



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

TAINÁ MADALENA OLIVEIRA DE MORAIS

**PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA EM FLORESTAS AMAZÔNICAS
APÓS AS SECAS MEDIADAS PELO EL NIÑO DE 2015-2016**

**Belém
2019**

TAINÁ MADALENA OLIVEIRA DE MORAIS

**PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA EM FLORESTAS AMAZÔNICAS
APÓS AS SECAS MEDIADAS PELO EL NIÑO DE 2015-2016**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre

Área de concentração: Ecologia.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas

**Orientadora: Profa. Dra. Joice Nunes Ferreira
Coorientadora: Dra. Erika Berenguer**

**Belém
2019**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará**
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

M827p Morais, Tainá Madalena Oliveira de
 PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA EM FLORESTAS
 AMAZÔNICAS APÓS AS SECAS MEDIADAS PELO EL NIÑO
 DE 2015-2016 / Tainá Madalena Oliveira de Morais. — 2019.
 22 f.:. il. color.

Orientador(a): Prof^ª. Dra. Joice Nunes Ferreira
Coorientação: Prof^ª. Dra. Erika Berenguer
Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém,
2019.

1. Incêndios. 2. Eventos Climáticos. 3. Secas. 4. Déficit hídrico. 5.
Amazônia. I. Título.

CDD 301.3

TAINÁ MADALENA OLIVEIRA DE MORAIS

**PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA EM FLORESTAS AMAZÔNICAS
APÓS AS SECAS MEDIADAS PELO EL NIÑO DE 2015-2016**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Amapá e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção de título de mestre em Ecologia pela comissão julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA:

Prof. Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos
Universidade Federal do Pará

Profa. Dra. Thaísa Sala Michelan
Universidade Federal do Pará

Profa. Dra. Grazielle Sales Teodoro
Universidade Federal do Pará

Prof. Dr. Steel Silva Vasconcelos
Embrapa Amazônia Oriental

À MARIA, OSMAN, SÍLVIA E JURACY (Meus avós)

“Guardam no olhar e na pele as marcas de toda uma vida. Guardam em si uma infinidade de conhecimento que nos transmitem, é com eles que aprendemos.”

(Blue Shell)

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço à Deus.

Agradeço a minha família, que sempre está ao meu lado, me dando base e apoiando para que eu nunca desista dos meus sonhos. Em especial a minha Mãe, que nunca deixou de medir esforços, para me oferecer sempre o melhor. Ao meu padrasto, que tem a mim e a minha irmã como filhas e sempre foi mais que um simples padrasto, é pai em todas as horas e nos apoia em todos os momentos. À minha irmã e melhor amiga, Taís, que é meu sinônimo de luta e perseverança para vencer qualquer obstáculo em minha vida. Ao meu namorado, César, que sempre com muita paciência e compreensão esteve do meu lado me apoiando e incentivando.

À minha orientadora Joice, por ter me dado a oportunidade de orientação e por ter sempre acreditado na minha capacidade. Agradeço imensamente, por ser compreensível e durante os momentos mais difíceis que tive durante o mestrado, até mesmo pensando em desistir, sempre com muita paciência e sensatez me aconselhou e me acolheu, minha eterna gratidão.

Agradeço à minha coorientadora Erika Berenguer, que contribuiu imensamente para a realização deste trabalho. Agradeço também ao Jos Barlow, que sempre esteve presente com sugestões à pesquisa ao longo destes anos. Ao Filipe França, que além de me ajudar com o trabalho e análises estatísticas, desde o primeiro contato, me deu muito apoio, com vários conselhos para que eu tivesse serenidade e calma, durante vários momentos de desespero. Agradeço a todo o grupo de pesquisa da Rede Amazônia Sustentável, que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho.

Agradeço aos meus colegas de orientação, carinhosamente chamados de “filhos da Joice”, em especial a Áurea Almeida que sempre me incentivou a seguir em frente e foi uma grande amiga e companheira durante essa caminhada.

Aos meus amigos que a vida me proporcionou: Reysane, Amanda, Adenilso, Alessandra (e Família), Carol (e Família), Patrícia, Rebecca, Marina, Alynna, Talita, Bruna, Juliana, que me ajudaram de alguma forma durante essa caminhada.

À Universidade Federal do Pará e aos professores do colegiado do PPGECO, que contribuíram para minha formação.

À Embrapa- Amazônia Oriental e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio financeiro.

MUITO OBRIGADA!

RESUMO

Eventos climáticos extremos, como a ocorrência de secas severas durante El Niños, estão cada vez mais recorrentes nos ecossistemas tropicais. As secas na Amazônia, em decorrência do forte El Niño 2015-2016, resultaram em aumento considerável das queimadas nas florestas previamente antropizadas e não perturbadas da região. As secas e aumento da incidência de incêndios a elas associados podem promover mecanismos de respostas a diferentes estresses nos ecossistemas florestais, por exemplo, alteração na composição de espécies e em funções ecológicas importantes. A serapilheira é fortemente influenciada pelo clima e desempenha um papel importante nas florestas, incluindo o ciclo de nutrientes e a manutenção da fertilidade dos solos. Assim, possíveis mudanças na produção de serapilheira resultantes de secas e queimadas, podem alterar importantes propriedades e processos florestais. Aqui, estudou-se um dos principais componentes da serapilheira, as folhas, pois estas são consideradas altamente sensíveis as variações ambientais. Avaliou-se durante três anos, um gradiente florestal, que variou florestas primárias não perturbadas, florestas primárias com distúrbio, que englobam florestas com corte seletivo e florestas com corte seletivo e fogo, além das florestas secundárias, na região de Santarém, leste da Amazônia. As áreas estudadas compreendem 18 parcelas (10 x 250m), sendo que oito dessas parcelas sofreram queimadas durante o El Niño 2015-2016. Seis armadilhas de serapilheira de 50 cm x 50 cm (0,25 m²) foram espaçadas a 50 m de distância ao longo de cada parcela. Foi comparada a produção de serapilheira entre as classes florestais, bem como a relação entre produção de serapilheira e precipitação e temperatura, com dados obtidos através da plataforma CHIRPS. Não foram observadas diferenças significativas na produção de serapilheira entre classes florestais. Entretanto, observou-se que, ao longo do tempo, a produção de serapilheira varia em função da sazonalidade. Verificou-se uma relação significativa entre a produção de serapilheira e o déficit hídrico climatológico (CWD) e uma interação significativa entre classes florestais e CWD. Florestas secundárias e primárias perturbadas, responderam de forma diferente ao estresse hídrico, em que se percebeu que a produção de serapilheira é menor com a intensificação do déficit hídrico em florestas primárias com algum distúrbio. Esse resultado indica estratégias adaptativas distintas dessas florestas às secas extremas. Em geral, os resultados aqui encontrados sugerem que as florestas amazônicas do leste da Amazônia apresentam certa resistência às variações climáticas em curso na região.

Palavras-chave: Incêndios, eventos climáticos, secas, déficit hídrico, Amazônia.

ABSTRACT

Extreme climatic events, such as the occurrence of severe droughts during El Niño periods, are increasingly recurrent in tropical ecosystems. Droughts in the Amazon, due to the strong El Niño 2015-2016, resulted in a considerable increase of the fires in the previously undisturbed and disturbed of the region. Droughts and related fires may impose changes in forest ecosystems such as shifts in species composition and important ecological functions. Litterfall, for example, is strongly influenced by climate and plays an important role in forests, including nutrient cycling and the maintenance of soil fertility. Thus, possible changes in the production of litter resulting from droughts and fires could alter important forest properties and processes. Here, we studied one of the main components of the litter, the leaves, as they are highly sensitive to environmental variation. A forest gradient was evaluated, during three years, ranging from undisturbed primary forests to logged forests, burned forests, logged and burned forests, as well as secondary forests in the region of Santarém, Eastern Amazonia. The studied areas comprise 18 plots (10 x 250m), eight of which plots were burned during El Niño 2015-2016. Six 50 cm x 50 cm (0.25 m²) litter traps were spaced 50 m apart along each plot. Litter production was compared among the forest classes, as well as the relation between litter production and precipitation or temperature obtained from the CHIRPS database. No differences were observed in litter production among forest classes through time. However, it has been observed that litter production varies according to seasonality with high production in the dry season. A significant relationship was observed between litterfall and climatic water deficit (CWD), as well as a significant interaction between forest classes and CWD. Secondary forests seemed to respond differently to water stress in comparison to primary forests, as they have shown a decrease in litterfall with water deficit intensification. These results suggest that forests in Eastern Amazonia might have some level of resilience to recent climatic variation in the region.

Keywords: Wildfire, Climate Events, Drought, Climatic Water Deficit, Amazonia

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 MATERIAIS E MÉTODOS	11
2.1 Local de estudo	11
2.2 Desenho amostral.....	11
2.3 Análise de dados	12
3 RESULTADOS	13
3.1 Variação temporal na produção de serapilheira em classes de distúrbio florestal.....	13
3.2 Produção de serapilheira entre as estações amostradas.....	14
3.3 Influência dos incêndios durante o El Niño na produção de serapilheira	15
3.4 Influência do déficit hídrico climatológico na produção de serapilheira nas diferentes classes de distúrbio	16
4 DISCUSSÃO	17
4.1 Variações na produção de serapilheira foliar nas diferentes classes de distúrbio	17
4.2 Efeitos prolongados do El Niño na produção de serapilheira.....	18
4.3 Os efeitos do fogo na produção de serapilheira	19
5 CONCLUSÃO	19
6 REFERÊNCIAS	19

1 INTRODUÇÃO

Eventos climáticos extremos estão cada vez mais frequentes, causando mudanças nos ecossistemas em várias partes do mundo (IPCC, 2007). Muitos desses eventos estão relacionados às oscilações climáticas, como o El Niño. Esse fenômeno decorre do aquecimento das águas do Oceano Pacífico, podendo causar alterações na temperatura e na precipitação em diferentes partes do mundo, inclusive causando secas extremas em certas áreas (Luo et al., 2018).

O El Niño de 2015-2016, considerado um dos mais fortes do último século, ocasionou um aumento na temperatura na Amazônia, especificadamente em outubro de 2015, de 1,5-2,0 °C acima da temperatura máxima observada em eventos de El Niños anteriores (Jiménez-Muñoz et al., 2016). Análises de longo prazo dos registros de temperatura, principalmente em anos de El Niño mais intenso, sugerem que 2015 foi provavelmente o ano mais quente na bacia amazônica (Jimenez et al., 2018). No mesmo período, houve a diminuição da precipitação e o aumento da ocorrência de incêndios florestais (van Schaik et al., 2018). Estes incêndios se estenderam além do Arco do Desmatamento, na Amazônia Brasileira, impactando áreas pouco afetadas anteriormente (Aragão et al., 2018). Somente na região de Santarém e adjacências, os incêndios florestais atingiram uma área de cerca de 1 milhão de hectares (Withey et al., 2018).

Como as florestas amazônicas não coevoluíram com a ocorrência de incêndios, o impacto do fogo muda drasticamente sua estrutura e composição (Barlow & Peres, 2008), além de alterar funções ecológicas importantes, como a retenção de carbono (Berenguer et al., 2014), nutrientes e o controle da perda de água (Silver, Brown & Lugo, 1996). Essas alterações se dão devido a um elevado aumento da mortalidade de árvores, que pode durar décadas após a ocorrência de incêndios (Silva et al., 2018).

Além dos incêndios florestais, a seca no período de eventos climáticos extremos é intensa, e ainda é altamente incerto como as florestas da Bacia Amazônica respondem a essas mudanças (Feldpausch et al., 2016). Estudos vem sendo realizados para tentar compreender como a seca interfere no funcionamento da floresta amazônica, sabe-se que ocorre um aumento na mortalidade de árvores, além disso a seca pode ser causadora da supressão da produtividade primária bruta (PPB), o que levaria a uma diminuição imediata da captação de CO₂ (Doughty et al., 2015). As mudanças na floresta amazônica, podem ter grandes e globais consequências e entre os processos ecológicos possivelmente alterados em função da seca extrema e da ocorrência de incêndios, estão a queda e a decomposição de folhas, que produzem uma camada no solo, a serapilheira, importante via para a ciclagem de nutrientes (Barlow et al., 2007).

A serapilheira – conjunto de folhas, ramos, cascas, flores, frutos, sementes e raízes depositadas na superfície do solo –, desempenha importante papel no funcionamento das florestas tropicais que

vai além da ciclagem de nutrientes, incluindo também a proteção dos solos, a facilitação na regeneração das florestas (Sayer, 2006; Silver et al., 2014), e a geração de habitat para diversas espécies da fauna (Silveira et al., 2012). A variação climática afeta a fenologia das árvores que levam à produção inconstante de flores e frutos, e, finalmente, impulsiona a variação inter-anual na quantidade total de serapilheira (Paudel et al., 2015), em particular, nos períodos mais secos há produção mais intensa de serapilheira (Cornforth, 1970; Barlow et al., 2007; Lanuza et al., 2018).

Alguns estudos avaliaram a produtividade de serapilheira em florestas amazônicas, porém a maioria destes se concentraram em florestas não antropizadas (Nebel, Dragsted & Veja, 2001; Selva et al., 2007). Poucos estudos avaliaram a produção de serapilheira em florestas secundárias, *ie.* florestas se regenerando após desmatamento (Barlow et al., 2007), e ainda não temos conhecimento sobre as respostas das florestas em um amplo gradiente de distúrbio ou ainda um monitoramento de longo prazo após eventos climáticos extremos. Esse conhecimento é importante, dada a crescente ocorrência de distúrbios antrópicos na região. Por exemplo, só em 2016 uma área de 27.370 km² foi degradada na Amazônia Legal (INPE-DEGRAD 2019), uma área 3,5 vezes maior que a área desmatada no mesmo ano (INPE-PRODES 2019). Portanto, é de suma importância compreender como a combinação de distúrbios antrópicos, como a extração de madeira e os incêndios florestais, em combinação com eventos climáticos extremos, podem afetar processos ecológicos chave para o funcionamento do ecossistema amazônico.

Este trabalho visa preencher estas lacunas de conhecimento, aqui abordamos como a produção de um dos componentes da serapilheira, as folhas, varia ao longo de um gradiente de florestas antropizadas, e como essa produção foi afetada pela ocorrência do El Niño 2015-2016. Escolhemos este componente para investigar, pois este é considerado o principal componente da serapilheira (Girardin et al., 2013). Compararam-se diferentes classes florestais distribuídas ao longo de um gradiente (florestas primárias não perturbadas, florestas primárias com distúrbio, que englobam florestas com corte seletivo e florestas com corte seletivo e fogo, além das florestas secundárias), ao longo de três anos que englobam o período do El Niño (2015 -2017). Este trabalho buscou responder às seguintes perguntas:

- 1) Ao longo de três anos de amostragem, há diferença na produção de folhas entre florestas não perturbadas e florestas que sofreram com distúrbios antrópicos?
- (2) As diferentes classes florestais recuperaram a produção de serapilheira após o El Niño?
- (3) Os incêndios afetaram a produção de folhas nas diferentes classes florestais?
- (4) Como a produção de serapilheira em florestas antropizadas e conservadas varia em relação à intensidade da seca?

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Local de estudo

O estudo foi realizado nos municípios de Santarém, Belterra e Mojuí dos Campos, aqui chamados de Região de Santarém, no estado do Pará. A área está situada na microrregião do médio Amazonas, à margem direita do rio Tapajós, na confluência do rio Amazonas (2° 26" 22" S; 54° 51" 55" W) (Cidade-Brasil, 2016). A região tem predomínio de floresta equatorial subperenifólia de terra firme, com solos predominantemente do tipo latossolos amarelos distróficos (textura média e muito argilosa) (Rodrigues et al., 2001).

O clima da região é Am, ou seja, clima Equatorial úmido. A temperatura média anual é de 25,6 C. A precipitação pluviométrica é em torno de 2.000 mm, com distribuição irregular durante os meses, com um período chuvoso (dezembro a junho), que concentra mais de 70% da precipitação anual e uma estação seca de julho a novembro (Rodrigues et al., 2001). A precipitação total durante o período de seca no ano de 2015 foi de 154 mm, em 2016 foi 526 mm e em 2017 foi 193 mm, esses dados foram retirados do Climate Hazards Group InfraRed Precipitation with Stations Data(CHIRPS) (Funk et al., 2015). Portanto, a seca foi mais severa em 2015, especialmente de agosto a novembro (Figura 1).

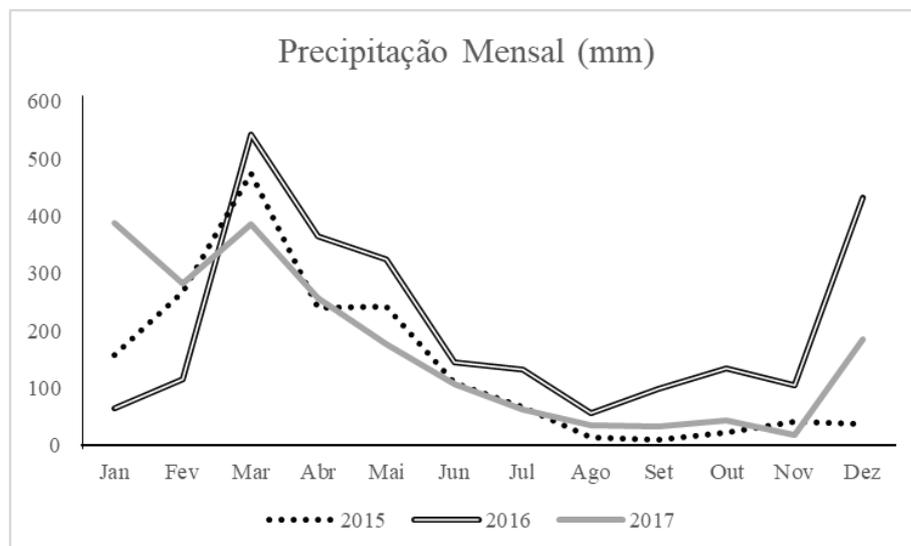


Figura 1. Variação da precipitação mensal média (mm) na região de Santarém nos anos de 2015, 2016 e 2017, calculados a partir de valores do CHIRPS (Funk et al.,2015).

2.2 Desenho amostral

As áreas estudadas compreendem 18 parcelas (10 x 250 m) distribuídas ao longo de um gradiente de perturbação: florestas primárias não perturbadas (n=5) e florestas primárias com distúrbio, que englobam florestas com corte seletivo (n=4), florestas com corte seletivo e fogo antes de 2015 (n=5) e florestas secundárias (n=4). Das quatro parcelas avaliadas nessas florestas, três

possuem 20 anos de idade e uma possui mais de 27 anos. Florestas secundárias correspondem às áreas em regeneração após corte raso e uso agrícola por roças ou pastagens. Do total de 18 parcelas avaliadas, sete sofreram incêndios durante o El Niño de 2015-2016 (Tabela 1).

Tabela 1. Número de parcelas que sofreram ou não incêndios durante o El Niño nas classes florestais estudadas.

CLASSE FLORESTAL	PARCELAS NÃO INCENDIADAS	PARCELAS INCENDIADAS
Floresta Primária não perturbada	3	2
Floresta Primária com corte seletivo	1	4
Floresta Primária com corte seletivo e fogo	3	1
Floresta Secundária	4	0

Seis coletores de serapilheira de 50 cm x 50 cm (0,25 m²) foram espaçadas a 50 m de distância ao longo de cada parcela. Os coletores foram colocados a 1m acima do solo e 5m perpendicularmente à linha principal de cada parcela. O conteúdo dos coletores foi coletado, sempre que possível, quinzenalmente, no período compreendido entre abril de 2015 e agosto de 2017. Em laboratório, as folhas presentes em cada armadilha foram separadas e secadas em estufa com temperatura a 60°C por 3 dias. Após esse período, as folhas foram pesadas em balança com precisão de 0,01g.

2.3 Análise de dados

Utilizou-se como variável resposta a produção mensal de folhas em cada coletor (Mg C ha⁻¹ mês⁻¹). Para avaliar se ao longo de três anos de amostragem, há diferença na produção de folhas entre florestas não perturbadas e florestas que sofreram com distúrbios antrópicos? (pergunta 1), foram utilizados modelos lineares generalizados mistos (GLMM's). Os meses foram considerados como uma variável contínua e as quatro classes florestais (florestas primárias não perturbadas, florestas primárias que sofreram distúrbios (florestas com corte seletivo e florestas com corte seletivo e fogo) e florestas secundárias) como fatores fixos.

Para avaliar se as diferentes classes florestais recuperaram a produção de serapilheira após o El Niño? (pergunta 2), examinamos se a produção de serapilheira variou entre as estações chuvosas do período amostral e entre as classes florestais. Portanto, o GLMM apresentou como variável resposta a produção de serapilheira para os meses de abril a julho dos respectivos anos e, como variáveis explicativas fixas o ano de amostragem (três níveis: 2015, 2016 e 2017) e florestas (4 níveis).

Para a pergunta 3, os incêndios afetaram a produção de folhas nas diferentes classes florestais? também foram utilizados modelos lineares generalizados mistos. Nesse caso, utilizou-se a produção de serapilheira em resposta às variáveis tempo (meses de amostragem, compreendidos entre abril/2015 a agosto/2017), El Niño (dois níveis: seca e fogo), classe florestal (quatro níveis), e a interação El Niño: classe florestal. Todos modelos foram analisados através da função *lmer* do pacote *lme4* (Bates et al., 2014), e apresentaram parcela (local da amostragem) e número de dias de cada mês (que pode variar entre 28 e 31 dias) como fatores aleatórios.

Para a pergunta 4, Como a produção de serapilheira em florestas antropizadas e conservadas varia em relação à intensidade da seca?, utilizaram-se modelos lineares generalizados (GLM) com distribuição quasiPoisson, recomendada para dados sobre dispersos (Crawley, 2002), além disso foi utilizamos o resultado do déficit hídrico climatológico (CWD, sigla em inglês) para medir a intensidade da seca. Esse GLM foi construído através da função *glm* (McCullagh, 2018), tendo as variáveis preditoras CWD (contínua), classes florestais (4 níveis) e a interação entre as mesmas.

O déficit hídrico climatológico (CWD), calculado segundo Malhi et al. (2009) e Aragão et al. (2007), baseia-se em uma equação que envolve valores de precipitação e evapotranspiração:

$$CWD_i = P_i - CWD_{i-1} - ET$$

Na qual o CWD no mês *i* corresponde à precipitação (*P*) no mês *i* (mm), menos o déficit hídrico do mês anterior (CWD_{i-1}), menos a evapotranspiração (*ET*) mensal, considerada como constante (100 mm) (CITACAO). Os dados de precipitação foram obtidos através do CHIRPS (The Climate Hazards group Infrared Precipitation with Stations) (Funk et al., 2015).

Análises par-a-par para fatores significantes de todos modelos foram realizadas através da função *emmeans* do pacote *emmeans* (Lenth, 2018). Todos os gráficos foram construídos através da função *ggplot* do pacote *ggplot2* (Wickham, 2011) e, quando necessário, editados no software livre *Inkscape* (Bah, 2011). Todas as análises estatísticas foram realizadas com o auxílio do software R 2.5 (R Development Core Team 2018).

3 RESULTADOS

3.1 Variação temporal na produção de serapilheira em classes de distúrbio florestal

Quando avaliada a produção de serapilheira ao longo dos 29 meses de estudo (abril de 2015 a agosto de 2017), sem separar sítios que sofreram incêndios ou não durante o El Niño, verificou-se que a produção de serapilheira foliar variou significativamente ao longo do tempo ($ANOVA X^2_{(28)} = 768.7$; $p < 0.001$; Figura 2).

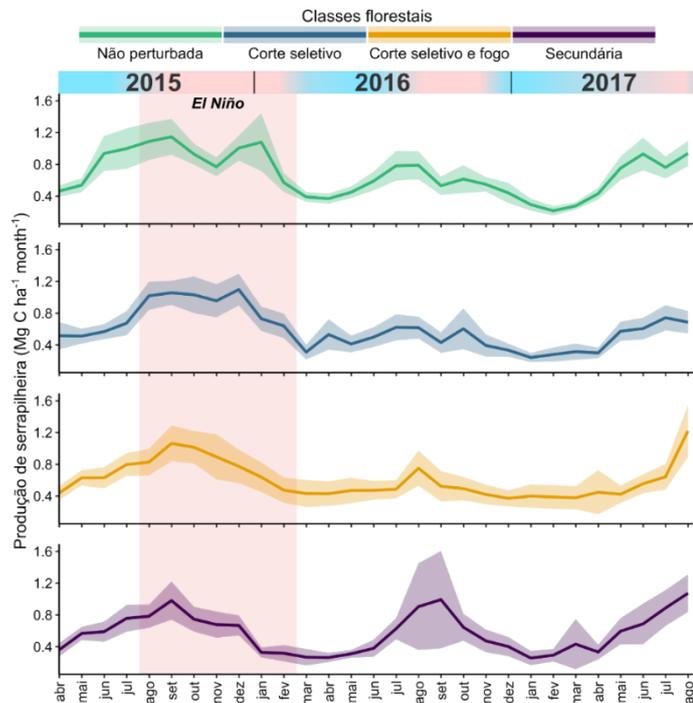


Figura 2. Variação média da produção de serapilheira em 18 parcelas distribuídas ao longo de um gradiente de distúrbio antrópico incluindo florestas não perturbadas (verde, N = 5), florestas com presença de corte seletivo (azul, N = 5), florestas com corte seletivo e fogo (amarelo, N = 4) e florestas secundárias (roxo, N = 4). Áreas sombreadas representam intervalos de confiança (IC 95%). Dados foram amostrados entre abril de 2015 e agosto de 2017, compreendendo três estações chuvosas (precipitação > 100 mm) e duas estações secas (precipitação < 100 mm), representadas em azul e vermelho, respectivamente, na barra superior.

Entretanto, apesar dessa importante variação no tempo, não foram encontradas diferenças entre as classes florestais estudadas ($ANOVA X^2_{(3)} = 1.7$; $p = 0.63$). Ou seja, as florestas com diferentes tipos de perturbação não diferiram entre si, nem tampouco diferiram das florestas não-perturbadas. O pico da produção de serapilheira foliar ocorreu durante a estação seca, nos meses de Agosto a Dezembro, quando atingiu valores entre 0,8 e 1,2 de $C.ha^{-1}.Mês^{-1}$. Na estação chuvosa, a produção de serapilheira teve uma queda pronunciada, produzindo de metade a um terço do total na estação seca, com valores em torno de 0,4 $C.ha^{-1}.Mês^{-1}$ (Figura 2).

3.2 Produção de serapilheira entre as estações amostradas

Ao examinar a produção de serapilheira somente nas estações chuvosas, foi observada uma interação significativa entre as classes florestais e anos amostrados, demonstrando um efeito sob a produção de serapilheira ($ANOVA ano \times floresta X^2_{(6)} = 13.6$; $p = 0.03$; $ano X^2_{(2)} = 11.0$; $p = 0.004$; $floresta X^2_{(3)} = 4.9$; $p = 0.17$; Figura 3). A estação chuvosa de 2016, ie. logo após a seca e incêndios florestais durante o El Niño em 2015-16, apresentou uma produção de serapilheira significativamente menor que os demais anos ($LSMEANS 2015-2016$ t-value = 5.3 e $2016- 2017$ t-value = -4.8; todos valores de $p \leq 0.001$; Figura 3). Por outro lado, a produção mensal de serapilheira entre 2015 e 2017 não variou significativamente ($LSMEANS$ t-value = 0.3, $p = 0.9$). Nessa análise, as únicas evidências de diferenças entre classes florestais ocorreram em relação aos anos de 2015 e 2016 para florestas

com presença de corte seletivo e fogo anterior ao El Niño (*LSMEANS 2015-2016* t-value = 3.3; p = 0.044) e florestas previamente não perturbadas (*LSMEANS 2015-2016* t-value = 3.8; p = 0.006); e entre 2016 e 2017 nas florestas primárias previamente não perturbadas (*LSMEANS 2016-2017* t-value = -3.4; p = 0.02) e nas florestas secundárias (*LSMEANS 2016-2017* t-value = -4.2; p = 0.001).

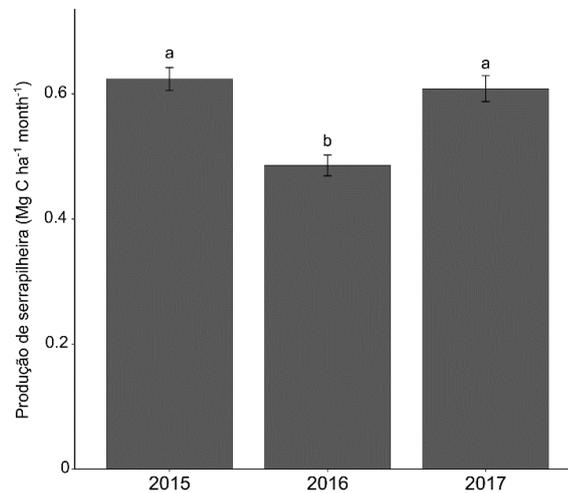


Figura 3. Diferenças na produção de serrapilheira entre as estações chuvosas (abril-julho) de 2015, 2016 e 2017. Médias \pm erro padrão da média (SEM) seguidas por letras diferentes demonstram diferenças significativas com alpha de .05, baseado em *posthoc* comparações pareadas (*LSMEANS*).

3.3 Influência dos incêndios durante o El Niño na produção de serrapilheira

Embora a produção de serrapilheira variou significativamente entre os meses de amostragem (*ANOVA meses* $X^2_{(28)} = 762.1$; p < 0.001; Fig. 4), não foram encontradas evidências de variação significativa entre as classes florestais ou entre florestas queimadas e não queimadas durante o El Niño (*ANOVA fogo* \times *floresta* $X^2_{(3)} = 2.5$; p = 0.4; *fogo* $X^2_{(1)} = 0.06$; p = 0.8; *floresta* $X^2_{(3)} = 1.6$; p = 0.65).

Ao comparar os dados de florestas incendiadas com não incendiadas individualmente para cada classe florestal, diferenças significativas foram observadas apenas para [i] o mês de outubro de 2016, em florestas cortadas seletivamente (*LSMEANS El Niño fogo-seca* t-ratio = -4.57; p < 0.001; Fig. 4); e [ii] em janeiro 2016, em florestas não perturbadas (*LSMEANS El Niño fogo-seca* t-ratio = 7.32; p < 0.001; Fig. 4). Não foi observada nenhuma evidência de influência do fogo na produção de serrapilheira nas florestas sob corte seletivo e queimadas (FCSF; todos valores de p \geq 0.05).

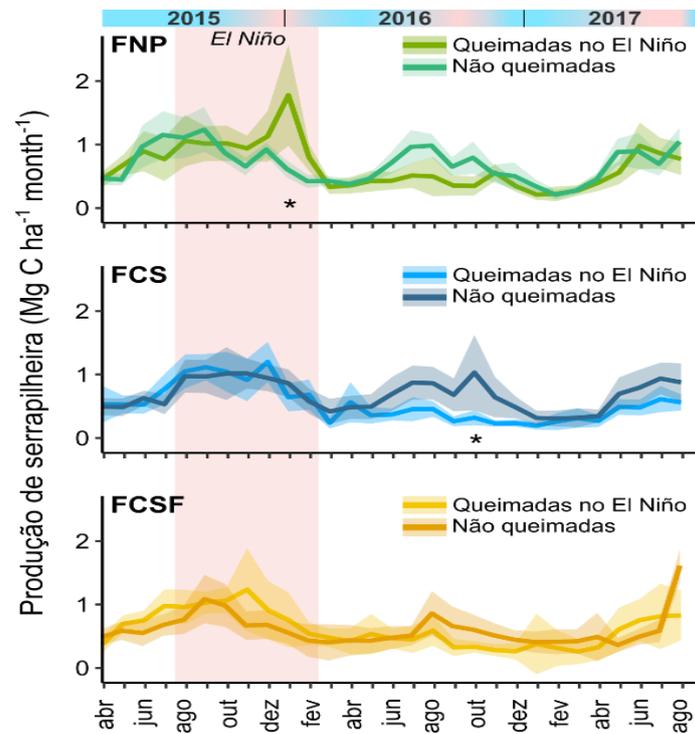


Figura 4. Variação média da produção de serapilheira em 18 sítios florestais amazônicas afetados somente pela seca (cores escuras) e pela seca e incêndios associados ao El Niño 2015-16 (cores claras). Sítios de coleta encontram-se distribuídos ao longo de um gradiente pré-El Niño de distúrbio, incluindo florestas não perturbadas (FNP; verde escuro, N = 3 sítios e verde claro, N = 2), com presença de corte seletivo (FCS; azul escuro, N = 1; azul claro, N = 4) e corte seletivo e fogo (FCSF; amarelo escuro, N = 3; amarelo claro, N = 1). Áreas sombreadas representam intervalos de confiança (IC 95%). Dados foram amostrados entre abril 2015 e agosto 2017, compreendendo três estações chuvosas (precipitação ≤ 100 mm) e duas estações secas (precipitação > 100 mm), representadas em azul e vermelho, respectivamente, na barra superior. * representa médias diferentes ($\alpha \leq .05$) na produção de serapilheira entre florestas queimadas e não queimadas.

3.4 Influência do déficit hídrico climatológico na produção de serapilheira nas diferentes classes de distúrbio

A produção de serapilheira foi influenciada significativamente pelo déficit hídrico climatológico (CWD) e variou entre as diferentes classes florestais (*ANOVA CWD* $F_{1,548} = 64.7$; $p < 0.001$; *floresta* $F_{3,545} = 2.7$; $p = 0.04$; Figura 5). Enquanto as florestas secundárias tendem a reduzir a produção de serapilheira com o aumento do déficit hídrico, as florestas primárias (perturbadas e não-perturbadas) tendem a aumentar a produção de serapilheira com o aumento do déficit hídrico. No entanto, as diferenças entre classes florestais não foram evidenciadas pelas comparações par-a-par (LSMEANS, todos valores de $p \geq 0.09$).

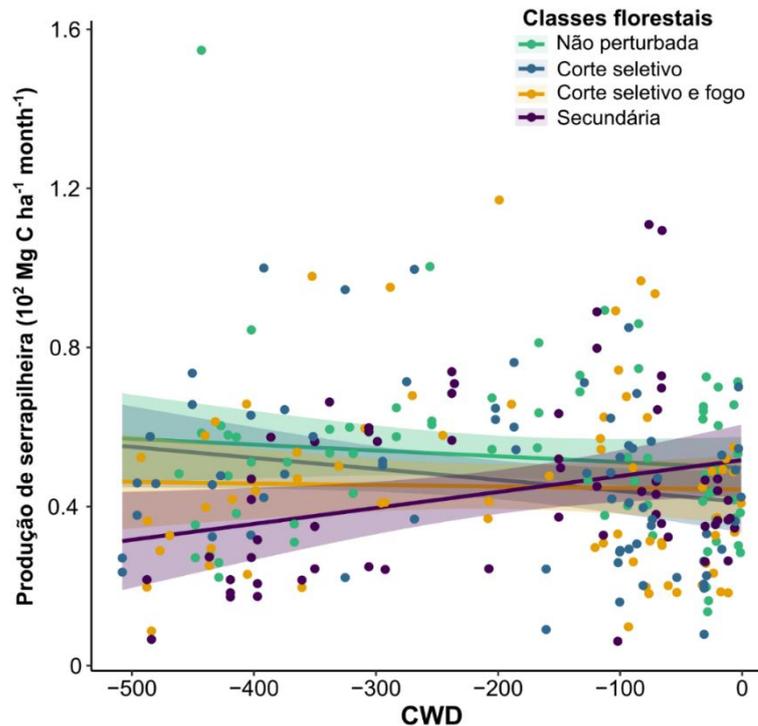


Figura 5 Relação entre a produção de serapilheira e valores mensais do déficit hídrico climatológico (CWD, sigla em inglês) em florestas amazônicas distribuídas ao longo de um gradiente de distúrbios antrópicos.

4 DISCUSSÃO

4.1 Variações na produção de serapilheira foliar nas diferentes classes de distúrbio

Os resultados apontam uma forte variação sazonal na produção de serapilheira foliar, com picos principalmente durante a estação seca (agosto a dezembro), em que a produção foi duas ou três vezes maior que na estação chuvosa (Figura 2). Como em outros estudos realizados na Amazônia e em florestas tropicais, a produção de serapilheira foliar tende a ser maior na estação seca (Barlow et al. 2007; Da Silva et al. 2018; Lanuza et al. 2018).

Observou-se uma relação entre déficit hídrico climatológico (CWD) e produção de serapilheira, confirmando a influência do clima sobre a produção de folhas (Fig. 4). Os resultados indicaram que quanto mais negativo o déficit hídrico, maior foi a produção de serapilheira nas florestas primárias (perturbadas ou não), o que pode ser interpretado como uma estratégia de resiliência das florestas à seca (Reich et al. 1995). A perda de folhas, modulada pela fenologia foliar, representa, entre outros fatores, uma alternativa das espécies para evitar a transpiração e a fotossíntese (Saleska et al., 2007) durante os períodos de maior estresse hídrico do ano que ocorre tipicamente nas florestas secas, mas também nas florestas úmidas com alguma sazonalidade (Wu et al. 2016, Reich et al. 1995, Borchert et al. 1994), como é o caso das florestas em Santarém. Estas estratégias devem ser necessárias a despeito da existência de sistemas de enraizamento profundo que as permitiriam explorar reservas substanciais de umidade do solo, evitando os impactos drásticos da seca sazonal.

Durante os períodos de seca, os sistemas radiculares de diferentes morfologias podem facilitar a prevenção ou resistência ao estresse hídrico, sustentando a troca gasosa por períodos mais longos de escassez de água, sem a necessidade de ajustar a regulação fisiológica (Malhi et al., 2009; Brum et al., 2019; Wu et al. 2016).

Os resultados demonstraram que houve respostas distintas das florestas secundárias em relação às demais classes florestais. Nessa classe florestal, a produção de folhas teve uma relação inversa com o déficit hídrico, com uma diminuição progressiva na produção de serapilheira com o aumento das condições de seca. Esse resultado pode demonstrar uma estratégia adaptativa diferente nas florestas secundárias em relação às primárias, possivelmente resultante da maior adaptação das espécies desses ecossistemas às extremas secas (Detto et al., 2018). Em geral, as plantas de florestas sucessionais possuem pontos de compensação de alta luminosidade e altas taxas de fotossíntese máxima (Bazzaz & Pickett, 1980).

A despeito dessa diferença de resposta ao déficit hídrico entre florestas primárias e secundárias, em geral, não houve diferenças na produção de serapilheira entre as diferentes classes florestais analisadas. Um estudo anterior, nas mesmas áreas de estudo, também mostrou que os estoques de carbono na serapilheira foram semelhantes entre as classes de distúrbios, possivelmente devido a uma rápida recuperação desses compartimentos diferentemente da biomassa área (Berenguer et al. 2014).

4.2 Efeitos prolongados do El Niño na produção de serapilheira

Os resultados mostram evidências que a seca e as queimadas ocorridas durante o El Niño tenham continuado a influenciar a produção de serapilheira, mesmo após o término desse evento climático extremo. Quando se avaliou somente a estação chuvosa (abril-julho), seguindo o período mais forte do ENSO, foi observada uma queda na produção serapilheira em 2016 em comparação aos demais anos (Fig.3). Com isso, observa-se que a precipitação é um fator limitante para a regulação da queda de serapilheira na Amazônia e em florestas tropicais, reduzindo o estresse hídrico das plantas durante as secas (Tonin et al., 2017; Chave et al., 2010). Além disso, durante grandes secas, as florestas tendem a investir menos na produção de folhas em prol de sua sobrevivência, por isso durante a estação seguinte pode ter ocorrido uma menor queda de folhas (McDowell et al., 2018). Afinal, durante a seca, muitas árvores param a fotossíntese e usam estoques de carboidratos para se manterem vivas, utilizando o máximo de carbono para produção de órgãos reprodutivos (Rowland et al., 2015). Sendo assim, é possível que durante a estação chuvosa aqui estudada, não tenha havido disponibilidade de carbono suficiente para produção de novas folhas, algo que merece atenção científica se quisermos compreender os impactos da seca nas florestas tropicais antropizadas.

4.3 Os efeitos do fogo na produção de serapilheira

Se por um lado, observaram-se possíveis respostas das florestas à seca, não conseguimos evidências fortes de que o fogo influenciou a produção de serapilheira em nenhuma das classes florestais estudadas. Foi encontrada uma menor produção nas florestas que foram queimadas durante o ENSO (Fig. 4), porém, em geral, essas diferenças não foram significativas. A falta de evidências da influência das queimadas na produção de folhas é de certa forma surpreendente, afinal houve alta mortalidade de plantas após ocorrência de incêndios nessas florestas (Barlow & Peres, 2008). Em um estudo experimental em florestas na Amazônia, a produção de serapilheira foi significativamente maior em florestas com distúrbios (queimadas), imediatamente após os incêndios, porém a produção foi estabilizada ao longo do tempo (Brando et al., 2016). É possível que um número maior de sítios no presente estudo aumentasse a capacidade de detectar diferenças entre as áreas. Entretanto, a pesquisa foi restrita ao número de parcelas, porque foram queimadas durante o período de estudo. De qualquer forma, este estudo permitiu aumentar o entendimento das respostas às secas pelas florestas com diferentes níveis de distúrbio e os possíveis impactos das queimadas na produção de serapilheira que constitui um importante componente para o funcionamento das florestas tropicais.

5 CONCLUSÃO

Os resultados obtidos nesse estudo sugerem que as florestas na Amazônia Oriental, apresentam certa resistência aos eventos climáticos extremos. Como pode ser observado, a produção de serapilheira foliar, não foi afetada diretamente pelos distúrbios antrópicos (incêndios e exploração madeireira) prévios sofridos na região. Encontramos que florestas secundárias mostraram um comportamento distinto em resposta à severidade das secas, em comparação às florestas primárias, provavelmente refletindo as adaptações fisiológicas das espécies de plantas nesses ecossistemas.

6 REFERÊNCIAS

- Aragao, L. E. O.C., Malhi, Y., Roman-Cuesta, R. M., Saatchi, S., Anderson, L. O., & Shimabukuro, Y. E. (2007). Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. *Geophysical Research Letters*, 34(7).
- Aragao, L.E.O.C., et al. (2018). 21st Century drought-related fires counteract the decline of Amazon deforestation carbon emissions. *Nat. Commun.* 9, 536. (doi:10.1038/s41467-017- 02771-y)
- Bah, T. (2011). *Inkscape: guide to a vector drawing program.* (Vol. 559). Boston: Prentice Hall.
- Barlow, J. et al. (2007). Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, v. 247, n. 1, p. 91-97.
- Barlow, J.; Peres, C. A. (2008). Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences.* v. 363, n. 1498, p. 1787-1794.

- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.
- Bazzaz, F. A., & Pickett, S. T. A. (1980). Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual review of ecology and systematics*, 11(1), 287-310.
- Berenguer, et al. (2014). A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global change biology*. 20(12), 3713-3726.
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75(5), 1437-1449.
- Brando, P. M., Oliveria-Santos, C., Rocha, W., Cury, R., & Coe, M. T. (2016). Effects of experimental fuel additions on fire intensity and severity: unexpected carbon resilience of a neotropical forest. *Global change biology*, 22(7), 2516-2525.
- Brum, Mauro et al. (2019). Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest. *Journal of Ecology*, v. 107, n. 1, p. 318-333.
- Chave, J. et al. (2010). Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Bio geosciences*. 7, 43–55.
- CIDADE-BRASIL. Município de Santarém. 2016. Disponível em: < <http://www.cidade-brasil.com.br/municipio-santarem.html>>. Acessado em: 22 de fevereiro de 2019.
- Conforth, I. S. (1970). Leaf-fall in a tropical rainforest. *Journal of Applied Ecology* 7:603-608.
- Crawley M. (2002). *Statistical computing: An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons Inc., New York, 772p.
- Da Silva, W. B., Périco, E., Dalzochio, M. S., Santos, M., & Cajaiba, R. L. (2018). Are litterfall and litter decomposition processes indicators of forest regeneration in the neotropics? Insights from a case study in the Brazilian Amazon. *Forest ecology and management*, 429, 189-197. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.020>
- Detto, M., Wright, S. J., Calderón, O., & Muller-Landau, H. C. (2018). Resource acquisition and reproductive strategies of tropical forest in response to the El Niño–Southern Oscillation. *Nature communications*, 9(1), 913.
- DOUGHTY, Christopher E. et al. (2015), Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. *Nature*, v. 519, n. 7541, p. 78.
- Feldpausch, T. R., et al. (2016), Amazon forest response to repeated droughts, *Global Biogeochem. Cycles*, 30, 964–982, doi:10.1002/2015GB005133.
- Funk C et al. (2015). The climate hazards infrared precipitation with stations—a new environmental record for monitoring extremes. *Sci. Data* 2, 150066. doi:10.1038/sdata.2015.66.
- Girardin, C. A. J. et al. (2013). Productivity and carbon allocation in a tropical montane cloud forest in the Peruvian Andes. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), 107–123. doi:10.1080/17550874.2013.820222

INPE-DEGRAD. Disponível em:
<<http://www.obt.inpe.br/OBT/assuntos/programas/amazonia/degrad>>. Acesso em: 22 de fevereiro de 2019 às 18:19.

INPE-PRODES. Disponível em:<
<http://www.obt.inpe.br/OBT/assuntos/programas/amazonia/prodes>>. Acesso em: 22 de fevereiro de 2019 às 18:20

IPCC (2007) Climate Change 2007: Working Group I: The Physical Sciences Basis. Contribution of Working Group 1 to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller), Cambridge University Press, Cambridge.

Jiménez-Muñoz, J. C. *et al.* (2016). Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015–2016. *Sci. Rep.* **6**, 33130; doi: 10.1038/srep33130.

Jimenez, J. C., Barichivich, J., Mattar, C., Takahashi, K., Santamaría-Artigas, A., Sobrino, J. A., & Malhi, Y. (2018). Spatio-temporal patterns of thermal anomalies and drought over tropical forests driven by recent extreme climatic anomalies. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 373(1760), 20170300.

Lanuza, O., Casanoves, F., Zahawi, R. A., Celentano, D., Delgado, D., & Holl, K. D. (2018). Litterfall and nutrient dynamics shift in tropical forest restoration sites after a decade of recovery. *Biotropica*, 50(3), 491-498.

Lenth, R. (2018). Emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. R package version, 1(1).

Luo, X. *et al.* (2018). The impact of the 2015/2016 El Niño on global photosynthesis using satellite remote sensing. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 373: 20170409. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2017.0409>.

Malhi, Y. *et al.* (2009). Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(49), 20610-20615.

McCullagh, P. (2018). *Generalized linear models*. Routledge.

McDowell, N. *et al.* (2018). Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytologist*, 219(3), 851–869. doi:10.1111/nph.15027

Nebel, G., Dragsted, J., & Vega, A. S. (2001). Litter fall, biomass and net primary production in flood plain forests in the Peruvian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 150(1-2), 93–102. doi:10.1016/s0378-1127(00)00683-6

Paudel, Ekananda *et al.* (2015). Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. *Forest Ecology and Management*, v. 353, p. 97-106.

R Core Team (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Reich, P. B. (1995). Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany*, 73(2), 164-174.

Rodrigues, T. E. et al. (2001). Caracterização dos solos da área do planalto de Belterra, município de Santarém, Estado do Pará. Embrapa Amazônia Oriental-Documentos.(INFOTECA-E).

Rowland, L., da Costa, A. C. L., Galbraith, D. R., Oliveira, R. S., Binks, O. J., Oliveira, A. A. R., Meir, P. et al. (2015). Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature*. doi:10.1038/nature15539.

Saleska, S. R., Didan, K., Huete, A. R., & Da Rocha, H. R. (2007). Amazon forests green-up during 2005 drought. *Science*, 318(5850), 612-612.

Sayer, E. J. (2006). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological reviews*, 81(1), 1-31.

Selva, E. C., Couto, E. G., Johnson, M. S., & Lehmann, J. (2007). Litterfall production and fluvial export in headwater catchments of the southern Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 23(03), 329–335.doi:10.1017/s0266467406003956

Silva C.V.J. et al. (2018). Drought induced Amazonian wildfires instigate a decadal scale disruption of forest carbon dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 373: 20180043. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2018.0043>

Silveira, J. M. et al. (2012). The responses of leaf litter ant communities to wildfires in the Brazilian Amazon: a multi-region assessment. *Biodiversity and Conservation*, 22(2), 513–529. doi:10.1007/s10531-012-0426-8

Silver, W. L., Brown, S., & Lugo, A. E. (1996). Effects of changes in biodiversity on ecosystem function in tropical forests. *Conservation Biology*, 10(1), 17-24.1996

Silver, W. L., Hall, S. J., & González, G. (2014) Differential effects of canopy trimming and litter deposition on litterfall and nutrient dynamics in a wet subtropical forest. *Forest ecology and management*, 332, 47-55. 2014

Tonin, A. M. et al. (2017). Plant litter dynamics in the forest-stream interface: precipitation is a major control across tropical biomes. *Scientific reports*, 7(1), 10799.

van Schaik E, Killaars L, Smith NE, Koren G, van Beek LPH, Peters W, van der Laan-Luijkx IT. (2018). Changes in surface hydrology, soil moisture and gross primary production in the Amazon during the 2015/2016 El Nino. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 373: 20180084. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2018.0084>

Wickham, H. (2011). ggplot2. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 3(2), 180-185.

Withey, K. et al. (2018). Quantifying immediate carbon emissions from El Nino-mediated wildfires in humid tropical forests. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 373: 20170312. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2017.0312>

Wu, J. et al. (2016). Partitioning controls on Amazon forest photosynthesis between environmental and biotic factors at hourly to inter-annual time scales. *Global Change Biology*, 23(3), 1240–1257. <https://doi.org/10.1111/gcb.13509>