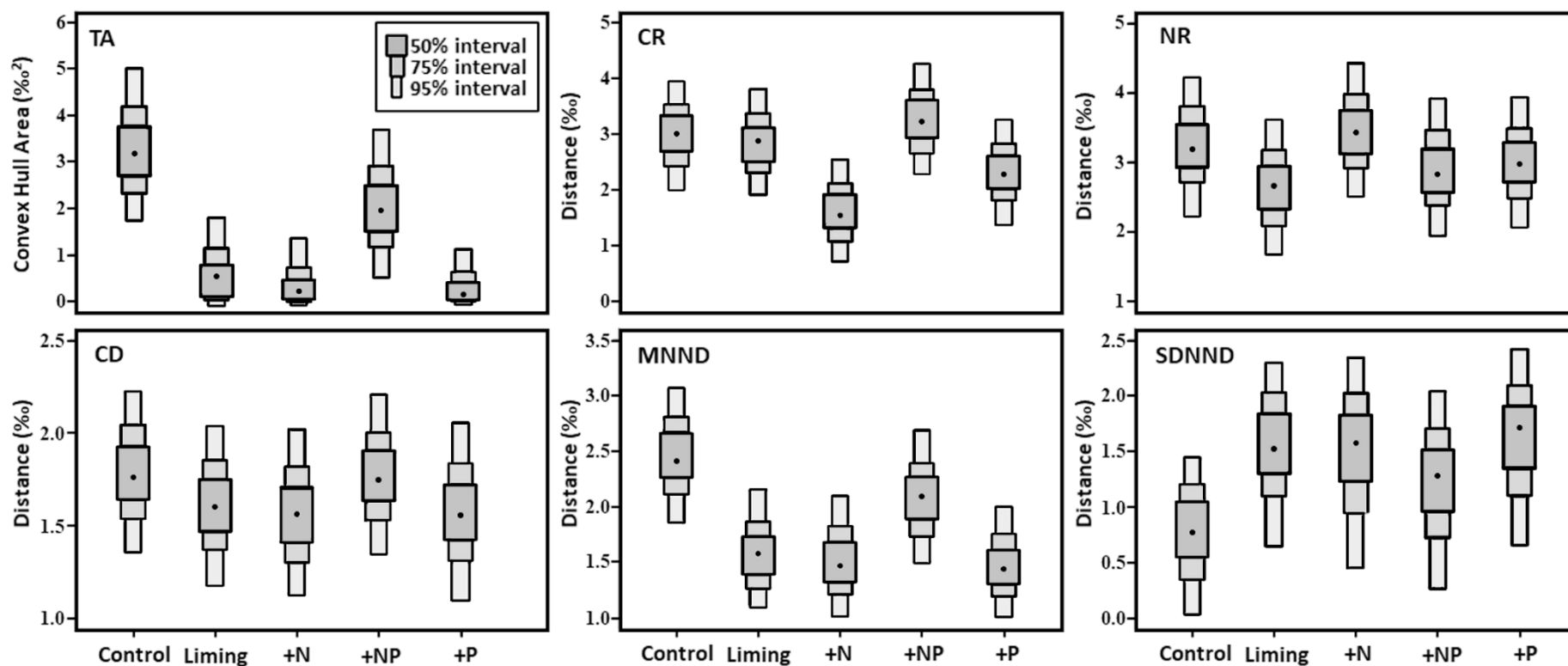


Figure 1. Density plot comparing the uncertainty of the Bayesian Layman metrics between control and experimental nutrient treatments. Black circles are the standard ellipse area (SEA) mode, and boxes indicate the credible intervals. Metrics were calculated using the litter-normalized $\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$ values. TA = total area of the convex hull, NR = $\delta^{15}\text{N}$ range, CR = $\delta^{13}\text{C}$ range, CD = mean distance to centroid, MNND = mean nearest neighbour distance, SDNND = standard deviation of the nearest neighbour distance.

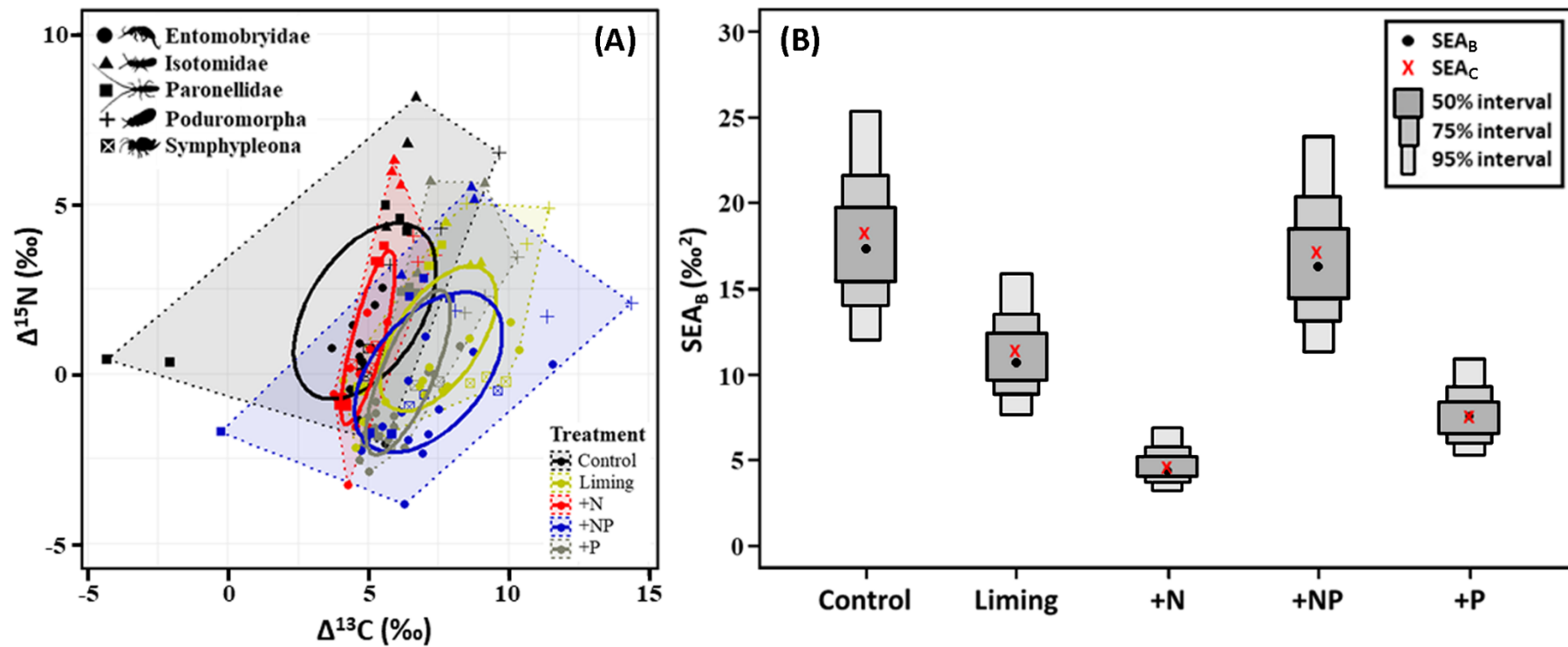


Figure 2. (A) Litter-normalized isotope composition ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$ values) of epigeic collembolan assemblages sorted by family/order. Dotted and solid lines enclose the convex hulls and the Standard Ellipse area (SEAC - 40% of the data), comparing the total and sample size-corrected niche width of collembolan assemblages between control and experimental nutrient treatments. (B) Density plots show the credible intervals of the Bayesian Standard Ellipse areas (SEAB) of the collembolan isotope data overlaid with SEAC. Collembola illustrations were obtained from <http://phylopic.org> (credits to Birgit Lang and Halvard).

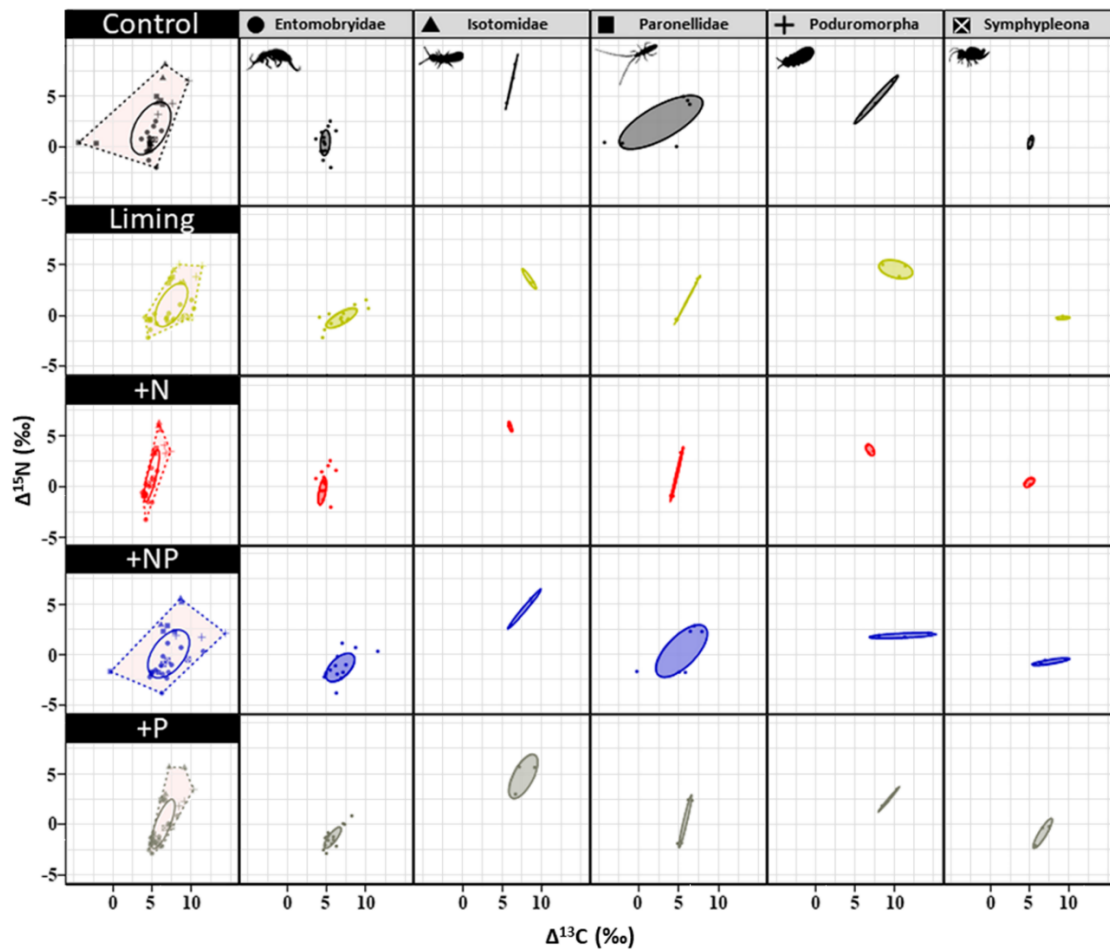


Figure 3. Niche width of springtail assemblages (litter-normalized $\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$ values) evidencing the sample size-corrected SEA (SEAC - 40% of the data) of each family and order in the isotopic niche of the control and experimental nutrient treatments. Dotted and solid lines enclose the convex hulls and SEAC, respectively. Collembola illustrations were obtained from <http://phylopic.org> (credits to Birgit Lang and Halvard).

SUPPLEMENTARY MATERIAL:

Supplementary figures

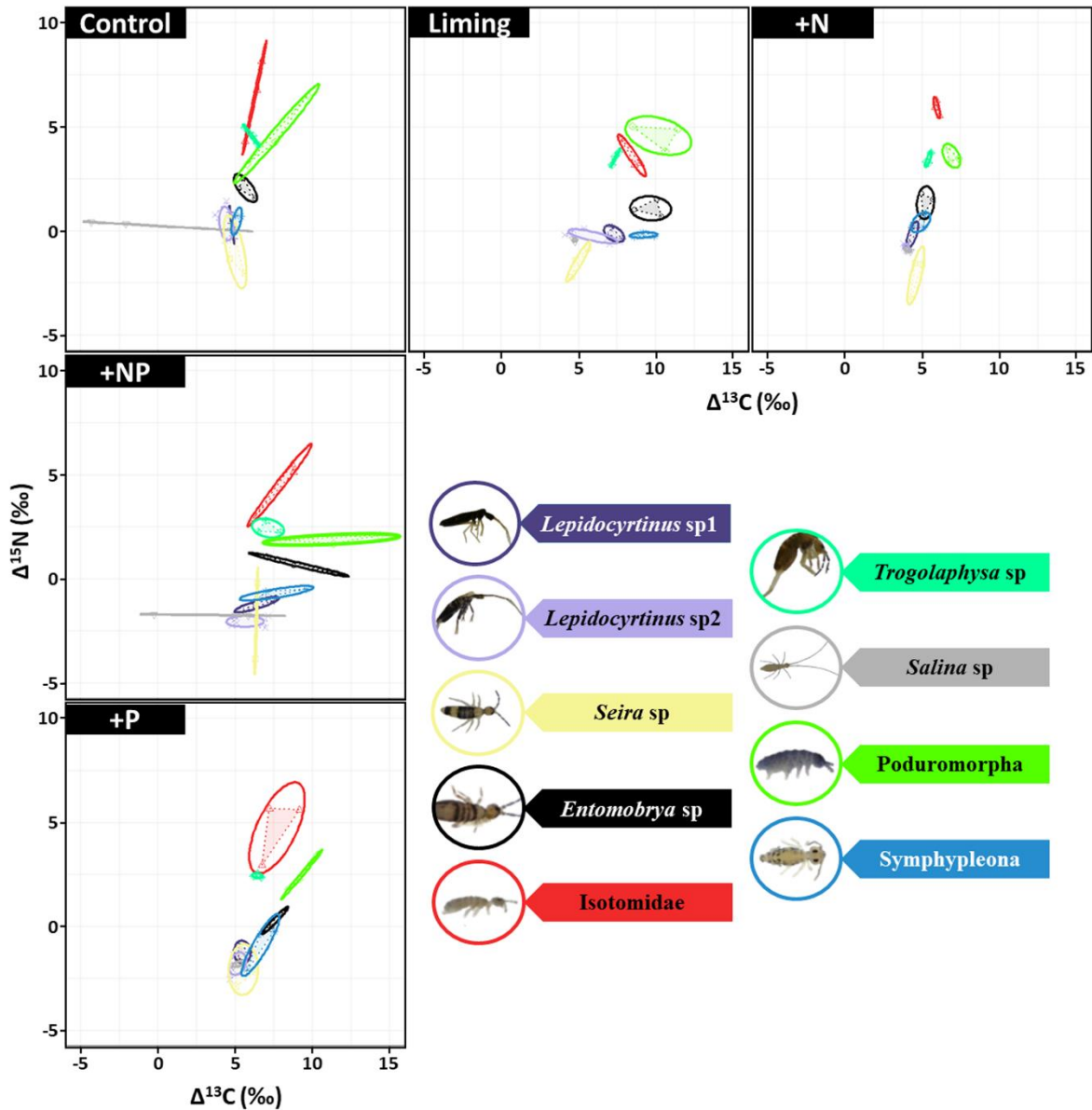


Figure S1. Litter-normalized isotope composition ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$ values) of epigeic collembolans sorted by morphospecies/family/orders. Dotted and solid lines enclose the convex hulls and the Standard Ellipse area (SEAC - 40% of the data), comparing the total and sample size-corrected niche width of collembolans in each treatment.

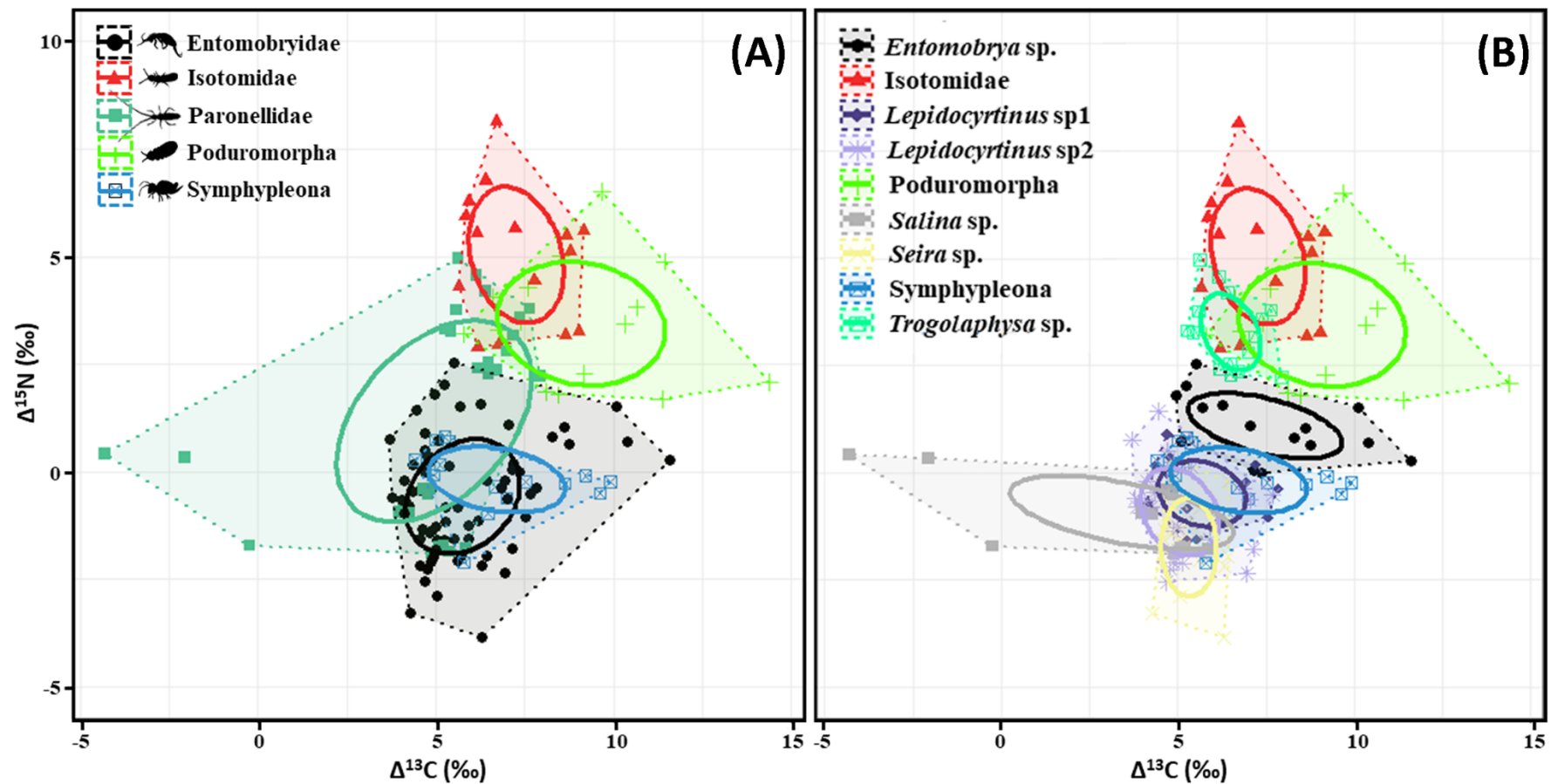


Figure S2. Litter-normalized isotope composition ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$ values) of epigeic collembolans without sorting by treatments. Dotted and solid lines enclose the convex hulls and the Standard Ellipse area (SEAC - 40% of the data), comparing the total and sample size-corrected niche width of collembolans. Control and treatment assemblages were pooled and sorted by (A) family/orders and (B) morphospecies/family/orders.

Supplementary tables

Table S1. Non-normalized $\delta^{13}\text{C}$ (‰) mean values (\pm standard deviation) of epigeic collembolans in treatments and control (n = 3).

Order/Family	Morphospecies	Control	+N	+P	+NP	Liming
Entomobryomorpha						
Entomobryidae	<i>Lepidocyrtinus</i> sp1	-24.72 (\pm 0.11)	-24.69 (\pm 0.27)	-24.43 (\pm 0.39)	-23.66 (\pm 1.02)	-21.94 (\pm 0.47)
	<i>Lepidocyrtinus</i> sp2	-25.09 (\pm 0.40)	-24.96 (\pm 0.26)	-24.74 (\pm 0.51)	-24.23 (\pm 1.07)	-23.28 (\pm 1.41)
	<i>Seira</i> sp.	-24.51 (\pm 0.52)	-24.46 (\pm 0.39)	-24.37 (\pm 0.68)	-23.68 (\pm 0.08)	-24.26 (\pm 0.55)
	<i>Entomobrya</i> sp.	-23.85 (\pm 0.53)	-23.84 (\pm 0.40)	-22.31 (\pm 0.60)	-20.94 (\pm 2.29)	-19.56 (\pm 0.94)
Paronellidae	<i>Trogolaphysa</i> sp.	-23.46 (\pm 0.39)	-23.65 (\pm 0.15)	-23.45 (\pm 0.25)	-22.94 (\pm 0.73)	-21.86 (\pm 0.23)
	<i>Salina</i> sp.	-30.06 (\pm 4.72)	-24.97 (\pm 0.15)	-24.75 (\pm 0.25)	-26.52 (\pm 3.32)	-24.50 (\pm 0.10)
Isotomidae	(<i>Paracerura</i> sp. and <i>Hemisotoma</i> sp.)	-23.26 (\pm 0.54)	-23.10 (\pm 0.16)	-22.19 (\pm 1.27)	-22.19 (\pm 1.47)	-20.78 (\pm 0.64)
Poduromorpha	(<i>Neotropiella</i> sp. and <i>Brachystomella</i> sp.)	-21.83 (\pm 1.95)	-22.16 (\pm 0.41)	-20.59 (\pm 0.94)	-18.79 (\pm 3.15)	-19.06 (\pm 1.51)
Symphyleona	(<i>Sminthurinus</i> sp., <i>Bourletiella</i> sp. and <i>Sphaeridia</i> sp.)	-24.42 (\pm 0.24)	-24.15 (\pm 0.45)	-23.26 (\pm 0.87)	-22.38 (\pm 1.69)	-20.01 (\pm 0.64)

Table S2. Non-normalized $\delta^{15}\text{N}$ (‰) mean values (\pm standard deviation) of epigeic collembolans in treatments and control (n = 3).

Order/Family	Morphospecies	Control	+N	+P	+NP	Liming
Entomobryomorpha						
Entomobryidae	<i>Lepidocyrtinus</i> sp1	-1.54 (\pm 0.64)	-0.85 (\pm 0.45)	-1.30 (\pm 0.38)	-1.20 (\pm 0.27)	-1.58 (\pm 0.28)
	<i>Lepidocyrtinus</i> sp2	-1.48 (\pm 0.73)	-1.60 (\pm 0.34)	-1.87 (\pm 0.49)	-2.30 (\pm 0.77)	-1.95 (\pm 0.52)
	<i>Seira</i> sp.	-2.84 (\pm 1.24)	-2.81 (\pm 0.99)	-2.16 (\pm 0.86)	-1.96 (\pm 1.82)	-2.93 (\pm 0.69)
	<i>Entomobrya</i> sp.	0.22 (\pm 0.47)	0.68 (\pm 0.56)	0.21 (\pm 0.46)	0.71 (\pm 0.41)	-0.37 (\pm 0.41)
Paronellidae	<i>Trogolaphysa</i> sp.	2.75 (\pm 0.38)	2.77 (\pm 0.27)	2.35 (\pm 0.09)	2.47 (\pm 0.32)	2.07 (\pm 0.32)
	<i>Salina</i> sp.	-1.57 (\pm 0.20)	-1.58 (\pm 0.09)	-1.90 (\pm 0.09)	-1.71 (\pm 0.03)	-1.88 (\pm 0.07)
Isotomidae	(<i>Paracerura</i> sp. and <i>Hemisotoma</i> sp.)	4.58 (\pm 1.94)	5.24 (\pm 0.36)	4.66 (\pm 1.55)	4.54 (\pm 1.40)	2.18 (\pm 0.71)
Poduromorpha	(<i>Neotropiella</i> sp. and <i>Brachystomella</i> sp.)	2.83 (\pm 1.69)	2.93 (\pm 0.40)	2.42 (\pm 0.85)	1.92 (\pm 0.20)	3.13 (\pm 0.66)
Symphyleona	(<i>Sminthurinus</i> sp., <i>Bourletiella</i> sp. and <i>Sphaeridia</i> sp.)	-1.37 (\pm 0.46)	-0.26 (\pm 0.34)	-0.97 (\pm 1.05)	-0.66 (\pm 0.25)	-1.65 (\pm 0.09)

**CAPÍTULO 3 – SOIL MESOFAUNA DRIVES THE LEAF DECOMPOSITION UNDER COMBINED
NITROGEN AND PHOSPHORUS ADDITIONS IN A BRAZILIAN WOODLAND SAVANNA**

Soil mesofauna drives the leaf decomposition under combined nitrogen and phosphorus additions in a Brazilian woodland savanna†

Vinicius Tirelli Pompermaier^{a*}, Alex Rosa Campani^a, Ellen Dourado^a, Luciana Della Coletta^b, Mercedes Maria da Cunha Bustamante^a, Gabriela Bielefeld Nardoto^a

^a*Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil.*

^b*Laboratório de Geocronologia e Geoquímica Isotópica, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil.*

^{*}*Corresponding author: Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, 70919-900, Brasília, DF, Brazil. Phone number: (+55) (61) 9-9962-57400, Email address: pomper.official@gmail.com*

† Manuscrito aceito com “*Major Revision*” na revista *Austral Ecology*

ABSTRACT

Nutrient enrichment and changes in the properties of dystrophic savanna soils might alter plant richness and their nutrient use efficiency, affecting litter chemistry and decomposition. The soil fauna role on litter decomposition in the face of these impacts is still unknown. We evaluate over a year the decay of leaf litter allocated in fine - and coarse mesh bags in a long-term fertilization experiment (adding nutrients from 1998 to 2006 and then returning additions in 2017) to evaluate the soil mesofauna role on leaf decomposition in the Central Brazilian savannas. Experimental plots received during these periods an annual addition of nitrogen (N), phosphorus (P), N plus P, and lime. We fit models to assess the effect of fertilization on the total, faunal, and microbial-mediated decomposition rates, evaluating whether the initial leaf quality (N, C, lignin, cellulose, and polyphenol content) explains these rates. Soil mesofauna drove the leaf decomposition acceleration in plots with combined N and P addition. Leaf decomposition rates were fastest with the mesofauna access in control and liming plots but not in plots with N and P addition separately. None of the leaf quality parameters analyzed explained the mesofauna-mediated decomposition, whereas the initial N and polyphenol contents positively explained the decomposition mediated by microorganisms. Our findings suggest that if N deposition predicted for the next decades is accompanied by P deposition, the soil mesofauna can strongly accelerate the leaf litter decomposition. Otherwise, fauna-mediated decomposition, which appears to be positive under control conditions, can be inhibited and affect the organic matter dynamics in these Neotropical savannas.

KEYWORDS: Fertilization, Litter decay, Litter quality, Soil fauna, Neotropical savanna.

1. INTRODUCTION

Leaf litterfall is a dominant pathway providing energy and nutrients for belowground processes that maintain terrestrial ecosystem productivity. Over 80% of global terrestrial plant production enters the dead organic matter pool (Cebrian, 1999), which is then processed by the decomposer community (Swift et al., 1979). Most litter decomposition and nutrient cycling are ultimately driven by catabolic activities of soil microbes. Still, soil fauna can accelerate litter decomposition through litter fragmentation and modifications of the microbial community structure and activity (Hättenschwiler et al., 2005; Seastedt, 1984). Although climate and litter quality are considered main controllers of litter decomposition at large scales, meta-analyses show that soil fauna seems to determine litter decomposition rates even at biome scale (García-Palacios et al., 2013).

Soil fauna contribution to decomposition seems to be modulated mainly by climatic factors, but the strength of this effect can also be closely linked to the initial plant litter quality (Zhang et al., 2015). How fauna influences litter decomposition, however, is unlikely to be simply determined by the litter quality factors since an inconsistency among studies outcomes still exists. The soil mesofauna, consisting of abundant microarthropods such as springtails and mites (Petersen and Luxton, 1982), can stimulate the decomposition of nutrient-rich and less lignified litter (Schädler and Brandl 2005; Fujii *et al.* 2018, 2016). Even so, they can also play a greater role in decomposing more recalcitrant litter (Milcu and Manning, 2011; Yang and Chen, 2009). Soil mesofauna is considered a significant driver of litter decomposition in tropical forests (Powers et al., 2009), but its relationship with the initial litter quality is not well understood yet. Another gap we have is to know how these factors interact to control litter decomposition in tropical savanna ecosystems, where most of the vegetation grows in dystrophic soils and has a mechanism to conserve nutrients, which results in a leaf litter production with high C:N and C:P ratios and slow decomposition rates compared to those of tropical forests (Bustamante et al., 2006; Chapin et al., 2011; Nardoto et al., 2006).

Nutrient addition is one of the key global change factors with the potential to affect several processes in terrestrial ecosystems (Matson et al., 2002; Steffen et al., 2005), which are typically limited or even co-limited by N and P (Elser et al., 2007). Anthropogenic activities, such as fossil fuel combustion, deforestation, and fertilizer consumption have prominently altered the global nitrogen (N) and phosphorus (P) cycles,

as the increasing on atmospheric N and P deposition is increasingly recognized (Galloway et al., 2008; Lamarque et al., 2005; Wang et al., 2015). While nutrient deposition can increase and affect the natural ecosystems of biodiversity hotspots such as Central Brazilian savannas (locally known as Cerrado) (Phoenix et al., 2006), the legacy that plowing, fertilization and liming can leave on the soil after abandoning agricultural uses can favor the establishment of competitive and invasive plant species, impairing the restoration of these ecosystems (Buisson et al., 2019).

Experiments in a Brazilian woodland savanna have shown that combined N and P fertilization promote plant richness decreases, invasion by exotic grass (Bustamante et al., 2012), litter chemistry changes through influencing foliar nutrient stoichiometry and resorption (Kozovits et al., 2007), and an increase in litter decomposition rates (Jacobson et al., 2011; Kozovits et al., 2007). Recent experiments show that in a pessimistic scenario of high N enrichment, the litter decomposition can also be accelerated in Brazilian savannas. However, this effect is variable over time and indicates that other factors may interfere in the process (Silva et al., 2020). Liming effects on the litter decomposition are still unknown in these ecosystems. However, studies show that liming can affect the microbial community of woodland savannas (Silva, 2012), maintained the calcium and magnesium concentrations, and a high soil pH for a long time and promote exotic grass invasion (Mello, 2019). Despite this, we still do not understand the role of soil fauna on litter decomposition in savanna ecosystems and its interaction with litter quality in the face of soil nutrient and pH changes.

Here, we report the results of a one-year field experiment of litter decomposition in a long-term nutrient addition experiment. We evaluate the effects of inorganic nutrient addition (N, P, and N plus P) and liming on leaf decomposition rates when the soil mesofauna is included or excluded from the process. We also analyzed whether initial leaf quality parameters explain the decomposition rates when microorganisms and fauna act together or separately. Despite being local, our study brings new understandings about the factors that may interact to modify the litter decomposition patterns in Brazilian savannas if we reach the predictions of increased nutrient deposition for the coming decades.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Study site

The study was carried out in the Ecological Reserve of the Brazilian Institute for Geography and Statistics (15°55'34,09" S, 47°52'20,98"W), Brasília, Federal District, at an altitude of 1,100 m. The study site represents the most common physiognomy found in the Cerrado biome, known as cerrado *stricto sensu*, a woodland savanna type characterized by a continuous grass layer and a tree and shrub layer with 20% to 60% canopy cover. Soil is described as Latossolo Vermelho (Brazilian Soil Taxonomy – Santos et al., 2018), which corresponds to Oxisols (US Soil Taxonomy). It is acidic, with high aluminum levels, low cation exchange capacity, and 0.6%–2.4% organic matter content. The climate is Aw by the Köppen classification with two distinct seasons: hotter and rainy (October–April) and colder and drier (May–September). Annual precipitation during the 1-y study period was 1722 mm. Mean air temperature ranged from 19.1 °C in July to 24.5 in October (**Fig. S1**).

2.2. Fertilization treatments

The experimental design consisted of four fertilization treatments, and an unfertilized control replicated four times in 20 (15 × 15 m, 225 m²) plots at least 10 m apart of each other. Treatments were randomly assigned to plots. The present study was conducted on three replicate plots of each treatment and control (15 plots). The treatments were +N (100 kg of N ha⁻¹ year⁻¹ as (NH₄)₂SO₄), +P (100 kg of P ha⁻¹ year⁻¹ as Ca(H₂PO₄)₂ + CaSO₄·2H₂O), +NP (simultaneous addition of ammonium sulfate plus 20% superphosphate), and liming (4,000 kg·ha⁻¹ of 60% dolomitic limestone and 40% CaSO₄·2H₂O). An additional area of 1 m width surrounding the 15 × 15 m plots was also fertilized.

The nutrient addition occurred twice a year, between 1998 and 2006, at the beginning and the end of the rainy season. Fertilization was interrupted in 2006 and resumed in November 2017 (start of the rainy season) and April 2018 (end of the rainy season), with the application of half of the fertilizer content in each season. In April 2018, liming was not applied due to its residual effect on soil properties (Mello, 2019). At the beginning of the experiment in 1998, the plots did not differ significantly in terms of soil nutrient concentrations (Kozovits et al., 2007) and had similar vegetation structure. Analysis of vegetation in 2009 and 2015 (period without fertilization) showed a decrease

in the shrub-herbaceous richness in +NP plots and a cover increase of the exotic grass *Melinis minutiflora* P. Beauv. in +P, +NP, and liming treatments (Mello, 2019). Soil analyzes in 2018 had few changes compared to analyzes in 2017 (before restarted the nutrient additions). A greater amount of Al^{3+} in relation to control was observed in +N and +NP treatments, and a higher organic matter content was observed in +N treatment. **(Table S1).**

2.3. *Decomposition experiment*

Senescent litter was manually collected from the 15 plots in October 2018 (i.e., six months after the last nutrient additions), when its peak production occurs (Kozovits et al., 2007). We select only the intact leaf fraction of the litter. We composed a leaf mix of each treatment and control and air-dried them for a week. Subsamples were reserved for chemical analysis and for making litter bags. The method to test the soil mesofauna effect on leaf decomposition was carried out by excluding and allowing the fauna access on 0.1 mm and 2 mm mesh litter bags, respectively. From now on, the litterbags will be called fine-mesh bags (0.1 mm) and coarse-mesh bags (2 mm). Overall, 180 fine-mesh bags and 180 coarse-mesh bags were filled with 5 g of air-dried leaf mix.

In November 2018 (beginning of the rainy season), 24 litter bags (12 fine mesh and 12 coarse mesh bags) were randomly distributed (in contact with the soil surface) in each plot (15 plots x 24 litter bags = 360 litter bags). The litter bags contained a leaf mix of their respective origin plot. The litter bags were removed monthly until November 2019 (12 months), covering the rainy and dry seasons. Every month, two litter bags (one of each mesh size) were randomly collected in each plot. The leaf mix was oven-dried at 60° C for 72h, cleaned with a brush to remove debris that might stick to the leaves, and weighed.

2.4. *Leaf mix quality*

The initial leaf mix quality was assessed using a suite of chemical measures. These included the initial nitrogen (Total N), carbon (Total C), lignin, cellulose, and total polyphenol contents. First, the leaf mix samples of each plot were grounded into a fine powder. Carbon and nitrogen contents were determined by combustion an Elemental Analyzer (Carlo Erba, CHN-1100). Lignin and cellulose were determined gravimetrically using the acid detergent fiber procedure described in Gessner (2005). Total phenolics were detection with a spectrophotometer following extraction with 70% acetone

(Bärlocher and Graça, 2005). Initial leaf chemistry and their statistical differences between treatments and control are shown in **Table 1**.

2.5. Data analysis

The percentage of dry mass remaining was calculated for each litter bag and used to represent the changes in mass loss over time. Annual decomposition rate constants (k) were estimated using a simple negative exponential model: $X/X_0 = e^{-kt}$, whereas X is the remaining dry mass at time t and X_0 is the initial dry mass at $t = 0$ (Olson, 1963). Only decomposition rates from the last month (November 2019) were used for further statistical analyses. The k value was used to calculate the time required for 50% decomposition or the half-life of leaf litter ($t_{1/2}$), calculated as $0.693/k$. The contribution of soil fauna to the leaf litter breakdown (k_f) was estimated by adjusting Seastedt (1984) calculations (Irmler, 2000): $k_f = k_{tot} - k_m$, whereas k_{tot} means the decomposition rates from coarse-meshed bags (including fauna and microorganisms) and k_m represents the decomposition rates from the fine-meshed bags (microorganisms only).

All analyses were conducted using the statistical software R (version 3.6.0 R Development Core Team 2019). A two-way ANOVA was carried out to test the effects of treatment (five levels: control; +N; +P; +NP and Liming) and mesh size (two levels: Fine and Coarse mesh bags), and its interaction on leaf decomposition rates. Pairwise comparison of decomposition rate means between treatments, mesh sizes, and interactions were conducted by Tukey's Honest Significant Difference (HSD).

Generalized linear models (GLMs) were fitted with Gaussian family and identity link to test the treatment effects on k_{tot} (decomposition performed by microorganisms and fauna), k_f (only by fauna), and k_m (only by microorganisms). The effect of treatments for leaf mass loss over time in coarse and fine mesh bags was also analyzed with GLMs (with Gaussian family and identity link), comparing the means of leaf mass loss between treatments and control for each month.

We evaluated whether the leaves' initial quality parameters explain k_{tot} , k_f , and k_m by a selection of GLM models based on Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AICc). To avoid collinearity, we examine the shared variances of the quality parameters listed in table 1 using the *vif* function in the package *usdm* (Naimi, 2015). Variables that presented a VIF > 3 (Zuur et al., 2010) were eliminated from the set of variables for the subsequent analysis, which resulted in a final set of 5 variables (Total N,

Total C, Lignin, Cellulose, and Polyphenol content). The most relevant predictors among all possible combinations in GLMs explaining variation in response variables and the R^2 of each model were identified and calculated using the function *dredge* in the package *MuMIn* (Bartoń, 2018). A summary of the most parsimonious models based on model-averaged coefficients ($\Delta AICc < 2$) was computed using the R function *model.avg* in the package *MuMIn*.

3. RESULTS

After one year of the experiment, our analyses reveal that the leaf decomposition rate in the woodland savanna was significantly affected by the nutrient addition treatment, mesh size, and the interaction between these factors (**Table 2**). The leaf decomposition rate in the +NP treatment was significantly higher ($p < 0.05$) both in comparison to control and the other treatments (+N, +P, and liming) (**Table S2**). All comparisons between treatments and mesh sizes are shown in **Table S2**.

The leaf decomposition rate was accelerated when soil mesofauna access (k_{tot}) was allowed in coarse mesh bags in the control and liming plots. Still, the leaf decomposition rate was significantly higher only in the +NP treatment (**Table 3a**), where the mean half-life of the leaves ($t_{1/2}$) fell by more than half (**Fig. 1**). Our GLM model detected that soil mesofauna was the determining factor for the significant leaf decomposition rate increase in the +NP treatment (**Table 3b**). However, in the +N treatment, although it does not significantly affect the decomposition rate (**Table 3c; Fig. 1**), a significant leaf mass loss in initial months was observed in fine mesh bags (**Fig. 2**). Over time it was also possible to verify a significant leaf mass loss influenced by the microbial activity on the +NP plots. Still, this mass loss only becomes more expressive in association with the mesofauna in the coarse mesh bags at the end of the experiment (**Fig. 2**). The P addition delayed leaf decomposition rates in both mesh bags. The leaves of liming plots, although it presented a decomposition rate similar to control for both mesh bags, had their mass loss delayed by a few months in the coarse mesh bags (**Fig. 2**).

The most parsimonious generalized linear models (GLMs) showed that most leaf quality predictors did not explain the k_{tot} and k_f (**Table 4a and b**). The total N and polyphenol content of the initial leaf mix significantly explain the k_m (**Table 4c**) although not strongly.

4. DISCUSSION

We confirmed that combined N and P addition on soil accelerates leaf decomposition in a woodland savanna with the resumption of the nutrient additions in the experimental area after over ten years. In line with studies that also observed this effect 20 (Kozovits et al., 2007) and 12 years ago (Jacobson et al., 2011) in the same experimental area, it is reasonable to assume that this decomposition acceleration was triggered by decreases in the litter C/N ratio. This ratio is considered one of the main factors governing the decomposition process (Bradford et al., 2016), especially in the initial stages (Djukic et al., 2018). The novelty brought by the present study was to address the role of soil mesofauna driving this increase in leaf decomposition in plots with the N plus P addition. Although the mesofauna-mediated decomposition has been stimulated by this increase in leaf quality in N plus P plots, their performance in general (considering all treatments and control) was not explained by any quality parameter analyzed in our models. On the other hand, the role of microorganisms on leaf decomposition was at least weakly explained by the leaf mix initial N content.

Our results align with the conclusions of Kozovits *et al.* (2007) and also with studies in tropical forests that showed a litter decomposition rate increase just when N and P were added in combination, but not alone (Barantal et al., 2012; Chen et al., 2013). Recent findings have shown that litter decomposition may increase with the addition of high N levels in Brazilian savanna vegetation, although these results are from a monospecific litter, and this effect has not been maintained over time (Silva et al., 2020). As observed by Barantal *et al.* (2012), the N plus P effect in our study was dependent on faunal access to the decomposing litter. Here, we also find that soil mesofauna drives the leaf decomposition acceleration in +NP plots. A study in an Amazonian rainforest suggested that soil fauna might be more limited by N and P than microorganisms (Barantal et al., 2014). However, the combined addition of N and P might stimulate litter microbial respiration, which would explain the leaf decomposition increase by intensifying detritivores foraging on litter highly colonized by microorganisms (Fanin et al., 2012). Under natural conditions, mesofauna activity is considered a major driver of the decomposition process in tropical forests (Powers et al., 2009), but this was not well-established for savanna ecosystems. Although not significant, we observed a positive effect on the leaf decomposition rate when the mesofauna could access control plot litter bags. However, this effect might be underestimated when considering the soil fauna as a

whole, as we exclude macrofaunal groups, such as termites, which can have a significant influence on litter decomposition in savanna ecosystems (Peña-Peña and Irmeler, 2016).

Soil fauna consistently promotes litter decomposition globally (García-Palacios et al., 2013; Zhang et al., 2015), through and within biomes, and this effect is independent of litter quality (García-Palacios et al., 2013). However, Zhang *et al.* (2015) indicate in a global review that soil fauna's positive effect on litter decomposition is closely related to initial litter quality, although the low data availability still compromises this conclusion. Under the influence of soil nutrient additions, none of the initial leaf quality factors analyzed in our experiment explained significantly or strongly the variation in the total (including microorganisms and mesofauna) and mesofauna-mediated decomposition rates. It is still unclear what role litter quality plays in mesofauna-mediated decomposition, as it can stimulate the decomposition of nutrient-rich (Fujii et al., 2018, 2016a; Schädler and Brandl, 2005) as well as recalcitrant litter (Milcu and Manning, 2011; Yang and Chen, 2009). Perhaps the random mix of leaves with high and low chemical quality has balanced the average concentration of quality factors, reducing the variation needed to be detected by our models. Studies indicate that it is the greater stoichiometric heterogeneity of the leaf mixture that increases fauna access to a balanced availability of C, N, and P and leads to higher resource use, accelerating the litter mass loss (Barantal et al., 2014; Vos et al., 2013). Recently, a meta-analysis indicated that this mixture effect occurs mainly when soil mesofauna has access to litter decomposition in forest ecosystems (Kou et al., 2020). Whether these relative mixture effects are behind the leaf decomposition rate increase in +NP plots still needs to be investigated. On the other hand, Barantal *et al.* (2014) show that positive mixture effects on decomposition may decrease with N fertilization, which could explain the lower total decomposition rates on +N plots of our study.

However, we cannot disregard the litter chemical complexity and the effect that other compounds, which we have not analyzed here, may have in explaining mesofauna-mediated decomposition. In a French Guiana rainforest, Coq *et al.* (2010) showed that soil fauna's positive effects on leaf decomposition were more substantial in species with low tannin content and a higher concentration of hemicellulose. *Blepharocalyx salicifolius* (HBK) Berg, one of the most dominant tree species in our experimental area, showed an increase in the foliar tannin concentrations in +NP plots (Jacobson and Bustamante 2019). This aspect would lead us to conclude that perhaps it was not this

species that drove the mesofauna-mediated decomposition. However, another study shows that several classes of secondary metabolites of *B. salicifolius* differed between nutrient addition treatments and control in the same experimental area (Costa, 2019), which makes investigating the relationship between leaf chemistry and fauna decomposing activity even more challenging. The influence that secondary plant metabolites have on soil decomposers activity is increasingly recognized. Some metabolites can interfere with microbial activity, but also inhibit colonization and influence the foraging and fitness of soil arthropods (Chomel et al., 2016). Studies analyzing more leaf chemical factors or that manipulate leaf mixtures with different qualities in litter bags will still be necessary to explain the mesofauna-mediated decomposition in woodland savannas.

In contrast to mesofauna-mediated decomposition rates, the initial leaf N content explained the decomposition mediated by microorganisms positively and significantly. However, this relationship was not reflected in a significant leaf decomposition increase in plots with N addition. Studies in temperate ecosystems have also found positive correlations between litter N concentrations and decomposition while finding no effect of added N (Hobbie, 2005; Prescott, 1995). Besides, the initial leaf N content can correlate with mass loss because much of the leaf N is soluble and lost by leaching in the early stages of decomposition (Pastor et al., 1987), explaining the significant leaf mass loss in the first months of our experiment in +N treatment. Meta-analyses indicate that N addition had no statistically significant effect on litter decay when averaged across all studies (Zhang et al., 2018). However, litter decomposition can be inhibited by N additions when fertilization rates reach 2–20 times the anthropogenic N deposition level or litter quality is low. Still, it can be stimulated at high fertilization rates (>20 times the ambient N deposition level), although this also occurs in field sites exposed to low ambient N deposition and with high-quality litters (Knorr et al., 2005). Recent finds show that in a pessimistic scenario of high N enrichment, the litter decomposition can be accelerated in Brazilian savannas. However, this effect is variable over time and indicates that other factors may interfere in the process (Silva et al., 2020). In our experiment, which has a long history of fertilization, resuming N additions appears to have inhibited the mesofauna-mediated decomposition. Studies reveal that elevated N inputs can result in a reduction feeding activity of soil detritivores (Jia et al., 2019) and even simplify the soil food webs (Eisenhauer et al., 2012).

In turn, the P addition, inhibited the decomposition in general, while the leaf decomposition rates in the liming plots remained like control. Studies in P-limited forests suggest that the negative response of litter mass loss to P addition may be related to the suppression of microbial P mining. Instead of spending energy on P acquisition at high C cost, decomposers with high P-requirement would prefer to use the exogenous supply of P directly (Chen et al., 2013; Zheng et al., 2017). This explanation is compromised in our study because Jacobson *et al.* (2011) observed a positive effect of P addition on litter decomposition in a previous study carried out in the same experimental area, being further investigations needed to clarify this aspect. We also know little about the effects of liming on leaf decomposition since none of the earlier studies in the same experimental area or other savanna sites have evaluated this aspect. In temperate ecosystems, the litter-decay rate's response to liming is variable among systems, sensitive to liming dose, and may be influenced by the ambient fauna (McCay et al., 2013). In our study, liming seems to have delayed the leaf mass loss overtime when the mesofauna had access to the process. The similarity between leaf decomposition rates in control and liming plots, however, indicates that mesofauna decomposers activity can resist the legacy of soil properties changes (e.g., pH increase) left by agricultural activities.

5. CONCLUSIONS

Our study showed that soil mesofauna drives the increase of leaf decomposition in a woodland savanna when N and P are combined, but its action is inhibited when these nutrients are added separately. These results indicate that if N deposition increases in woodland savannas, the mesofauna-mediated decomposition can be compromised. If accompanied by P deposition, it can accelerate the process and change the litter decomposition pattern of these ecosystems. The increase in decomposition rates when soil mesofauna access the leaf litter in control and liming plots indicate its importance to the process in woodland savannas and its possible resilience to soil properties changes such as pH increases. However, it is not yet clear whether the leaf quality factors explain the mesofauna-mediated organic matter decay, and further studies are needed to elucidate these mechanisms.

REFERENCES

- Barantal, S., Schimann, H., Fromin, N., Hättenschwiler, S., 2014. C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity effects on decomposition. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1682>
- Barantal, S., Schimann, H., Fromin, N., Hättenschwiler, S., 2012. Nutrient and Carbon Limitation on Decomposition in an Amazonian Moist Forest. *Ecosystems* 15, 1039–1052. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9564-9>
- Bärlocher, F., Graça, M.A.S., 2005. Total Phenolics, in: Graça, M.A.S., Bärlocher, F., Gessner, M.O. (Eds.), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, The Netherlands, pp. 97–100.
- Bartoń, K., 2018. Package “MuMIn” Title Multi-Model Inference. R Softw. Packag. version 1.
- Bradford, M.A., Berg, B., Maynard, D.S., Wieder, W.R., Wood, S.A., 2016. Understanding the dominant controls on litter decomposition. *J. Ecol.* 104, 229–238. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12507>
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F.A.O., Durigan, G., Overbeck, G.E., Fidelis, A., Fernandes, G.W., Bond, W.J., Hermann, J.M., Mahy, G., Alvarado, S.T., Zaloumis, N.P., Veldman, J.W., 2019. Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biol. Rev.* 94, 590–609. <https://doi.org/10.1111/brv.12470>
- Bustamante, M.M.C., de Brito, D.Q., Kozovits, A.R., Luedemann, G., de Mello, T.R.B., Siqueira-Pinto, A., Munhoz, C.B.R., Takahashi, F.S.C., 2012. Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). *Plant Ecol.* 213, 795–808. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0042-4>
- Bustamante, M.M.C., Medina, E., Asner, G.P., Nardoto, G.B., Garcia-Montiel, D.C., 2006. Nitrogen cycling in tropical and temperate savannas. *Biogeochemistry* 79, 209–237. <https://doi.org/10.1007/s10533-006-9006-x>
- Cebrian, J., 1999. Patterns in the Fate of Production in Plant Communities. *Am. Nat.* 154, 449–468. <https://doi.org/10.1086/303244>
- Chapin, F.S., Matson, P.A., Vitousek, P.M., 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York.
- Chen, H., Dong, S., Liu, L., Ma, C., Zhang, T., Zhu, X., Mo, J., 2013. Effects of experimental nitrogen and phosphorus addition on litter decomposition in an old-growth tropical forest. *PLoS One* 8, 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084101>
- Chomel, M., Guittonny-Larchevêque, M., Fernandez, C., Gallet, C., DesRochers, A., Paré, D., Jackson, B.G., Baldy, V., 2016. Plant secondary metabolites: a key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling. *J. Ecol.* 104, 1527–1541. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12644>

- Coq, S., Souquet, J.M., Meudec, E., Cheynier, V., Hättenschwiler, S., 2010. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rain forest of French Guiana. *Ecology* 91, 2080–2091. <https://doi.org/10.1890/09-1076.1>
- Costa, A.M., 2019. Efeito da adição de nutrientes em longo prazo nas interações acima e abaixo do solo de espécies lenhosas do Cerrado. University of Brasilia (Master thesis).
- Djukic, I., Kepfer-Rojas, S., Schmidt, I.K., Larsen, K.S., Beier, C., Berg, B., Verheyen, K., 2018. Early stage litter decomposition across biomes. *Sci. Total Environ.* 628–629, 1369–1394. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.012>
- Eisenhauer, N., Cesarz, S., Koller, R., Worm, K., Reich, P.B., 2012. Global change belowground: impacts of elevated CO₂, nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity. *Glob. Chang. Biol.* 18, 435–447. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02555.x>
- Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai, J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 10, 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
- Fanin, N., Barantal, S., Fromin, N., Schimann, H., Schevin, P., Hättenschwiler, S., 2012. Distinct Microbial Limitations in Litter and Underlying Soil Revealed by Carbon and Nutrient Fertilization in a Tropical Rainforest. *PLoS One* 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049990>
- Fujii, S., Cornelissen, J.H.C., Berg, M.P., Mori, A.S., 2018. Tree leaf and root traits mediate soil faunal contribution to litter decomposition across an elevational gradient. *Funct. Ecol.* 32, 840–852. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13027>
- Fujii, S., Makita, N., Mori, A.S., Takeda, H., 2016. Plant species control and soil faunal involvement in the processes of above- and below-ground litter decomposition. *Oikos* 125, 883–892. <https://doi.org/10.1111/oik.02457>
- Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erisman, J.W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J.R., Martinelli, L.A., Seitzinger, S.P., Sutton, M.A., 2008. Transformation of the Nitrogen Cycle : Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science* (80-.). 320, 889–892. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>
- García-Palacios, P., Maestre, F.T., Kattge, J., Wall, D.H., 2013. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecol. Lett.* 16, 1045–53. <https://doi.org/10.1111/ele.12137>
- Gessner, M.O., 2005. Proximate Lignin and Cellulose, in: Graça, M.A.S., Bärlocher, F., Gessner, M.O. (Eds.), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, The Netherlands, pp. 115–120.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., Scheu, S., 2005. Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36, 191–218. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932>

- Hobbie, S.E., 2005. Contrasting effects of substrate and fertilizer nitrogen on the early stages of litter decomposition. *Ecosystems* 8, 644–656.
<https://doi.org/10.1007/s10021-003-0110-7>
- Irmler, U., 2000. Changes in the fauna and its contribution to mass loss and N release during leaf litter decomposition in two deciduous forests. *Pedobiologia (Jena)*. 44, 105–118. [https://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70032-3](https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70032-3)
- Jacobson, T.K.B., Bustamante, M.M.D.C., Kozovits, A.R., 2011. Diversity of shrub tree layer, leaf litter decomposition and N release in a Brazilian Cerrado under N, P and N plus P additions. *Environ. Pollut.* 159, 2236–2242.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.10.019>
- Jia, Y., Gu, D., Wu, C., Yang, W., Du, X., Wen, T., Lv, Y., Kong, X., Tian, X., 2019. Nitrogen deposition slows down the litter decomposition induced by soil macrofauna in the soil of subtropical forests in China. *Ecol. Res.* 34, 360–369.
<https://doi.org/10.1111/1440-1703.1277>
- Knorr, M., Frey, S., Curtis, P., 2005. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Ecology* 86, 3252–3257.
- Kou, L., Jiang, L., Hättenschwiler, S., Zhang, M., Niu, S., Fu, X., Dai, X., Yan, H., Li, S., Wang, H., 2020. Diversity-decomposition relationships in forests worldwide. *Elife* 9, 1–51. <https://doi.org/10.7554/eLife.55813>
- Kozovits, A.R., Bustamante, M.M. da C., Garofalo, C.R., Bucci, S., Franco, a. C., Goldstein, G., Meinzer, F.C., 2007. Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Funct. Ecol.* 21, 1034–1043. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01325.x>
- Lamarque, J.F., Kiehl, J.T., Brasseur, G.P., Butler, T., Cameron-Smith, P., Collins, W.D., Collins, W.J., Granier, C., Hauglustaine, D., Hess, P.G., Holland, E.A., Horowitz, L., Lawrence, M.G., McKenna, D., Merilees, P., Prather, M.J., Rasch, P.J., Rotman, D., Shindell, D., Thornton, P., 2005. Assessing future nitrogen deposition and carbon cycle feedback using a multimodel approach: Analysis of nitrogen deposition. *J. Geophys. Res. D Atmos.* 110, 1–21.
<https://doi.org/10.1029/2005JD005825>
- Matson, P., Lohse, K.A., Hall, S.J., 2002. The globalization of nitrogen deposition: Consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio* 31, 113–119.
<https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.2.113>
- McCay, T.S., Cardelús, C.L., Neatrou, M.A., 2013. Rate of litter decay and litter macroinvertebrates in limed and unlimed forests of the Adirondack Mountains, USA. *For. Ecol. Manage.* 304, 254–260.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.010>
- Mello, T.R.B., 2019. Efeitos a médio e longo prazo da adição de nutrientes em áreas de cerrado típico sobre a vegetação herbáceo-arbustiva e interações acima e abaixo do solo. University of Brasilia (PhD dissertation).
- Milcu, A., Manning, P., 2011. All size classes of soil fauna and litter quality control the acceleration of litter decay in its home environment. *Oikos* 120, 1366–1370.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19418.x>

- Naimi, B., 2015. Uncertainty Analysis for Species Distribution Models. R Softw. Packag. version 1.
- Nardoto, G.B., Bustamante, M.M. da C., Pinto, A.S., Klink, C.A., 2006. Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *J. Trop. Ecol.* 22. <https://doi.org/10.1017/S0266467405002865>
- Olson, J.S., 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44, 322–331.
- Pastor, J., Stillwell, M.A., Tilman, D., 1987. Little bluestem litter dynamics in Minnesota old fields. *Oecologia* 72, 327–330. <https://doi.org/10.1007/BF00377559>
- Peña-Peña, K., Irmeler, U., 2016. Moisture seasonality, soil fauna, litter quality and land use as drivers of decomposition in Cerrado soils in SE-Mato Grosso, Brazil. *Appl. Soil Ecol.* 107, 124–133. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.05.007>
- Petersen, H., Luxton, M., 1982. A Comparative Analysis of Soil Fauna Populations and Their Role in Decomposition Processes. *Oikos* 39, 288. <https://doi.org/10.2307/3544689>
- Phoenix, G.K., Hicks, W.K., Cinderby, S., Kuylenstierna, J.C.I., Stock, W.D., Dentener, F.J., Giller, K.E., Austin, A.T., Lefroy, R.D.B., Gimeno, B.S., Ashmore, M.R., Ineson, P., 2006. Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: The need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Glob. Chang. Biol.* 12, 470–476. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01104.x>
- Powers, J.S., Montgomery, R. a., Adair, E.C., Brearley, F.Q., DeWalt, S.J., Castanho, C.T., Chave, J., Deinert, E., Ganzhorn, J.U., Gilbert, M.E., González-Iturbe, J.A., Bunyavejchewin, S., Grau, H.R., Harms, K.E., Hiremath, A., Iriarte-Vivar, S., Manzane, E., de Oliveira, A. a., Poorter, L., Ramanamanjato, J.-B., Salk, C., Varela, A., Weiblen, G.D., Lerdau, M.T., 2009. Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *J. Ecol.* 97, 801–811. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01515.x>
- Prescott, C.E., 1995. Does nitrogen availability control rates of litter decomposition in forests? *Plant Soil* 168–169, 83–88. <https://doi.org/10.1007/BF00029316>
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing.
- Schädler, M., Brandl, R., 2005. Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures? *Soil Biol. Biochem.* 37, 329–337. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.07.042>
- Seastedt, T., 1984. The Role of Microarthropods in Decomposition and Mineralization Processes. *Annu. Rev. Entomol.* 29, 25–46. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.29.1.25>
- Silva, L.V.B., Vasconcelos, H.L., Mack, M.C., Ferreira, A. de S., Bruna, E.M., 2020. Effects of experimental nitrogen enrichment on soil properties and litter decomposition in a Neotropical savanna. *Austral Ecol.* 1–10. <https://doi.org/10.1111/aec.12936>

- Silva, M.R.S., 2012. Diversidade de comunidades bacterianas de solo de Cerrado em resposta a diferentes alterações dos ecossistemas. University of Brasilia (PhD dissertation).
- Steffen, W., Sanderson, R.A., Tyson, P., Jäger, J., Matson, P.A., Moore III, B., Oldfield, F., Richardson, K., Schellnhuber, H.J., Turner, B.L., Wasson, R.J., 2005. *Global Change and the Earth System*. Springer-Verlag, New York, NY.
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell, Oxford.
- Vos, V.C.A., van Ruijven, J., Berg, M.P., Peeters, E.T.H.M., Berendse, F., 2013. Leaf litter quality drives litter mixing effects through complementary resource use among detritivores. *Oecologia* 173, 269–280. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2588-1>
- Wang, R., Balkanski, Y., Boucher, O., Ciais, P., Peñuelas, J., Tao, S., 2015. Significant contribution of combustion-related emissions to the atmospheric phosphorus budget. *Nat. Geosci.* 8, 48–54. <https://doi.org/10.1038/ngeo2324>
- Yang, X., Chen, J., 2009. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. *Soil Biol. Biochem.* 41, 910–918. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.12.028>
- Zhang, T., Luo, Y., Chen, H.Y.H., Ruan, H., 2018. Responses of litter decomposition and nutrient release to N addition: A meta-analysis of terrestrial ecosystems. *Appl. Soil Ecol.* 128, 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.04.004>
- Zhang, W., Yuan, S., Hu, N., Lou, Y., Wang, S., 2015. Predicting soil fauna effect on plant litter decomposition by using boosted regression trees. *Soil Biol. Biochem.* 82, 81–86. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.12.016>
- Zheng, Z., Mamuti, M., Liu, H., Shu, Y., Hu, S., Wang, X., Li, B., Lin, L., Li, X., 2017. Effects of nutrient additions on litter decomposition regulated by phosphorus-induced changes in litter chemistry in a subtropical forest, China. *For. Ecol. Manage.* 400, 123–128. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.002>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S., 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.* 1, 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>

TABLES

Table 1. Initial leaf mix chemistry of the control and treatment plots used in the decomposition experiment.

	Control	+N	+P	+NP	Liming
Chemical content					
<i>Total N (%)</i>	1.02 ± 0.03	1.27 ± 0.08*	1.00 ± 0.09	1.22 ± 0.10*	1.05 ± 0.15
<i>Total C (%)</i>	48.01 ± 1.01	47.39 ± 0.39	47.29 ± 0.86	47.80 ± 0.62	45.73 ± 1.54*
<i>Lignin (%)</i>	29.07 ± 1.85	27.26 ± 2.62	29.20 ± 0.95	29.57 ± 1.99	29.49 ± 1.07
<i>Cellulose (%)</i>	41.35 ± 4.47	42.75 ± 2.61	39.24 ± 2.98	39.66 ± 4.26	37.58 ± 2.00
<i>Polyphenols (%)</i>	4.50 ± 1.31	5.18 ± 1.75	6.86 ± 5.04	5.16 ± 3.16	5.03 ± 2.02
Ratios					
<i>C/N</i>	46.99 ± 2.54	37.52 ± 2.65*	47.51 ± 3.45	39.41 ± 2.89	44.22 ± 7.90
<i>Lignin/N</i>	28.40 ± 0.92	21.65 ± 3.40*	26.50 ± 3.20	24.47 ± 3.61	28.47 ± 4.88
<i>Lignin/Cellulose</i>	0.71 ± 0.11	0.64 ± 0.10	0.75 ± 0.07	0.75 ± 0.12	0.79 ± 0.04

Values are means ± SD (n = 3). The difference of means between control and treatments was determined by a generalized linear model (GLM), with Gaussian family and identity link. *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001.

Table 2. ANOVA results testing the effect of nutrient addition treatments (+N, +P, +NP, and liming), mesh size (coarse vs. fine), and its interaction on decomposition rates in a woodland savanna.

Factors	Decomposition rate				
	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F-value</i>	<i>P</i>
Treatments (T)	4	0.2731	25	6.0800	<0.01
Mesh size (Ms)	1	0.1044	24	9.2992	<0.01
T x Ms	4	0.1673	20	3.7256	<0.05
Residuals	20	0.2246			

SS: Sum of squares; MS: Mean of squares.

Table 3. Statistical output of the GLM models used to test the effect of nutrient addition treatments (+N, +P, +NP and liming) on (a) K_{tot} (effect of microorganism and mesofauna on leaf decomposition rate), (b) k_f (only mesofauna) and (c) k_m (only microorganisms).

	Estimate	SE	t-value	P
(a) k_{tot}				
<i>Intercept</i>	0.35000	0.07822	4.475	0.0012**
+N	-0.09667	0.11061	-0.874	0.4027
+P	-0.11000	0.11061	-0.994	0.3434
+NP	0.34333	0.11061	3.104	0.0112*
<i>Liming</i>	0.01000	0.11061	0.090	0.9297
(b) k_f				
<i>Intercept</i>	0.11333	0.07183	1.578	0.1457
+N	-0.17667	0.10159	-1.739	0.1127
+P	-0.10333	0.10159	-1.017	0.3330
+NP	0.26000	0.10159	2.559	0.0284*
<i>Liming</i>	0.04667	0.10159	0.459	0.6558
(c) k_m				
<i>Intercept</i>	0.24000	0.03700	6.487	0.0007***
+N	0.07667	0.05232	1.465	0.1740
+P	-0.01000	0.05232	-0.191	0.8520
+NP	0.08000	0.05232	1.529	0.1570
+ <i>Liming</i>	-0.04000	0.05232	-0.764	0.4620

SE: standard error. The generalized linear models were fitted with the Gaussian family and identity link.

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Table 4. Statistics and leaf quality predictors of the most parsimonious generalized linear models (GLMs) based on the dredge function analyses ($\Delta\text{AICc} < 2$) that explained the (a) K_{tot} (effect of microorganism and mesofauna on leaf decomposition rate), (b) k_f (only mesofauna) and (c) k_m (only microorganisms). GLM models were fitted with the Gaussian family and identity link.

Decomposition rates	Leaf quality predictors						Model criteria			
	<i>Intercept</i>	<i>Total N</i>	<i>Total C</i>	<i>Lignin</i>	<i>Cellulose</i>	<i>Total Polyphenol</i>	AICc	ΔAICc	Model weight	R ²
(a) k_{tot}	0.3793						-1.0	0.00	0.321	0.00
	-0.6444			0.0354			0.7	1.73	0.135	0.09
(b) k_f	0.1187						-3.8	0.00	0.311	0.00
	0.8085				-0.0172		-2.1	1.62	0.138	0.09
	-0.7440			0.0298			-1.8	1.95	0.117	0.07
(c) k_m	-0.1536	0.2908*				0.0171*	-36.5	0.00	0.397	0.54

*p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001.

FIGURES

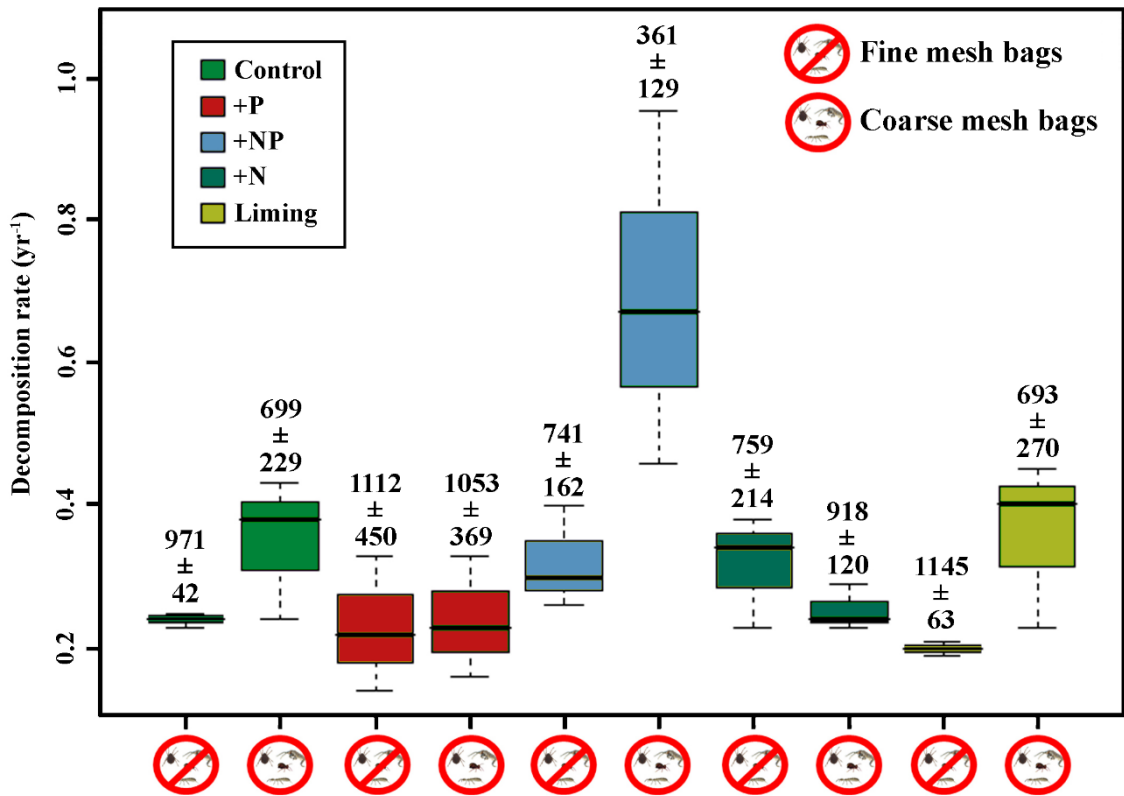


Fig. 1. Boxplot of leaf decomposition rates in the treatments and between different mesh sizes (fine and coarse mesh bags). The means (\pm SD) of the leaves half-life ($t_{1/2}$) are shown above the box-whiskers.

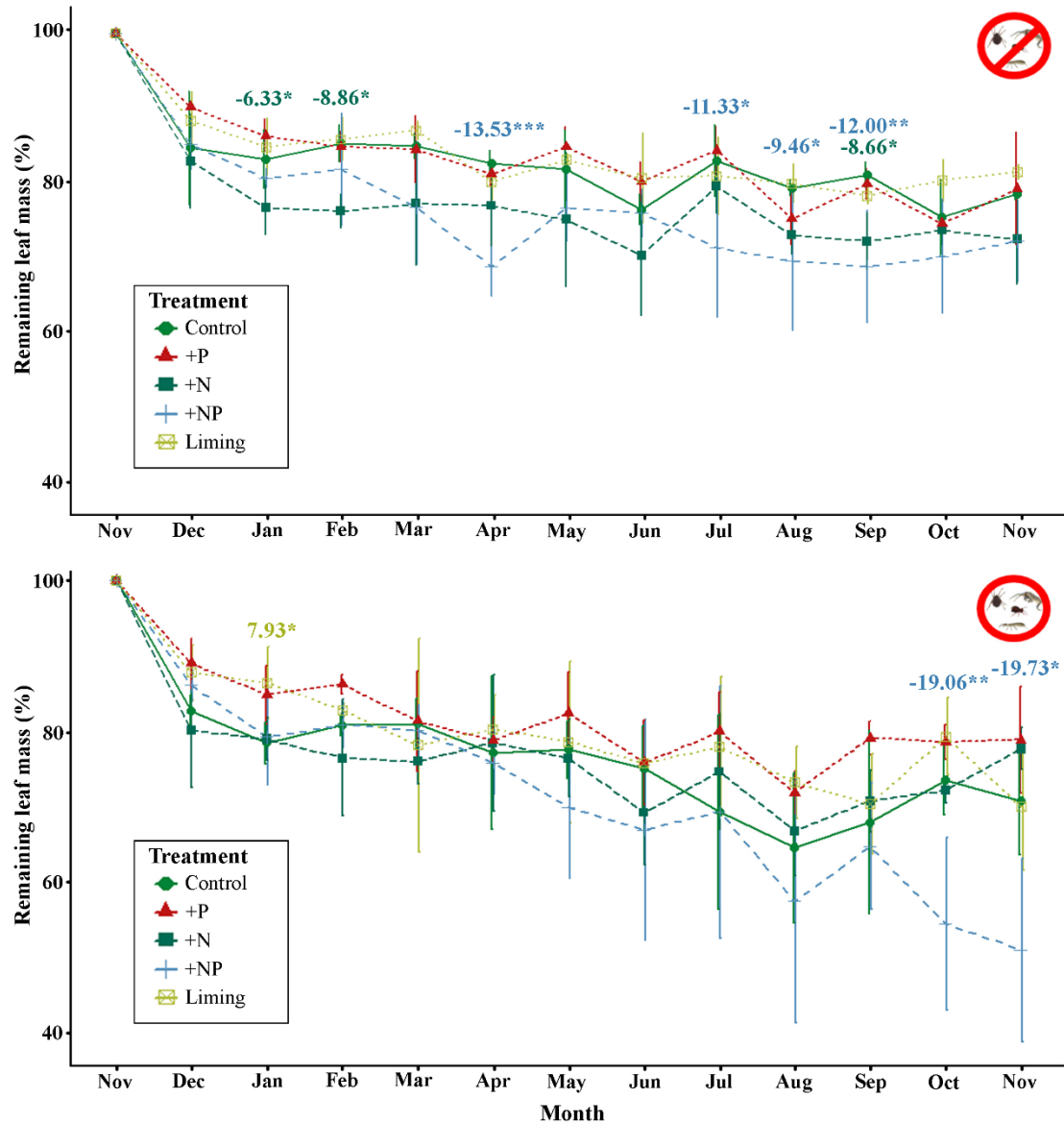


Fig. 2. Remaining leaf mass over a year of the experiment (November 2018 to November 2019) in treatments where the fine (above) and coarse mesh bags (below) were incubated. Estimates with the treatment color that were significantly different from the control are shown. The difference of means ($n = 3$) between control and treatments was determined by a generalized linear model (GLM) with the Gaussian family and identity link. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

SUPPLEMENTARY MATERIAL:

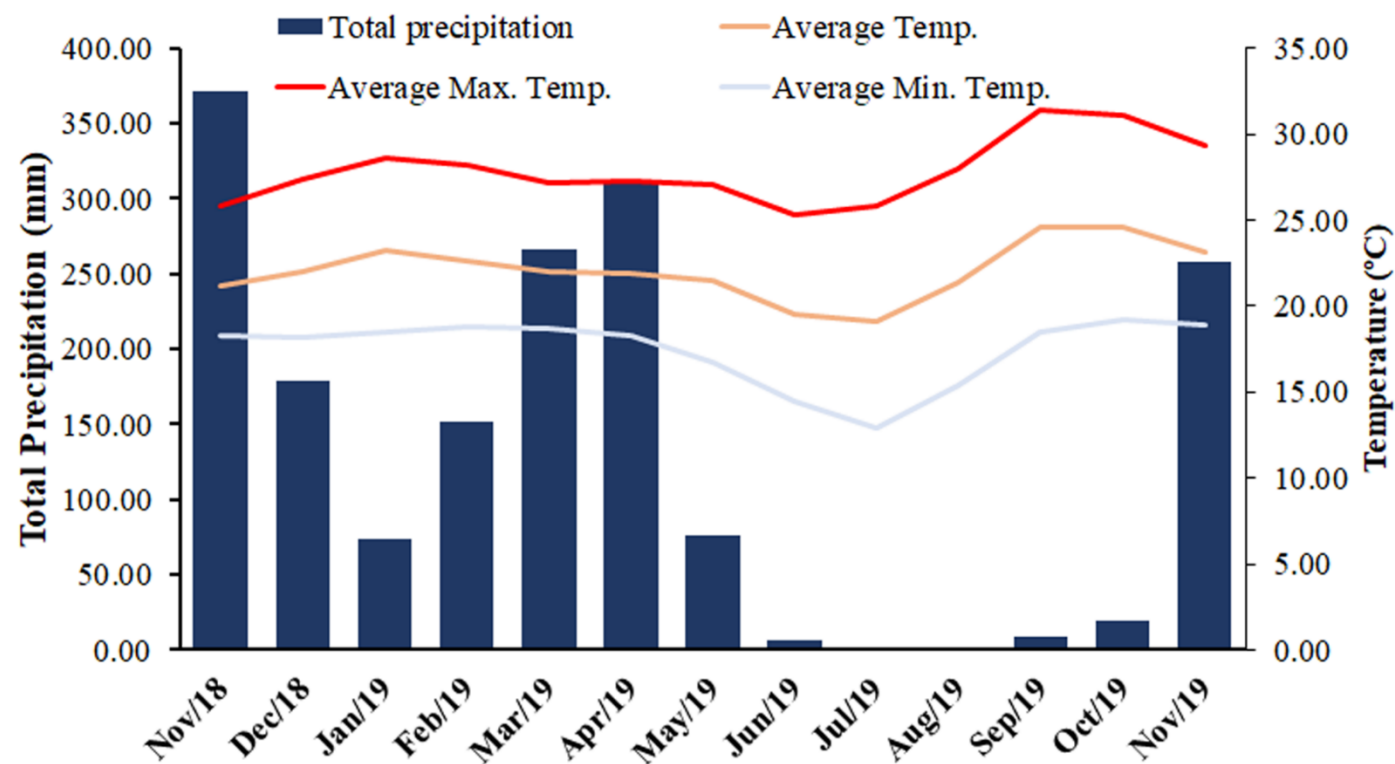


Fig. S1. Precipitation and temperature recorded between November 2018 to November 2019 for Brasília, Federal District, Brazil, (INMET database - <http://www.inmet.gov.br/>).

Supplementary tables

Table S1. Soil attributes in treatment and control plots analysed in November 2017 (before fertilization restart) and April 2018 (after fertilization restart).

Treatment	P (mg/dm ³)	N (%)	K (mg/dm ³)	Ca ²⁺ (cmolc/dm ³)	Mg ²⁺ (cmolc/dm ³)	Al ³⁺ (cmolc/dm ³)	pH (H ₂ O)	Organic Matter (%)
2017								
Control	1.1 ± 0.1	0.21 ± 0.01	41 ± 3	0.22 ± 0.03	0.12 ± 0.03	1.54 ± 0.21	4.39 ± 0.12	6.98 ± 0.60
+N	1.2 ± 0.0	0.20 ± 0.01	34 ± 2**	0.22 ± 0.01	0.10 ± 0.01	1.83 ± 0.09	4.30 ± 0.02	7.21 ± 0.20
+P	13.1 ± 5.8***	0.20 ± 0.00	36 ± 3	0.37 ± 0.13	0.13 ± 0.01	1.50 ± 0.15	4.35 ± 0.05	7.11 ± 0.18
+NP	10.6 ± 2.2***	0.20 ± 0.03	41 ± 5	0.29 ± 0.02	0.13 ± 0.00	1.86 ± 0.17	4.24 ± 0.03**	7.37 ± 0.91
Liming	1.3 ± 0.1	0.17 ± 0.02*	21 ± 2***	6.64 ± 0.51***	4.50 ± 0.44***	0.00 ± 0.00***	6.77 ± 0.04***	6.15 ± 0.82
2018								
Control	1.0 ± 0.1	0.22 ± 0.02	42 ± 3	0.20 ± 0.07	0.13 ± 0.02	1.61 ± 0.12	4.31 ± 0.04	6.85 ± 0.18
+N	1.3 ± 0.2	0.24 ± 0.03	39 ± 4	0.18 ± 0.01	0.09 ± 0.00	2.10 ± 0.24**	4.21 ± 0.02	7.94 ± 0.94*
+P	15.4 ± 3.2***	0.21 ± 0.01	41 ± 2	0.39 ± 0.06	0.12 ± 0.01	1.71 ± 0.23	4.40 ± 0.06	7.18 ± 0.37
+NP	12.3 ± 8.4**	0.24 ± 0.01	44 ± 5	0.33 ± 0.09	0.12 ± 0.00	1.95 ± 0.21*	4.26 ± 0.03	7.57 ± 0.41
Liming	1.4 ± 0.3	0.16 ± 0.01***	16 ± 3***	7.05 ± 0.70***	4.14 ± 0.61***	0.00 ± 0.00***	6.77 ± 0.22***	6.12 ± 0.78

Soil samples were collected at 0-10 cm. Soil P and K were analysed by Mehlich Extractor. Ca²⁺ - Mg²⁺ - Al³⁺ by Extractor: KCl - 1 mol/L. The soil N was determined by dry combustion using an elemental analyzer (Carlo Erba, CHN-1100). Organic Matter (%) was obtained by Organic Carbon x 1,724 - Walkley-Black. Values are means ± SD (n = 4). The difference of means between control and treatments was determined by a generalized linear model (GLM), with Gaussian family and identity link. *p < 0.05; **p < 0,01; ***p < 0.001.

Table S2. Tukey post hoc test of the ANOVA model (95% family-wise confidence level), showing pairwise comparisons of litter decomposition rates as a function of the interaction between treatment and mesh size.

Treatment (T)	k ~ Treatment*Mesh size			
	diff	lwr	upr	p adj
+N vs. Control	-0.0100	-0.1931	0.1731	0.9998
+NP vs. Control	0.2117	0.0286	0.3947	<0.05*
+P vs. Control	-0.0600	-0.2431	0.1231	0.8608
Liming vs. Control	-0.0150	-0.1981	0.1681	0.9991
+NP vs. +N	0.2217	0.0386	0.4047	<0.05*
+P vs. +N	-0.0500	-0.2331	0.1331	0.9222
Liming vs. +N	-0.0050	-0.1881	0.1781	1.0000
+P vs. +NP	-0.2717	-0.4547	-0.0886	<0.05*
Liming vs. +NP	-0.2267	-0.4097	-0.0436	<0.05*
Liming vs. +P	0.0450	-0.1381	0.2281	0.9455
Mesh size (Ms)				
Coarse vs. Fine	0.1180	0.0373	0.1987	<0.05*
T x Ms				
+N (Fine) vs. Control (Fine)	0.0767	-0.2297	0.3831	0.9952
+NP (Fine) vs. Control (Fine)	0.0800	-0.2264	0.3864	0.9935
+P (Fine) vs. Control (Fine)	-0.0100	-0.3164	0.2964	1.0000
Liming (Fine) vs. Control (Fine)	-0.0400	-0.3464	0.2664	1.0000
Control (Coarse) vs. Control (Fine)	0.1100	-0.1964	0.4164	0.9492
+N (Coarse) vs. Control (Fine)	0.0133	-0.2931	0.3197	1.0000
+NP (Coarse) vs. Control (Fine)	0.4533	0.1469	0.7597	<0.05*
+P (Coarse) vs. Control (Fine)	0.0000	-0.3064	0.3064	1.0000
Liming (Coarse) vs. Control (Fine)	0.1200	-0.1864	0.4264	0.9177
+NP (Fine) vs. +N (Fine)	0.0033	-0.3031	0.3097	1.0000
+P (Fine) vs. +N (Fine)	-0.0867	-0.3931	0.2197	0.9887
Liming (Fine) vs. +N (Fine)	-0.1167	-0.4231	0.1897	0.9293
Control (Coarse) vs. +N (Fine)	0.0333	-0.2731	0.3397	1.0000
+N (Coarse) vs. +N (Fine)	-0.0633	-0.3697	0.2431	0.9989
+NP (Coarse) vs. +N (Fine)	0.3767	0.0703	0.6831	<0.05*
+P (Coarse) vs. +N (Fine)	-0.0767	-0.3831	0.2297	0.9952
Liming (Coarse) vs. +N (Fine)	0.0433	-0.2631	0.3497	0.9999
+P (Fine) vs. +NP (Fine)	-0.0900	-0.3964	0.2164	0.9855
Liming (Fine) vs. +NP (Fine)	-0.1200	-0.4264	0.1864	0.9177

Table S2 continuation

T x Ms	diff	lwr	upr	p adj
Control (Coarse) vs. +NP (Fine)	0.0300	-0.2764	0.3364	1.0000
+N (Coarse) vs. +NP (Fine)	-0.0667	-0.3731	0.2397	0.9983
+NP (Coarse) vs. +NP (Fine)	0.3733	0.0669	0.6797	<0.05*
+P (Coarse) vs. +NP (Fine)	-0.0800	-0.3864	0.2264	0.9935
Liming (Coarse) vs. +NP (Fine)	0.0400	-0.2664	0.3464	1.0000
Liming (Fine) vs. +P (Fine)	-0.0300	-0.3364	0.2764	1.0000
Control (Coarse) vs. +P (Fine)	0.1200	-0.1864	0.4264	0.9177
+N (Coarse) vs. +P (Fine)	0.0233	-0.2831	0.3297	1.0000
+NP (Coarse) vs. +P (Fine)	0.4633	0.1569	0.7697	<0.05*
+P (Coarse) vs. +P (Fine)	0.0100	-0.2964	0.3164	1.0000
Liming (Coarse) vs. +P (Fine)	0.1300	-0.1764	0.4364	0.8761
Control (Coarse) vs. Liming (Fine)	0.1500	-0.1564	0.4564	0.7653
+N (Coarse) vs. Liming (Fine)	0.0533	-0.2531	0.3597	0.9997
+NP (Coarse) vs. Liming (Fine)	0.4933	0.1869	0.7997	0.0005
+P (Coarse) vs. Liming (Fine)	0.0400	-0.2664	0.3464	1.0000
Liming (Coarse) vs. Liming (Fine)	0.1600	-0.1464	0.4664	0.6996
+N (Coarse) vs. Control (Coarse)	-0.0967	-0.4031	0.2097	0.9768
NP (Coarse) vs. Control (Coarse)	0.3433	0.0369	0.6497	<0.05*
+P (Coarse) vs. Control (Coarse)	-0.1100	-0.4164	0.1964	0.9492
Liming (Coarse) vs. Control (Coarse)	0.0100	-0.2964	0.3164	1.0000
+NP (Coarse) vs. +N (Coarse)	0.4400	0.1336	0.7464	<0.05*
+P (Coarse) vs. +N (Coarse)	-0.0133	-0.3197	0.2931	1.0000
Liming (Coarse) vs. +N (Coarse)	0.1067	-0.1997	0.4131	0.9576
+P (Coarse) vs. +NP (Coarse)	-0.4533	-0.7597	-0.1469	<0.05*
Liming (Coarse) vs. +NP (Coarse)	-0.3333	-0.6397	-0.0269	<0.05*
Liming (Coarse) vs. +P (Coarse)	0.1200	-0.1864	0.4264	0.9177