

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

DAVID JOSÉ DOS SANTOS

**ESTOQUE DE SERRAPILHEIRA GROSSA E NUTRIENTES EM UM MOSAICO DE
FLORESTA SECA NA CAATINGA**

Recife
2019

DAVID JOSÉ DOS SANTOS

**ESTOQUE DE SERRAPILHEIRA GROSSA E NUTRIENTES EM UM MOSAICO
DE FLORESTA SECA NA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Área de Concentração Ecologia e Conservação, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Tabarelli

Recife
2019

Catálogo na fonte:
Bibliotecária Claudina Queiroz, CRB4/1752

Santos, David José dos

Estoque de serrapilheira grossa e nutrientes em um mosaico de floresta seca na Caatinga / David José dos Santos - 2019.

54 folhas: il., fig., tab.

Orientador: Marcelo Tabarelli

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife, 2019.

Inclui referências e anexo.

1. Serrapilheira 2. Caatinga 3. Biomassa vegetal
I. Tabarelli, Marcelo (Orientador) II. Título

581.7

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2020-029

DAVID JOSÉ DOS SANTOS

**ESTOQUE DE SERRAPILHEIRA GROSSA E NUTRIENTES EM UM MOSAICO DE
FLORESTA SECA NA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Área de Concentração Ecologia e Conservação, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

APROVADO EM: 28/02/2019

BANCA EXAMINADORA

Profº Dr. Marcelo Tabarelli (Orientador)

Profª Drª Inara Roberta Leal (Examinadora Interna)

Drª Maria Fabíola Gomes da Silva de Barros

*Dedico ao Aguinaldo, meu pai e
melhor amigo, que mesmo sem
muitas oportunidades, sabia que era
na “sala de aula” que eu iria
encontrar o meu caminho.*

AGRADECIMENTOS

Escrever esta página de agradecimentos, ao término do mestrado, é reviver momentos e pessoas que foram essenciais na minha formação acadêmica e pessoal. É também um receio por esquecer de mencionar alguém, já que muitas pessoas me ajudaram direta ou indiretamente até aqui.

Primeiramente, eu preciso agradecer ao meu orientador, Marcelo Tabarelli, não só por me conceder a ideia do projeto, mas por toda paciência e autonomia que me foi dada durante o curso. Sair da minha zona de conforto não foi fácil, mas conviver com ele é um privilégio. Não é a sua inteligência que o faz um gênio, mas sim, a sua simplicidade.

Agradeço também ao professor Felipe Melo, não apenas pela colaboração direta neste projeto, mas por todos seus ensinamentos durante o curso de Campo da Caatinga e nos seminários do laboratório.

Agradeço à Inara Leal, minha professora desde a graduação. Suas aulas, sempre inspiradoras, despertaram em mim um fascínio pela ecologia. Tenho a honra de tê-la, mais uma vez, como professora no PPGBV e como principal colaboradora das nossas pesquisas. Confesso que às vezes Inara impõe um certo medo, mas ao mesmo tempo é encantador o enorme carinho que ela tem por seus alunos. Te admiro muito, Inara! Ah, prometo que não vou mais esquecer do “X” da imigração x extinção (risos).

Agradeço aos meus amigos Ítalo Rafael e Isabela Raíza por toda força (literalmente) que eles me deram no meu primeiro campo. Pensar na logística e como coletar a serrapilheira de um modo mais eficiente foi pensado em conjunto e eles foram essenciais. Além disso, agradeço em especial à Isabela por todo companheirismo durante esse tempo. Ainda na primeira coleta contei com a ajuda de Ricardo Santos, sempre muito solícito!

A última coleta foi ainda mais especial porque eu pude contar com ajuda de muitas pessoas, agradeço imensamente ao Pedro Santos, Pedro Sena, Jônatas Levi, Jakelyne Sousa, Haymée de Alencar e à Lays Lins. Sou muito grato a vocês! Preciso agradecer especialmente à Lays, uma grande parceira, que foi importante não apenas nas coletas, mas por sempre me motivar ainda mais a ir atrás dos

“porquês” do que eu estava fazendo. Além disso, ela contribuiu com algumas análises estatísticas e com os gráficos do artigo.

Falando em análise estatística, não posso deixar de agradecer à Rodrigo Carmo, Artur Wanderley e ao Bruno Pinho por me darem uma base sobre minhas análises.

Agradeço aos meus amigos do Laboratório de Ecologia Vegetal, em especial a Fabíola Barros, um ser de luz, que, desde a seleção do mestrado, conversar com ela sempre foi confortante pela energia que ela transmite. Além disso, participou da minha coleta em julho e esteve sempre disposta a discutir sobre este trabalho. Agradeço também a Artur Gonçalves por ser sempre solícito, agradeço ainda à Ana Cristiana, Alice Batista, Flávia Oliveira, Renato Vanderlei, Daniele Kulka, Davi Jamelli, Bruno Filgueiras e Gilberto Dias.

Agradeço também aos amigos do Laboratório de Interação Planta-Animal, a todos que já foram citados aqui, e agradeço também à Katherine Haedo e à Ivanice Oliveira. Ivanice me ajudou bastante na reta final do mestrado e é uma amiga que espero manter por perto sempre. Quero agradecer também ao meu amigo Israel Durval por todo incentivo e ajuda que ele me deu durante a seleção do mestrado.

Agradeço a minha família, que descobriu que “doutor é quem tem doutorado” depois que eu ingressei na pós-graduação. Eu precisava explicar o que eu fazia da vida (risos). É uma frase “clichê”, mas a minha família foi minha base motivacional para alcançar meus objetivos durante este curso.

Agradeço à Universidade Federal de Pernambuco e as políticas públicas durante os governos de Lula e Dilma que deram oportunidades de ingresso aos jovens negros e de escolas públicas, como eu, ao ensino superior. Agradeço também ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, em especial, Soraya Melo, Felipe Costa e Elaine Maria. Agradeço também ao nosso querido porteiro do anexo “Seu Paulo” pelos momentos de descontração.

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Desde já, agradeço as considerações da banca examinadora que vai deixar este trabalho ainda melhor.

Por fim, mas não por último, agradeço à Deus! “A fé é a aceitação daquilo que imaginamos ser verdade, mas que não podemos provar”.

“O Sertanejo é, antes de tudo, um forte.”

Euclides da Cunha, em: “Os sertões”.

RESUMO

Na Caatinga, uma floresta seca do nordeste brasileiro, a mudança no uso da terra devido à pressão humana em função da agricultura de corte-e-queima e retirada de biomassa está criando um mosaico de florestas secundárias e maduras perturbadas. Em cenários como esses, a serrapilheira grossa desempenha um papel importante no entendimento da produtividade, ciclagem de nutrientes e regeneração dessas florestas. Neste estudo, nós examinamos o estoque de serrapilheira grossa, os nutrientes associados e seus condicionantes em uma paisagem antrópica de Caatinga. Conduzimos esse estudo no Parque Nacional do Catimbau (Pernambuco, Brasil), em 34 parcelas permanentes com diferentes idades de regeneração, níveis precipitação média anual, biomassa vegetal acima do solo e intensidade de perturbação antrópica crônica. Esses estoques de serrapilheira grossa variam de $698,3 \pm 672,1$ a $857,8 \pm 761,6$ Kg Ha⁻¹ na floresta secundária e na floresta madura, respectivamente. Estes valores representam 4,14% da biomassa vegetal acima do solo nas áreas de floresta madura e 5,22% da biomassa vegetal acima do solo nas áreas de floresta secundária no Catimbau. A concentração média do teor de N, P, K, Ca, Mg e S na serrapilheira grossa foi de 9,07; 0,20; 1,20; 4,81; 0,26 e 1,35 Kg Ha⁻¹, respectivamente. Nossos resultados sugerem que os estoques de serrapilheira grossa e seus nutrientes apresentam enorme variação na floresta seca da Caatinga. Ao contrário do esperado, o estoque de serrapilheira não está relacionado com características do ambiente físico (precipitação média anual e estação do ano), com características da floresta (estágio sucessional e biomassa acima do solo) ou com a perturbação antrópica crônica. Apenas os estoques de alguns nutrientes parecem responder, mas não a perturbação crônica, o que torna a floresta seca da Caatinga um cenário bastante complexo do ponto de vista da produtividade primária líquida, estoques e ciclagem de nutrientes.

Palavras-chave: Biomassa Vegetal Acima do Solo. Caatinga. Estoques de Nutrientes. Florestas Tropicais Secas. Perturbação Antrópica Crônica. Serrapilheira Grossa.

ABSTRACT

In the Caatinga, a dry forest in Northeastern of Brazil, the change in land use due to human pressure by cutting-and-burning agriculture and biomass withdrawal is creating a mosaic of disturbed secondary and mature forests. Scenarios as this, coarse woody debris plays an important role in understanding productivity, nutrient cycling, and regeneration of these forests. In this study, we examined the coarse wood debris stock, the associated nutrients and their drivers in an anthropic Caatinga landscape. We conducted this study in the Catimbau National Park (Pernambuco, Brazil) in 34 permanent plots with different ages, precipitation, plant biomass and intensity of disturbance. These stocks range from 698.3 ± 672.1 to 857.8 ± 761.6 Kg Ha⁻¹ in secondary forest to mature forest, representing 4.14% and 5.22% of aboveground biomass in mature and secondary forest, respectively. The average concentration of N, P, K, Ca, Mg and S content in the coarse woody debris was 9.07; 0.20; 1.20; 4.81; 0.26 and 1.35 Kg Ha⁻¹, respectively. Our results suggest that stocks of coarse woody debris and nutrients present enormous variation in the Caatinga dry forest. In contrast to the expected, the nutrients stocks are not related to characteristics of the physical environment (annual mean precipitation and season), with characteristics of the forest (successional stage and biomass aboveground) or chronic anthropic disturbance. Only stocks of some nutrients responding, but not the chronic disturbance, which makes the Caatinga dry forest a very complex scenario from the point of view of net primary productivity, stocks and nutrient cycling.

Keywords: Caatinga. Chronic Anthropic Disturbance. Coarse Woody Debris. Biomass Aboveground. Dry Tropical Forest. Nutrient Stocks.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Mapa com a localização do Parque Nacional do Catimbau (PARNA-Catimbau) situado na região nordeste do Brasil. O mapa também apresenta a localização das 34 parcelas usadas neste estudo.....**28**
- Figura 2** – Estoque de serrapilheira grossa (média $\pm$ desvio padrão) em florestas em regeneração durante as estações seca e chuvosa. Valores com letras diferentes são estatisticamente significantes pelo teste de Tukey ($p < 0,05$); letras maiúsculas (estágio de sucessão) e letras minúsculas (estações).....**32**
- Figura 3** – Estoque de nutrientes na serrapilheira grossa (média $\pm$ desvio padrão) em florestas em regeneração durante as estações seca e chuvosa. Valores com letras diferentes são estatisticamente significantes pelo teste de Tukey ($p < 0,05$); letras maiúsculas (estágio de sucessão) e letras minúsculas (estações).....**34**
- Figura 4** – Relação dos estoques de macronutrientes (K, Ca e P) na serrapilheira grossa com as variáveis preditoras (idade e biomassa vegetal acima do solo). (A) relação de K com a idade da floresta em regeneração na estação seca ($p = 0,01$ e $r^2 = 0,31$). (B) relação de Ca com a biomassa vegetal acima do solo durante a estação seca ($p = 0,05$ e $r^2 = 0,24$). (C) relação do P com a biomassa vegetal acima do solo durante a estação chuvosa ($p = 0,01$ e $r^2 = 0,24$)**36**

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Valores do modelo de regressão linear múltipla entre o estoque de serapilheira e as variáveis preditoras**33**

Tabela 2 – Valores do modelo de regressão linear múltipla entre o estoque de nitrogênio na serrapilheira grossa e as variáveis preditoras.....**35**

Tabela 3 – Valores do modelo de regressão linear múltipla entre os estoques de fósforo, potássio, cálcio, magnésio e enxofre na serrapilheira grossa nas diferentes estações do ano e as variáveis preditoras. (*) representa valores significativos.....**46**

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	14
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	15
2.1	A SERRAPILHEIRA GROSSA E SUAS IMPLICAÇÕES NA PRODUTIVIDADE FLORESTAL.....	15
2.2	O IMPACTO DAS PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS NOS ESTOQUES DE SERRAPILHEIRA GROSSA.....	17
2.3	FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS: A CAATINGA COMO UM CENÁRIO DE ESTUDO.....	19
3	ESTOQUE DE SERRAPILHEIRA GROSSA E NUTRIENTES EM UM MOSAICO DE FLORESTA SECA NA CAATINGA.....	21
4	CONCLUSÃO.....	49
	REFERÊNCIAS.....	49
	ANEXO A- NORMAS DA REVISTA PARA SUBMISSÃO.....	53

1 INTRODUÇÃO

As árvores desempenham um importante papel ecológico que dura muito além do que sua expectativa de vida. A serrapilheira grossa pode ser compreendida como árvores mortas, troncos, galhos ou detritos lenhosos que exerce um papel importante no estoque de carbono e reserva de nutrientes, além de fornecer habitat para organismos decompositores. Além disso, a serrapilheira também desempenha um papel integral no fluxo de energia, ciclagem de nutrientes e, conseqüentemente, na produtividade dos ecossistemas florestais.

A serrapilheira grossa libera carbono, nitrogênio, fósforo e outros nutrientes de forma gradual ou tardia durante o curso da sua decomposição, podendo, portanto, fertilizar o solo e promover produtividade primária líquida. Além de proteger o ecossistema das perdas de nutrientes relacionadas a distúrbios antrópicos e manter a biodiversidade, a estabilidade e o equilíbrio do ecossistema florestal

Apesar de desempenhar funções essenciais, os detritos lenhosos grossos ainda continuam sendo pouco compreendidos e quantificados em florestas tropicais, em particular nas florestas secas. A disponibilidade desses estoques pode estar associada a diversos fatores, principalmente, a taxa de entrada por biomassa vegetal acima do solo e a saída por decomposição, controlada pelo clima.

Nas florestas tropicais sazonalmente secas, a perturbação antrópica crônica pode afetar diretamente o estoque desses detritos lenhosos, seja pela extração seletiva de madeira, retirada de lenha, ou ainda pela agricultura de corte e queima. A Caatinga está imersa nesse cenário de perturbação antrópica crônica, que além de afetar as comunidades vegetais lenhosas, ameaça a floresta seca que mais suporta diversidade e riqueza biológica.

Nesta dissertação, quantificamos os estoques de serrapilheira grossa e nutrientes em uma paisagem antropizada de Caatinga, além disso, nós investigamos como a perturbação antrópica crônica, a biomassa vegetal acima do solo, a precipitação e a idade das florestas podem controlar esses estoques. Essa dissertação contribui com o conhecimento teórico sobre a importância ecológica da serrapilheira grossa para a Caatinga, além de implicações futuras no entendimento deste ecossistema.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 A SERRAPILHEIRA GROSSA E SUAS IMPLICAÇÕES NA PRODUTIVIDADE FLORESTAL

As primeiras evidências científicas sobre a importância ecológica da serrapilheira grossa para a ciclagem de nutrientes e, conseqüentemente, produtividade florestal, surgiram quando GRAHAM (1925) observou pela primeira vez que os resíduos lenhosos (i.e. troncos, galhos ou árvores mortas) eram uma unidade ecológica essencial no ecossistema florestal. Depois disso, muitos estudos focaram na dinâmica de nutrientes e o seu papel na sucessão e na produtividade florestal, por exemplo, PRITCHETT (1979) observou uma diminuição gradativa da produtividade primária líquida de uma floresta temperada após a remoção de lenha para uso doméstico. Achados extensos sobre as funções da serrapilheira grossa foram realizados nos últimos 30 anos, HARMON et al., (1986) publicaram uma revisão abrangente sobre esse assunto, que marcou o estabelecimento da ecologia da serrapilheira grossa como um assunto de relevância científica.

Desde então, a serrapilheira grossa pode ser definida como resíduo lenhoso grosso, galhos, troncos ou até mesmo árvores mortas, geralmente com diâmetro a partir de 2,8 centímetros (HARMON et al., 1986). Diversos fatores bióticos e abióticos estão associados a produção desses resíduos lenhosos grossos, seja por competição de crescimento entre árvores, senescência, interferências naturais (e.g. vento, chuva, fogo, raios) ou por interferências humanas, como a extração de madeira (YAN; WANG; HUANG, 2006; YUAN et al., 2017). O estoque da serrapilheira grossa pode representar um componente estrutural importante nas florestas, servindo, por exemplo, como uma local para germinação de sementes (GRAY; SPIES, 1997), ou até mesmo fornecer habitat para alguns animais (CZARNECKA, 2016; TIMOTHY; KOMOROSKI, 2004) e microorganismos decompositores (AMARANTHUS et al., 1994). Além disso, a serrapilheira grossa também desempenha um papel integral no fluxo de matéria, energia e ciclagem de nutrientes nos ecossistemas florestais, sendo considerada uma reserva de carbono e nutrientes que são liberados durante o curso da sua decomposição, de forma gradual ou tardia, agindo como um “fertilizante químico” natural aumentando a produtividade do solo (HOLUB et al., 2001; JANISCH et al., 2002; TURNER et al.,

1995). Portanto, o acúmulo de nutrientes na serrapilheira grossa pode melhorar a fertilidade do solo, proteger o ecossistema de perdas de nutrientes relacionadas distúrbios e promover a regeneração natural após perturbação antrópica (EATON; LAWRENCE, 2006), além de manter a biodiversidade, estabilidade e equilíbrio do ecossistema florestal (HARMON; FERRELL; FRANKLIN, 1990; MCWINN; CROSSLEY JR, 1996).

Existe uma variedade de métodos para estimar a produtividade primária líquida (PPL) de um ecossistema, dentre esses, a quantificação dos estoques e fluxos da serrapilheira grossa representa uma medida direta de PPL (JIA-BING et al., 2005). Uma grande parte da produtividade líquida está associadas ao ganho de biomassa vegetal acima do solo, e nesse sentido, a serrapilheira grossa representa uma fração significativa dessa biomassa que, apesar da grande variação entre as florestas, pode representar cerca de 30% em algumas florestas tropicais (por exemplo, CLARK et al., 2002; GALE, 2000). Adicionalmente, a serrapilheira grossa representa cerca de 20-40% do estoque de carbono e 12% da respiração total acima do solo (HARMON & SEXTON, 1996; PALACE et al., 2007). Acredita-se que se essa taxa de respiração da serrapilheira grossa não estiver incluída, possa haver uma superestimação da PPL ou do *turnover* de Carbono nesses ecossistemas florestais (TURNER et al., 1995). Por exemplo, em uma floresta Amazônica, os resíduos lenhosos grossos responderam por mais de 25% do estoque de C acima do solo e taxa de respiração era de aproximadamente 630 g/m², excedendo o valor médio da taxa da queda da serrapilheira fina (i.e. folhas), uma medida importante de PPL, que representou apenas 570 g/m² (RICE et al., 2004).

Embora as florestas tropicais cubram menos de 10% da cobertura florestal da superfície terrestre, elas estão entre os ecossistemas mais produtivos da Terra, sendo responsáveis por cerca de um terço da produtividade primária líquida global, e um quarto da biomassa vegetal (FIELD et al., 1998; POORTER et al., 2015). Além de serem poderosos sumidouros de carbono, atuam diretamente na regulação climática (POORTER et al., 2015). A estocagem da PPL em diferentes tecidos da biomassa vegetal, e por consequência, na serrapilheira grossa, corresponde como base energética para vários serviços ecossistêmicos (MALHI et al., 2011), ou ainda, podem ser utilizadas como produtos florestais (e.g. madeira, lenha, carvão) que são

explorados para fins comerciais ou subsistência humana (SANCHEZ-AZOFEIFA et al., 2013).

São diversos os fatores que controlam os estoques de serrapilheira grossa nas florestas tropicais. PALACE et al., (2012) publicaram uma revisão sobre os principais fatores que podem influenciar os estoques de serrapilheira grossa nas florestas tropicais, entre eles, os fatores climáticos e edáficos têm um papel essencial nos ecossistemas florestais. Geralmente, florestas mais úmidas e sobre solos férteis, tendem a ser mais produtivas, embora o estoque sobre o solo possa ser menor devido a uma rápida decomposição. Fatores edáficos não menos importantes como a topografia influem nas distâncias de residências urbanas e ,portanto, nos estoques de serrapilheira grossa (GALE, 2000). Além disso, as perturbações influenciam diretamente nos estoques dos detritos lenhosos nas florestas tropicais, seja pela mortalidade de árvores causadas por algum distúrbio natural (como fogo, raios ou ventos fortes) ou por perturbações humanas como a extração de madeira, conversão da floresta para agricultura ou retirada da serrapilheira como lenha (EATON; LAWRENCE, 2009; YUAN et al., 2017). Todavia, a dinâmica dos estoques de serrapilheira grossa nas florestas tropicais em relação à condicionantes como perturbação antrópica, fatores climáticos ou edáficos permanece pouco compreendido e quantificados nas florestas tropicais.(PALACE et al., 2012).

2.2 O IMPACTO DAS PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS NOS ESTOQUES DE SERRAPILHEIRA GROSSA

Todos os ecossistemas estão sujeitos à perturbação, sendo essa definida de acordo com BRAWN et al., (2001) como um processo ecológico capaz de determinar a formação de mosaicos ambientais com diferentes estágios sucessionais, padrões de estruturação da heterogeneidade ambiental, aumentando a β diversidade e rotatividade de espécies entre locais ou diferentes manchas. As perturbações podem ocorrer de forma natural, mais comumente denominadas de distúrbios (e.g. formação de clareiras) ou por efeito antrópico. Os regimes de distúrbios naturais tendem a ter efeitos positivos, influenciando diretamente nos padrões de funcionamento dos ecossistemas e na natureza de seus organismos, populações e

processos ecológicos (ALLISON, 2004; HOBBS; HUENNEKE, 1992; PICKETT, 1985). Distúrbios, como alguns incêndios florestais naturais, podem ser benéficos aos ciclos biogeoquímicos em alguns ecossistemas. E nesse cenário de distúrbio natural, a serrapilheira grossa desempenha um papel importante, por exemplo, KNAPP et al. (2005) observaram que a serrapilheira grossa consegue controlar os níveis de combustão e desempenha um papel importante em florestas suscetíveis a incêndio além de manter o habitat pós-incêndio para alguns microorganismos.

No entanto, atualmente, a maioria dos ecossistemas do mundo vem sendo impactados por perturbações de origem antrópica. Ao contrário dos distúrbios naturais, as perturbações antrópicas podem ocorrer de forma mais intensa no tempo (i.e. perda imediata de biomassa), sendo essa definida como perturbação antrópica aguda (BARLOW et al., 2016) ou ainda por regimes menos intensos, porém de forma contínua (e.g. remoção de lenha, e produtos florestais não-madeireiros) denominadas como perturbação antrópica crônica (SINGH, 1998). As perturbações crônicas são mais disseminadas em países em desenvolvimento à medida em que as paisagens naturais são ocupadas pelas populações humanas e suas atividades econômicas e/ou de subsistência como agricultura e a pecuária extensiva (DAVIDAR et al., 2010; MARTORELL & PETERS, 2009; SINGH, 1998).

As perturbações antrópicas crônicas implicam na redução da biomassa vegetal acima de solo (SOUZA et al., 2019), causando a degradação e fragmentação de habitats e, por consequência, na sua capacidade de prover bens e serviços relacionado à biomassa (WRIGHT, 2010). Adicionalmente, esse tipo de perturbação causa uma redução e empobrecimento taxonômico e filogenéticos de espécies lenhosas (RIBEIRO et al., 2015, 2016). Além desses, os efeitos das perturbações antrópicas crônicas, como a retirada de lenha (i.e serrapilheira grossa), podem influenciar na disponibilidade de nutrientes no solo, retardando os processos de regeneração natural florestal (EATON; LAWRENCE, 2006) e diminuindo a produtividade primária líquida (BONAL et al., 2016). Essas perturbações podem afetar diretamente os estoques da serrapilheira grossa, embora este seja um tema que carece de mais investigações, principalmente em florestas secas onde a perturbação antrópica crônica é mais difundida em comparação as florestas úmidas. (KISSING; POWERS, 2010).

2.3 FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS: A CAATINGA COMO UM CENÁRIO DE ESTUDO

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS sensu PENNINGTON et al., 2009) estão localizadas em regiões com estações secas e úmidas alternadas, onde essa estação seca pode ser caracterizada por variar de 2-6 meses, com uma precipitação menor que 100 mm. (ALLEN et al., 2017; MURPHY, 1986). No entanto, existem evidências que os regimes de chuva nessas florestas estão mudando e grande parte por conta de forças antropogênicas (CHADWICK et al., 2016; GREVE et al., 2014). Modelos climáticos futuros preveem a diminuição da precipitação e aumentos dos períodos de seca (e.g. CHADWICK et al., 2016; DUFFY et al., 2015; MALONEY et al., 2014). Pouco se sabe sobre os efeitos das mudanças climáticas nas florestas secas. Porém, ALLEN et al. (2017) publicaram uma revisão abrangente das perspectivas futuras de como a variabilidade nos regimes de precipitação, bem como a intensidade do período de seca, podem afetar negativamente os processos biológicos em diferentes escalas nas FTSS.

Apesar de apresentar essa grande variação, os estoques de serrapilheira grossa e nutrientes estão associados aos regimes de precipitação e aos gradientes sucessionais, por exemplo, em uma floresta seca na península de Yucatán-México (Veja LAWRENCE, 2005). Em outro estudo, CAMPO & MERINO (2016) documentaram que ao longo de um gradiente de precipitação, a limitação de nitrogênio era mais forte em locais com menos precipitação, enquanto a limitação de fósforo aumentava com a precipitação média anual. Outro fator importante nessas florestas pode estar associado a magnitude da decomposição da serrapilheira controlada pelo tempo e pelos regimes de precipitação (ANAYA et al., 2012), por exemplo, CAMPO & MERINO, (2016) verificaram em uma FTSS que as taxas de entrada de serrapilheira grossa aumentavam gradativamente em áreas com maior precipitação. Da mesma forma, a relação entre C, N e P variam de acordo com a sazonalidade, por exemplo, na estação seca há um maior acúmulo de C em relação a N e P, e durante a estação chuvosa há uma maior mineralização de N e P e imobilização desses nutrientes na biomassa (ANAYA et al., 2007; AUSTIN et al., 2004; BEJARANO et al., 2014). Portanto, os efeitos das mudanças da precipitação afetam diretamente a produtividade das florestas secas, e consequentemente, nos estoques de serrapilheira grossa e nutrientes. Além de serem “ameaçadas” pelas

mudanças climáticas (ALLEN et al., 2017), as florestas tropicais sazonalmente secas estão imersas em paisagens onde predominam as perturbações antrópicas de origem crônica (SINGH, 1998). A remoção ativa dos produtos florestais (e.g lenha e extração madeireira) nas FTSS podem resultar em perda da biodiversidade (RITO, 2017) e na diminuição da produtividade florestal nesses ecossistemas (EATON; LAWRENCE, 2006; SOUZA et al., 2019).

A Caatinga representa o maior bloco de floresta seca no continente americano e é umas das florestas secas mais ricas em termos de espécies (LEAL et al., 2005; SILVA et al., 2017;). Ocupa 912.529 km² da região nordeste e parte do sudeste, representando cerca de 10% do território brasileiro (LEAL et al., 2005). A Caatinga suporta cerca de 27 milhões de pessoas, em grande parte de baixa renda financeira e dependentes dos recursos da floresta para sua subsistência, o que resultou em uma lenta degradação ao longo do tempo (AB'SÁBER, 1999; DAVIDAR et al., 2010; LEAL et al., 2005). Evidências sugerem que desde o século XVI essa degradação gradativa está associada, principalmente, por eventos de perturbação antrópica crônica como a remoção de lenha, extração seletiva de madeira, agricultura e a criação extensiva de gados e caprinos (veja COIMBRA FILHO, 1996; LEAL et al., 2005). Essas perturbações crônicas na Caatinga causaram impactos negativos sobre a biodiversidade em todos os níveis de organização ecológica (RIBEIRO et al., 2015; RITO; TABARELLI; LEAL, 2017; SOUZA et al., 2019).

O uso de lenha no Brasil representa a terceira maior fonte energética residencial (EMPRESA DE PESQUISA ENERGÉTICA, 2017). Além disso, a lenha representa o principal produto extraído como produto florestal na Caatinga (GARIGLIO et al., 2010), seja para uso como combustível doméstico, fins comerciais ou ainda na utilização na produção de cercas (RAMOS et al., 2008). Pouco se sabe sobre esses impactos nos estoques de serrapilheira grossa, visto que a serrapilheira grossa pode ser representada em forma de lenha como um produto florestal (HARMON et al., 1986). Todavia, esses impactos refletem na remoção de compartimentos dos estoques de nutrientes na Caatinga (KAUFFMAN et al., 1993), que neste contexto ecológico, pode ocasionar uma diminuição significativa da produtividade e, em associação com outras perturbações antrópicas crônicas, podem induzir a um aumento de áreas desertificadas nessa floresta seca (TABARELLI et al., 2017).

3 ARTIGO

ESTOQUE DE SERRAPILHEIRA GROSSA E NUTRIENTES EM UM MOSAICO DE FLORESTA SECA NA CAATINGA

Forest Ecology and Management

Estoques de serrapilheira grossa e nutrientes em um mosaico de floresta seca na Caatinga

David José dos Santos ¹, Marcelo Tabarelli ^{1,*}

¹ Centro de Biociências, Departamento de Botânica, Laboratório de Ecologia Vegetal Aplicada, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE 50.670-901, Brasil.

*Autor para correspondência. E-mail: mtrelli@ufpe.br

Palavras-chave: Biomassa Vegetal Acima do Solo. Caatinga. Estoques de Nutrientes. Florestas Tropicais Secas. Perturbação Antrópica Crônica. Serrapilheira Grossa.

RESUMO

Na Caatinga, uma floresta seca do nordeste brasileiro, a mudança no uso da terra devido à pressão humana em função da agricultura de corte-e-queima e retirada de biomassa está criando um mosaico de florestas secundárias e maduras perturbadas. Em cenários como esses, a serrapilheira grossa desempenha um papel importante no entendimento da produtividade, ciclagem de nutrientes e regeneração dessas florestas. Neste estudo, nós examinamos o estoque de serrapilheira grossa, os nutrientes associados e seus condicionantes em uma paisagem antrópica de

Caatinga. Conduzimos esse estudo no Parque Nacional do Catimbau (Pernambuco, Brasil), em 34 parcelas permanentes com diferentes idades de regeneração, níveis precipitação média anual, biomassa vegetal acima do solo e intensidade de perturbação antrópica crônica. Esses estoques de serrapilheira grossa variam de $698,3 \pm 672,1$ a $857,8 \pm 761,6$ Kg Ha⁻¹ na floresta secundária e na floresta madura, respectivamente. Estes valores representam 4,14% da biomassa vegetal acima do solo nas áreas de floresta madura e 5,22% da biomassa vegetal acima do solo nas áreas de floresta secundária no Catimbau. A concentração média do teor de N, P, K, Ca, Mg e S na serrapilheira grossa foi de 9,07; 0,20; 1,20; 4,81; 0,26 e 1,35 Kg Ha⁻¹, respectivamente. Nossos resultados sugerem que os estoques de serrapilheira grossa e seus nutrientes apresentam enorme variação na floresta seca da Caatinga. Ao contrário do esperado, o estoque de serrapilheira não está relacionado com características do ambiente físico (precipitação média anual e estação do ano), com características da floresta (estágio sucessional e biomassa acima do solo) ou com a perturbação antrópica crônica. Apenas os estoques de alguns nutrientes parecem responder, mas não a perturbação crônica, o que torna a floresta seca da Caatinga um cenário bastante complexo do ponto de vista da produtividade primária líquida, estoques e ciclagem de nutrientes.

Palavras-chave: Biomassa Vegetal Acima do Solo. Caatinga. Estoques de Nutrientes. Florestas Tropicais Secas. Perturbação Antrópica Crônica. Serrapilheira Grossa.

53 INTRODUÇÃO

54 A serrapilheira grossa pode ser definida como os detritos lenhosos grossos
55 acumulados no solo da floresta. Ou seja, troncos, galhos ou pedaços de madeiras
56 que são produzidos pelas árvores e arbustos, mas posteriormente descartados via
57 morte natural ou por interferência humana (e.g corte de árvores) (HARMON et al.,
58 1986; YAN; WANG; HUANG, 2006; YUAN et al., 2017). Como uma unidade
59 ecológica, esses detritos lenhosos desempenham um papel importante no
60 funcionamento dos ecossistemas florestais, sendo considerados uma medida de
61 produtividade primária líquida da floresta (JANISCH & HARMON, 2002).
62 Objetivamente, a serrapilheira grossa desempenha um papel importante no fluxo de
63 energia e na ciclagem de nutrientes (GANJEGUNTE et al., 2004; WILCKE et al.,
64 2005), sendo considerada como um estoque de nutrientes de curto prazo e uma
65 fonte de energia e nutrientes a longo prazo (HARMON et al., 1986).

66 Durante o curso de sua decomposição, seja de forma gradual ou tardia, a
67 serrapilheira grossa libera carbono e nutrientes essenciais como nitrogênio e fósforo
68 (MACKENSEN; BAUHUS, 2003; ZHOU et al., 2007). Dessa maneira, a serrapilheira
69 grossa favorece a fertilidade do solo, um dos *drivers* da produtividade do
70 ecossistema florestal e, conseqüentemente, favorece o ganho de biomassa florestal
71 (JANISCH; HARMON, 2002). Do ponto de vista da dinâmica florestal, a
72 disponibilização de nutrientes contribui, de forma significativa, para a regeneração
73 natural após algum distúrbio, o que reduz a perda de nutrientes via erosão ou
74 lixiviação (WEI et al., 1997; YUAN et al., 2017; ZIMMERMAN et al., 1995).
75 Serrapilheira grossa também representa produtos florestais, como a lenha e, desta
76 forma, sua produção pode ser considerada um serviço ecossistêmico.

77 No caso das florestas tropicais, a produtividade primária líquida e,
78 consequentemente, a produção de serapilheira, depende de vários fatores, entre
79 eles a fertilidade do solo, a precipitação, a sazonalidade e a temperatura média
80 anual (CLARK & CLARK, 1999; MALHI, 2012; MURPHY & BOWMAN, 2012).
81 Florestas mais úmidas e sobre solos férteis tendem a ser mais produtivas, embora o
82 estoque sobre o solo possa ser pequeno devido à decomposição rápida. Todavia, no
83 caso das florestas tropicais sazonalmente secas (STFS sensu PENNINGTON et al.,
84 2009), as perturbações humanas podem afetar tanto a produção de serapilheira
85 grossa quanto seu acúmulo no chão da floresta, embora este seja ainda um tema
86 praticamente inexplorado na ecologia dessas florestas. De fato, a maioria das
87 florestas secas suporta populações humanas bastante dependentes de recursos
88 florestais, como os nutrientes da floresta para produzir grãos, mas também lenha,
89 madeira, forragem para os animais domésticos e outros tantos produtos florestais
90 não madeireiros (FISHER et al., 2014). Esta remoção contínua/frequente de
91 pequenas porções de biomassa florestal tem sido referida como perturbação
92 antrópica crônica (SINGH, 1998). Já existem muitas evidências para as florestas
93 secas, em especial para a Caatinga, sobre os impactos impostos pelas perturbações
94 crônicas em diferentes níveis de organização ecológica, principalmente nos níveis
95 de população de comunidade (e.g. OLIVEIRA et al., 2017; RIBEIRO-NETO et al.,
96 2016; RIBEIRO et al., 2015). No nível de ecossistema, há alguma evidência de que
97 as perturbações antrópicas crônicas implicam na diminuição da produtividade
98 primária líquida (BONAL et al., 2016) e na perda dos serviços ecossistêmicos
99 relacionados à biomassa, tais como: proteção do solo, absorção e armazenamento
100 de nutrientes e fornecimento de água, além da escassez de produtos florestais não-
101 madeireiros (FOLEY et al., 2005; PANDIT & THAPA, 2003).

A Caatinga representa o maior bloco de floresta seca no continente americano e é umas das florestas secas mais ricas em termos de espécies (LEAL et al., 2005, SILVA, et al., 2017). Assim como em outras florestas secas, a Caatinga suporta populações rurais de baixa renda e dependentes dos recursos da floresta para subsistência (AB'SÁBER, 1999; DAVIDAR et al., 2010). Coleta de lenha, extração seletiva de madeira, uso da vegetação como forragem para animais domésticos (i.e. pecuária extensiva) e agricultura de corte-e-queima são perturbações crônicas comuns, com impactos negativos sobre a biodiversidade em todos os níveis de organização ecológica (RIBEIRO et al., 2015, TABARELLI et al., 2017, SOUZA et al. 2019). O uso de lenha no Brasil representa a terceira maior fonte energética residencial (EMPRESA DE PESQUISA ENERGÉTICA 2017) e está associada ao contexto socioeconômico de populações rurais que dependem desse recurso natural para subsistência (SPECHT et al., 2015). Neste contexto ecológico, existe a hipótese de que, em conjunto, essas variadas fontes de perturbações possam levar a floresta seca à desertificação (TABARELLI et al., 2017). Todavia, ainda há uma lacuna de informações sobre o papel das perturbações crônicas sobre a produtividade da floresta e os padrões de estoque e ciclagem de nutrientes, aspectos fundamentais para entender o processo de desertificação ou mudança da floresta em direção a outros estágios alternativos estáveis (sensu TABARELLI et al., 2008).

Neste estudo, nós examinamos o estoque de serapilheira grossa, os nutrientes associados e seus condicionantes em uma paisagem antrópica de Caatinga, no nordeste do Brasil. Especificamente, o estoque acumulado de serapilheira e nutrientes foi quantificado em um mosaico de vegetação florestal, incluindo áreas de floresta madura e florestas secundárias com diferentes idades ou tempo de

abandono; i.e. mosaico criado pela agricultura de subsistência. Além do estágio sucessional estas florestas estavam expostas a diferentes níveis de perturbação antrópica crônica e níveis de precipitação média anual. Nós testamos a hipótese de que serapilheira grossa e os estoques de nutrientes dependem da precipitação média anual, biomassa florestal acima do solo, idade da floresta ou tempo de regeneração e, principalmente, do nível ou intensidade da perturbação antrópica crônica.

MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau, localizado entre as coordenadas geográficas 8°24'00" e 8°36'35" Sul e 37°09'30" e 37°14'40" Oeste. O parque compreende uma área de 607 km² entre as cidades de Buíque, Tupanatinga e Ibimirim no estado de Pernambuco, Brasil (Figura 1). O clima é semiárido com temperatura média anual de 23°C e uma pluviosidade média anual variando entre 650 e 1100 mm (Sociedade Nordestina de Ecologia, 2002). O solo predominante na área é arenoso (cerca de 70% da área de areias quartzosas), mas os planossolos (15% da área) e os litossolos (15% da área) também estão presentes (Sociedade Nordestina de Ecologia, 2002); de forma geral são solos muito pobres em nutrientes. No parque predomina a floresta seca de Caatinga, com arbustos e árvores pertencentes, principalmente, às famílias Fabaceae, Euphorbiaceae e Boraginaceae (RITO et al., 2017).

O Catimbau tornou-se um parque nacional em 2002, porém, as pessoas que residiam na época não foram indenizadas e o parque permanece (após 16 anos) habitado por populações rurais pouco assistidas por políticas públicas e que dependem dos recursos naturais, particularmente os da floresta, para a subsistência.

As principais atividades do uso da terra na região incluem a agricultura de corte-e-queima, pecuária (principalmente por caprinos e bovinos), extração de madeira, coleta de lenha, caça e coleta de plantas com fins medicinais (RIBEIRO et al., 2015; RITO et al., 2017). As somas dessas atividades implicam em impactos severos, como a redução da biomassa florestal acima do solo e a proliferação de plantas adaptas a perturbações (RITO et al., 2017; SOUZA et al. 2018).

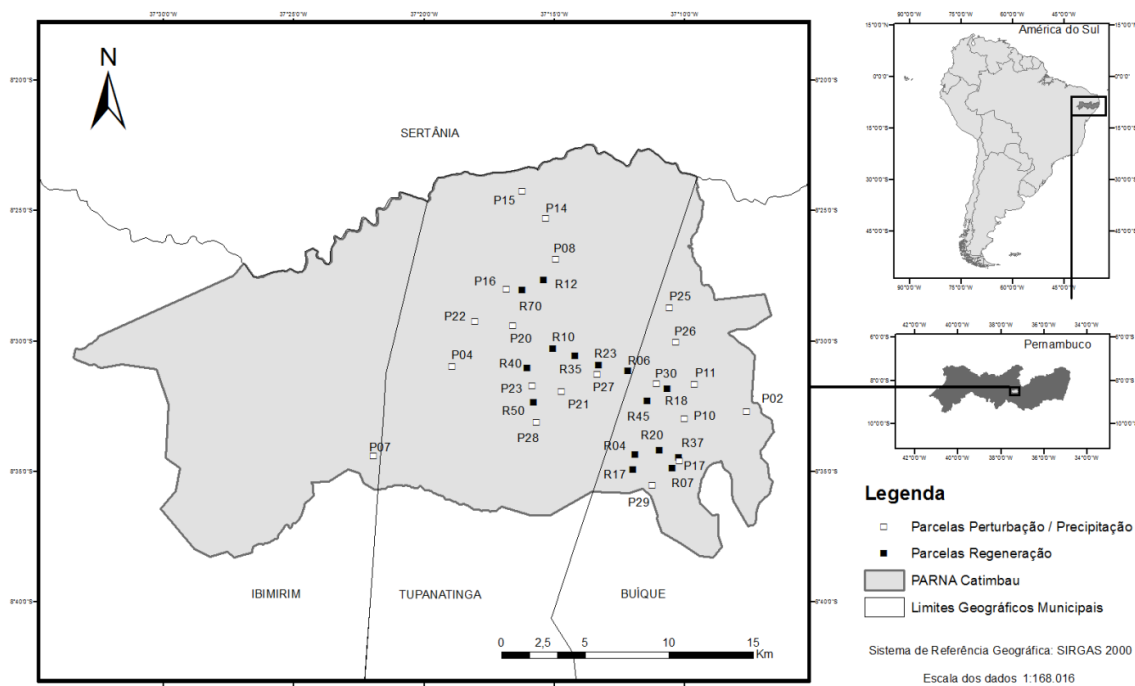


Figura 1. Mapa com a localização do Parque Nacional do Catimbau (PARNA-Catimbau) situado na região nordeste do Brasil. O mapa também apresenta a localização das 34 parcelas usadas neste estudo.

Desenho amostral

O estudo foi realizado em 34 parcelas permanentes do Programa Ecológico de Longa Duração (PELD)- Catimbau (www.peldcatimbau.org), dentre estas 34 parcelas, 15 corresponde a florestas em regeneração e 19 florestas maduras. Para todas as parcelas nós obtivemos informações sobre (1) a precipitação média anual, (2) a biomassa vegetal acima do solo, (3) o índice de distúrbio antrópico crônico e

(4) idade de regeneração da floresta. A precipitação média anual para cada parcela foi obtida através do banco de dados do *WordClim*, onde os valores variaram de 510 a 940 mm anual (CÂMARA et al., 2018; RITO, 2017).

A biomassa vegetal acima do solo para cada parcela foi estimada por Souza et al. (2018), adotando um modelo alométrico desenvolvido previamente para a floresta seca de Caatinga (ver SAMPAIO & SILVA, 2005; e SOUZA et al., 2018). A biomassa vegetal acima do solo das 34 parcelas permanentes variou, em média, de $14,68 \pm 10,52 \text{ Mg ha}^{-1}$ em áreas de florestas secundárias para $38,81 \pm 25,08 \text{ Mg Ha}^{-1}$ em áreas de florestas maduras. Nos baseamos nesses dados para verificar a quantidade de serrapilheira grossa em função da biomassa vegetal.

As informações sobre distúrbio antrópico crônico para cada parcela foram calculados por ARNAN et al. (2018), utilizando medidas indiretas baseadas no contexto geográfico (proximidade de residência, proximidade de vila e proximidade com estrada), medidas indiretas baseadas no contexto sócio ecológico (número de pessoas, quantidade de caprinos, quantidade de gados e uso de lenha por família) e medidas diretas (comprimento da trilha de caprinos, quantidade de fezes de caprinos, quantidade de fezes de gados, extração de madeira viva e coleta de lenha). Baseado nessas medidas os autores sintetizaram três índices de perturbações antrópicas: (1) pressão relacionada ao gado, (2) extração de madeira e (3) pressão por pessoas. Os três índices de pressão de perturbação foram então integrados em um índice global multi-métrico totalmente integrado (CAD). As variáveis que não estavam correlacionadas foram integradas em uma análise de componentes principais (PCA). O índice CAD geral variou de 0 (menor pressão de perturbação) a 100 (maior pressão de perturbação) (ARNAN et al., 2018)

As idades das parcelas foram estabelecidas a partir do tempo de abandono após a agricultura de corte-e-queima conforme PAULA (2017) e BARROS (2018). O tempo de abandono de cada área em regeneração (15 no total) foi determinado por meio de entrevistas semiestruturadas com moradores locais e apresentaram idades entre 4 a 70 anos. Para as áreas de floresta madura (19 parcelas), nós consideramos uma idade de 150 anos, conforme adotado por SOUZA et al. (2019).

Amostragem da serrapilheira grossa

A amostragem da serrapilheira grossa foi realizada em dois períodos: início da estação seca (janeiro) e final da estação chuvosa (julho) de 2018. Durante a primeira amostragem na estação seca, em cada parcela permanente (34 parcelas no total), marcamos um transecto de 40 m² e coletamos toda serrapilheira grossa com diâmetro superior a 2 cm. O material coletado foi secado em estufa a 65°C até atingir um peso constante (em média 3 dias). Após a secagem, nós pesamos as amostras e obtivemos os valores da biomassa (em quilogramas) da serrapilheira grossa e depois convertimos esse valor em Kg Ha⁻¹. Para cada parcela, os detritos lenhosos foram triturados no moinho tipo Wiley, tomando o cuidado de homogeneizar toda a amostra. Extraímos o pó desses detritos lenhosos para ser analisado o teor de macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg e S) de cada amostra. No sentido de ampliar nosso esforço amostral, fizemos a segunda coleta durante a estação chuvosa em uma área 80 m², a qual foi definida aleatoriamente, respeitando uma distância mínima de 10 metros do transsecto marcado na primeira coleta. Seguimos o mesmo procedimento para obter o valor da biomassa da serrapilheira grossa e para avaliar o teor dos macronutrientes para a estação chuvosa. O teor de nutrientes foi analisado em parceria com o Laboratório de Análise de Solo, Tecido Vegetal e Fertilizantes da Universidade Federal de Viçosa, Brasil. Em suma, foi

realizado uma digestão nítrico-perclórica para as análises de P, K, Ca, Mg e S e uma digestão sulfúrica para a análise do nitrogênio, conforme SARRUGE & HAAG (1974).

Análise estatística

Para avaliar se existe diferença entre a biomassa da serapilheira grossa e o seu teor de macronutrientes entre o tipo da floresta (regeneração ou madura) e a estação (seca e chuvosa), fizemos uma análise de variância (ANOVA) de dois fatores, após os testes de normalidade e homocedasticidade. Para os dados não normais utilizamos testes não paramétricos (Kruskal-Wallis) (Sokal & Rohlf 1995). Utilizamos modelos de regressões lineares múltiplas para verificar como as variáveis preditoras: (1) precipitação média anual, (2) perturbação antrópica crônica, (3) biomassa vegetal acima do solo e (4) a idade da floresta influenciam a biomassa da serapilheira grossa e seus estoques de nutrientes (N, P, K, Ca, Mg e S). Diagnosticamos se houve multicolinearidade das nossas variáveis preditoras por meio do VIF (*Variance Inflation Factor*). Como não houve correlação entre as variáveis preditoras, utilizamos todas no modelo. As análises foram realizadas na linguagem de programação R versão 3.4.4.

RESULTADOS

O estoque de serrapilheira grossa apresentou uma grande variação considerando o tipo de floresta e a época do ano. Especificamente a serrapilheira variou de $698,3 \pm 672.1 \text{ Kg Ha}^{-1}$ em florestas em regeneração coletadas no início da estação seca para $857,8 \pm 761.625 \text{ Kg/Ha}^{-1}$ em florestas maduras na mesma estação (Figura 2). As parcelas na estação chuvosa tiveram um estoque de serrapilheira grossa de 837.5 ± 1295.6 e $772.3 \pm 725.1 \text{ Kg Ha}^{-1}$ nas parcelas de florestas em regeneração e nas parcelas de floresta madura, respectivamente. Essas quantidades representam menos do que 4,14% da biomassa média da floresta acima do solo na floresta madura e 5,22% da biomassa nas florestas em regeneração.

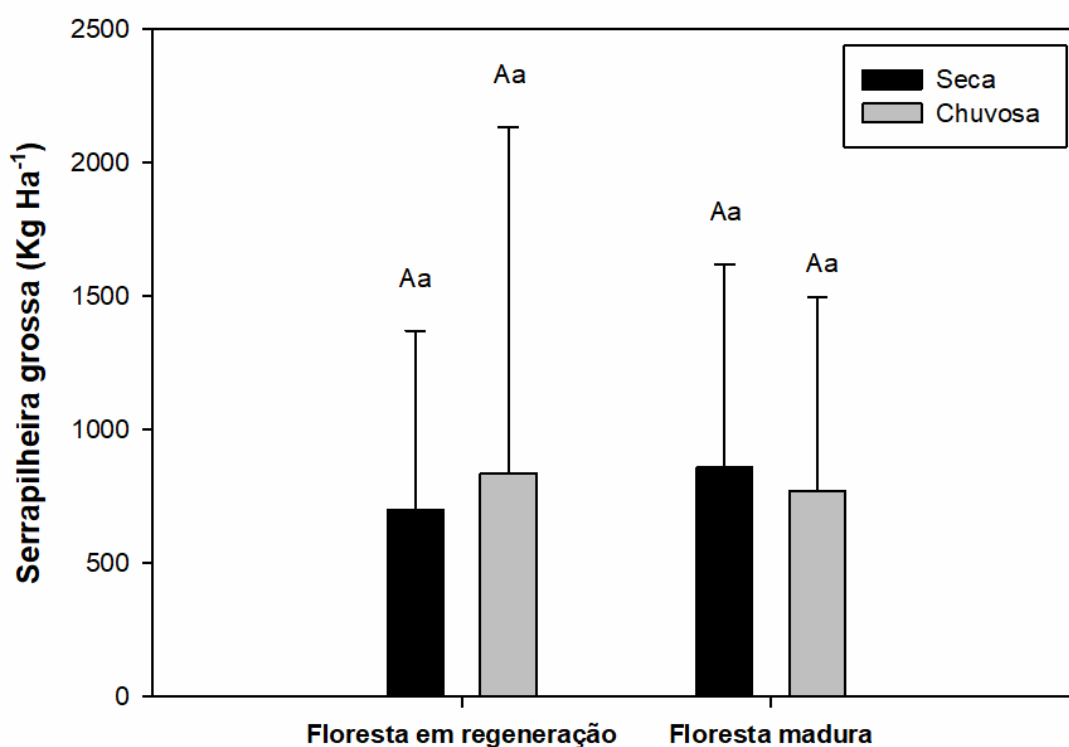


Figura 2. Estoque de serrapilheira grossa (média $\pm$ desvio padrão) em florestas em regeneração durante as estações seca e chuvosa. Valores com letras diferentes são

estatisticamente significantes pelo teste de Tukey ($p < 0,05$); letras maiúsculas (estágio de sucessão) e letras minúsculas (estações).

Não houve diferença significativa do estoque de serrapilheira grossa nas florestas em regeneração e maduras, assim como, nas diferentes estações (Figura 2). Dessa forma, utilizamos no modelo de regressão múltipla, como variável resposta, a soma da quantidade dos estoques de serrapilheira grossa coletadas na estação seca e chuvosa ($N=34$) para as variáveis preditoras, incluindo a precipitação média anual. O estoque dos detritos lenhosos grosso não se correlacionou com nenhuma das variáveis explanatórias, incluindo a perturbação crônica (Tabela 1).

Tabela 1. Valores do modelo de regressão linear múltipla entre o estoque de serrapilheira e as variáveis preditoras.

Variáveis preditoras	Estimativa $\pm$ Desvio padrão	Valor de T	Valor de P
Biomassa vegetal acima do solo	6.25 ± 1.98	0.45	0.65
Índice de perturbação Antrópica Crônica	-3.31 ± 1.90	-1.74	0.09
Precipitação média anual	-2.88 ± 2.15	-1.34	0.19
Idade	-1.70 ± 5.88	-0.29	0.77
Modelo geral	F	P	R ²
	1.26	0.30	0.14

De forma similar, os estoques de nutrientes na serrapilheira apresentaram grandes variações. Especificamente, nas florestas em regeneração, a média dos estoques de nitrogênio, fósforo e potássio variaram de 9.31 a 10.0; 0.14 a 0.27 e 0.81 a 1.86 Kg Ha⁻¹ da estação chuvosa para seca, respectivamente. Os estoques de cálcio, magnésio e enxofre variaram de 0.47 a 9.01; 0.03 a 0.52 e 1.23 a 1.59 Kg Ha⁻¹ da estação seca para chuvosa, nessa ordem. Já nas áreas de floresta madura,

267 a média dos estoques de nitrogênio, fósforo e potássio variaram de 8.47 a 8.68; 0.14
268 a 0.26 e 0.82 a 1.36 Kg Ha⁻¹ da estação chuvosa para seca, respectivamente, e os
269 estoque de cálcio, magnésio e enxofre variaram de 0.42 a 9.33; 0.02 a 0.48 e 1.11 a
270 1.50 Kg Ha⁻¹ da estação seca para chuvosa, na devida ordem. (Figura 3).

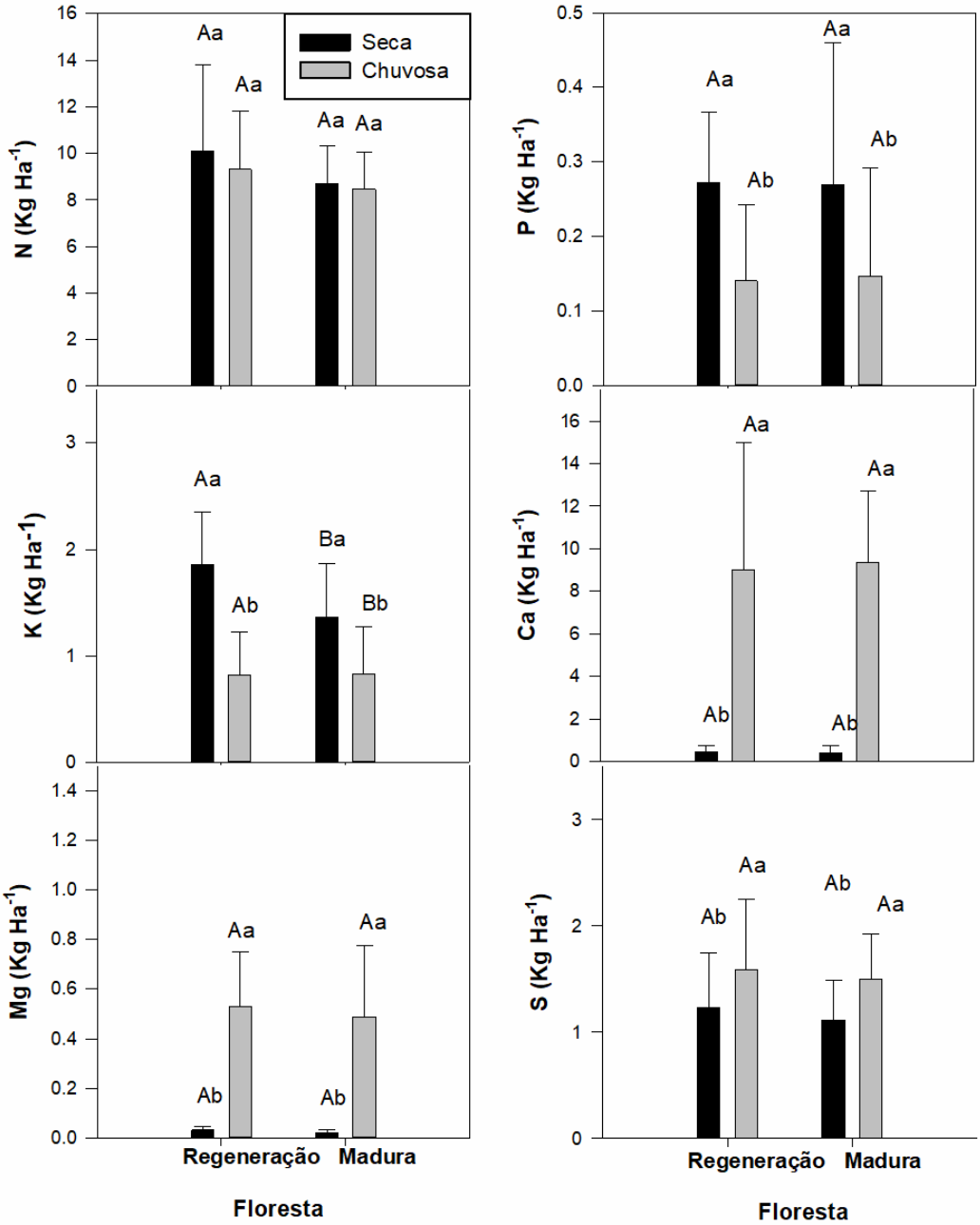


Figura 3: Estoque de nutrientes na serrapilheira grossa (média $\pm$ desvio padrão) em florestas em regeneração durante as estações seca e chuvosa. Valores com letras diferentes são estatisticamente significantes pelo teste de Tukey ($p < 0,05$); letras maiúsculas (estágio de sucessão) e letras minúsculas (estações).

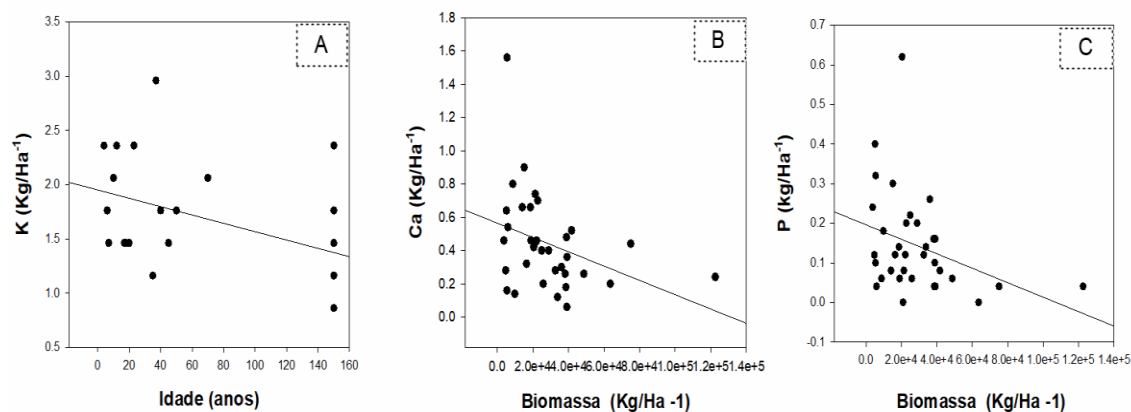
Como não houve diferença significativa do estoque médio de nitrogênio entre as diferentes estações (Figura 3), fizemos um modelo de regressão múltipla utilizando a soma do valor de nitrogênio coletado nas diferentes estações do ano com as variáveis preditoras. O estoque de nitrogênio não se correlacionou com a biomassa vegetal, precipitação, perturbação antrópica ou idade da floresta (Tabela 2).

Tabela 2: Valores do modelo de regressão linear múltipla entre o estoque de nitrogênio na serrapilheira grossa e as variáveis preditoras.

Variáveis preditoras	Estimativa $\pm$ Desvio padrão	Valor de T	Valor de P
Biomassa vegetal acima do solo	-2.54 ± 3.00	-0.84	0.4
Índice de perturbação Antrópica Crônica	4.57 ± 4.13	-1.10	0.27
Precipitação média anual	-2.97 ± 4.98	-0.63	0.53
Idade	-2.09 ± 128	-1.63	0.11
Modelo geral	F	P	R ²
	2.44	0.06	0.25

Já os estoques de P, K, Ca, Mg e S diferiram significativamente com o tipo da estação (seca e chuvosa) nos diferentes estágios sucessionais (Figura 3). Para esses nutrientes fizemos modelos de regressões múltiplas utilizando como variável resposta o seu teor nas diferentes estações para as variáveis explanatórias. (Tabela 3). Para a estação seca, encontramos relação significativamente negativa entre o estoque de K com idade das parcelas ($p = 0,01$ e $r^2 = 0,31$) e Ca com biomassa vegetal

291 acima do solo ($p=0,05$ e $r^2=0,24$). Já na estação chuvosa, houve relação
 292 significativamente negativa entre o estoque de P com a biomassa acima do solo



293 ($p=0,01$ e $r^2= 0,24$) (Figura 4).

294

295 **Figura 4.** Relação dos estoques de macronutrientes (K, Ca e P) na serrapilheira
 296 grossa com as variáveis preditoras (idade e biomassa vegetal acima do solo). (A)
 297 relação de K com a idade da floresta em regeneração na estação seca ($p=0,01$ e
 298 $r^2=0,31$). (B) relação de Ca com a biomassa vegetal acima do solo durante a estação
 299 seca ($p= 0,05$ e $r^2= 0,24$). (C) relação do P com a biomassa vegetal acima do solo
 300 durante a estação chuvosa ($p=0,01$ e $r^2= 0,24$).

301

302 DISCUSSÃO

303 Nossos resultados sugerem que os estoques de serrapilheira grossa e de
 304 nutrientes apresentam enorme variação na floresta seca da Caatinga. De forma
 305 geral, a serrapilheira acumulada no solo representa uma pequena fração da
 306 biomassa da floresta acima do solo, tanto na floresta madura, como nas florestas em
 307 regeneração. Ao contrário do esperado, o estoque de serrapilheira não está

relacionado com características do ambiente físico (precipitação média anual e estação do ano), com características da floresta (estágio sucessional e biomassa acima do solo) ou com a perturbação antrópica crônica. Apenas os estoques de alguns nutrientes parecem responder, mas não a perturbação crônica e com muita variação ainda inexplicada. A floresta seca da Caatinga parece ser um cenário bastante complexo do ponto de vista da produtividade primária líquida, estoques e ciclagem de nutrientes, como demonstrado para outros níveis de organização ecológica (veja SFAIR et al., 2018).

Esses achados na Caatinga não corroboram a ideia generalizada de que a serrapilheira grossa é uma fração significativa e amplamente dependente da biomassa vegetal acima do solo e que seu estoque está associado a sazonalidade (CLARK et al., 2002; GALE, 2000). Além disso, nossos resultados não reforçaram o padrão de que, principalmente em florestas secas, a perturbação antrópica crônica como a agricultura de corte-e-queima e a remoção de lenha atuam como um fator preditivo nos estoques de serrapilheira grossa e nutrientes (EATON & LAWRENCE, 2006). Nossos achados sugerem que o estoque da serrapilheira grossa nas florestas secas parecem ser bem variados, ou seja, a ideia que por conta da sazonalidade e da abundância de madeiras duras na Caatinga possui estoques elevados de serrapilheira grossa parece não ser um padrão generalizado, particularmente se nós considerarmos paisagens antrópicas. Por exemplo, os estoques encontrados na Caatinga parecem ser relativamente semelhantes quando comparado aos 3,2% em uma floresta da república do Congo (BARTHOLOMEW et al., 1953) e 3,8% em uma floresta da Costa Rica (KISSING; POWERS, 2010). E menor quando comparada aos 23,1% de serrapilheira grossa em relação a biomassa vegetal em uma floresta seca no México (EATON & LAWRENCE, 2006). Entretanto, os nossos resultados sobre o

estoque de P, K e Ca relacionados negativamente com a idade das florestas e a biomassa acima do solo corroboram a ideia de que esses nutrientes limitantes para a produtividade florestal tendem a ser conservados na biomassa durante o curso da sucessão (DAVIDSON & MARTINELLI, 2009) e o desmatamento, e por consequência a remoção de lenha, provocam uma perda substancial de nutrientes estocados no resíduo lenhoso.

É fato que, na Caatinga, as pessoas coletam ativamente lenha na floresta ao longo de todo ano. Grande parte dessa lenha é usada, principalmente, como combustível doméstico por moradores rurais. Por exemplo, RAMOS et al (2008) observou que cerca de 50% dos domicílios rurais utilizam lenha com essa finalidade, enquanto uma outra parte é utilizada para fins comerciais ou utilizadas na produção de cercas, entre outros usos na propriedade rural. Outro estudo, de (RAMOS & ALBUQUERQUE (2012), demonstrou que a sazonalidade interfere no padrão do uso doméstico de lenha, visto que, durante a estação seca há uma maior pressão de coleta. Essa coleta pode mascarar os efeitos esperados da precipitação e biomassa acima do solo nos estoques da serrapilheira grossa, embora nós não encontramos uma relação desta variável com a perturbação crônica. Todavia, a coleta não está diretamente contemplada pelo índice de perturbação adotado (veja ARNAN et al., 2018). Em síntese, a coleta de lenha permanece como fator fundamental controlando os estoques (i.e. a quantidade), mas também mascarando as relações entre serapilheira e variáveis do ambiente físico. Neste contexto, a remoção apenas reduz o estoque daquilo que já é naturalmente produzido em baixa quantidade, como indicam os *scores* de biomassa florestal acima do solo na Caatinga, tanto em áreas de floresta madura quanto em áreas em regeneração (SOUZA et al., 2019).

Além disso, outra potencial explicação para a falta dessa relação com o índice de perturbação utilizado pode estar associada à falta de investigação do efeito do histórico de perturbação e uso da terra nessas áreas. Por exemplo, Eaton & Lawrence (2006) verificaram que o estoque da serrapilheira grossa em uma floresta seca no México aumenta no primeiro ciclo da agricultura de corte-e-queima e tende a diminuir drasticamente após o terceiro ciclo. Aparentemente, a mesma quantidade de biomassa florestal acima do solo, pode resultar em diferentes estoques de serrapilheira grossa no solo, associada à velocidade de decomposição. É razoável esperar que madeiras duras permanecem mais tempo sobre o chão da floresta do que madeiras moles. Nessa perspectiva, é preciso incorporar a composição funcional da biomassa acima do solo como variável explanatória do estoque de serrapilheira grossa, caso esta variável afete a taxa de decomposição da serrapilheira. Nesta mesma perspectiva, a perturbação antrópica crônica pode favorecer espécies de madeiras duras (e.g. *Croton* sp.) ou espécies de madeiras moles (e.g. *Jatropha* sp.) (RIBEIRO et al., 2015; RITO; TABARELLI; LEAL, 2017b)

Embora o estoque de serrapilheira grossa permaneça inexplicado até o momento, os estoques de nutrientes na serrapilheira parecem mais previsíveis. Particularmente nos solos pobres da Caatinga, é razoável que, com o aumento da biomassa, menos nutrientes estejam disponíveis por unidade de biomassa, conforme proposto por VITOUSEK (1984). Em outras palavras, à medida que a floresta se regenera e ganha biomassa, os nutrientes do solo migram e são estocados na biomassa da floresta, mas com menor quantidade de nutrientes por unidade de biomassa. Da mesma forma, a sazonalidade afeta diretamente a velocidade da decomposição, o que pode controlar a variação dos estoques de alguns nutrientes na serrapilheira grossa (SONG; TANG, 2008).

Em síntese, a floresta seca da Caatinga parece acumular pouca serapilheira grossa e sua distribuição espaço-temporal parece não responder diretamente a variáveis chave como a biomassa florestal acima do solo, a precipitação e a perturbação antrópica crônica. De forma distinta, os estoques de nutrientes da serapilheira parecem mais previsíveis e associadas a processos de sucessão florestal, como o acúmulo de biomassa florestal acima do solo. Desenhos amostrais mais complexos são necessárias para entender os *drivers* da serapilheira, incluindo a coleta de lenha, pois esta tem documentação tanto local, quanto regional. Confirmada a baixa produtividade da Caatinga, a coleta de lenha e a depressão da serrapiheira grossa no longo prazo pode representar uma remoção importante de nutrientes do sistema, com consequências ainda desconhecidas, particularmente o fósforo, elemento considerado regulador da produtividade em florestas tropicais (VITOUSEK; VITOUSEK2, 1984) e bastante raro nos solos arenosos da Caatinga (SAMPAIO, 1995). Muito tem se falado sobre a redução dos nutrientes do ecossistema da Caatinga via erosão do solo como fator chave no processo de desertificação, mas não se sabe até o momento informações sobre a coleta de serapilheira grossa e seu papel na exaustão deste recurso chave.

AGRADECIMENTOS

Este estudo foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, PELD processo 441386/2016-4) (APQ 0138-2.05/14), pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, PROBRAL processo 99999.008131/2015-05) e pela Fundação de Amparo à Pesquisa à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE, PRONEX processo APQ-0138-2.05/14). Agradecemos também à CAPES pela bolsa de

mestrado para DJ Santos e ao CNPq pela bolsa de produtividade para M Tabarelli. Finalmente, agradecemos ao Laboratório de Ecologia Vegetal Aplicada e ao Laboratório de Interação Planta-Animal-UFPE, pela contribuição nas coletas e análises dos dados.

REFERÊNCIAS

ARNAN, X. et al. A framework for deriving measures of chronic anthropogenic disturbance: Surrogate, direct, single and multi-metric indices in Brazilian Caatinga. **Ecological Indicators**, v. 94, n. June, p. 274–282, 2018.

AB'SÁBER. Dossiê Nordeste seco. **Dossiê Nordeste seco: Estudos Avançados**, v. 13, n. 36, p. 5–59, 1999.

BARROS, M.F.G.S. Regeneração natural da Caatinga: mudanças nas diversidades taxonômicas, funcionais e filogenéticas das assembleias de plantas. Tese de doutorado. **Universidade Federal de Pernambuco**, Brasil. 2018

BARTHOLOMEW, W. V.; MEYER, J.; LAUDELOUT, H. **Mineral Nutrient Immobilization Under Forest and Grass Fallow in the Yangambi (Belgian Congo) Region...** INEAC, 1953.

BONAL, D. et al. The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. **Annals of Forest Science**, v. 73, n. 1, p. 27–44, 2016.

CÂMARA, T. et al. Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant – plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest. n. October 2017, p. 1–12, 2018.

CLARK, D. B. et al. Stocks and flows of coarse woody debris across a tropical rain forest nutrient and topography gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 164, n. 1–3, p. 237–248, 2002.

CLARK, D. B.; CLARK, D. A. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. **Ecology**, v. 80, n. 8, p. 2662-2675, 1999..

- 435 DAVIDAR, P. et al. Assessing the extent and causes of forest degradation in India:
436 Where do we stand? **Biological Conservation**, v. 143, n. 12, p. 2937–2944, 2010.
- 437 DAVIDSON, E.; MARTINELLI, L. **Nutrient limitations to secondary forest**
438 **regrowth**. v. 186, p.299-309, 2009.
- 439 EATON, J. M.; LAWRENCE, D. Woody debris stocks and fluxes during succession in
440 a dry tropical forest. **Forest Ecology and Management**, v. 232, n. 1–3, p. 46–55,
441 2006.
- 442 EMPRESA DE PESQUISA ENERGÉTICA (BRASIL). Balanço energético nacional.
443 2014. Ano Base 2013: Rio de Janeiro: [s.n.] p. 288, 2014.
- 444 FISHER, J. A. et al. Understanding the relationships between ecosystem services
445 and poverty alleviation: A conceptual framework. **Ecosystem Services**, v. 7, p. 34–
446 45, 2014.
- 447 FOLEY, J. A. et al. Global consequences of land use. **science**, v. 309, n. 5734, p.
448 570–574, 2005.
- 449 GALE, N. The aftermath of tree death : coarse woody debris. **Canadian Journal of**
450 **Forest Research**, n. 3, p. 1489–1493, 2000.
- 451 GANJEGUNTE, G. K. et al. Decomposition and nutrient release from radiata pine
452 (*Pinus radiata*) coarse woody debris. **Forest Ecology and Management**, v. 187, n.
453 2–3, p. 197–211, 2004.
- 454 HARMON, M. E. et al. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems
455 Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. **Advances in**
456 **Ecological Research**, v. 15, p. 1–270, 1986.
- 457 JANISCH, J. E.; HARMON, M. E. Successional changes in live and dead wood
458 carbon stores: Implications for net ecosystem productivity. **Tree Physiology**, v. 22, n.
459 2–3, p. 77–89, 2002.
- 460 KISSING, L. B.; POWERS, J. S. Coarse woody debris stocks as a function of forest
461 type and stand age in Costa Rican tropical dry forest: Long-lasting legacies of
462 previous land use. **Journal of Tropical Ecology**, v. 26, n. 4, p. 467–471, 2010.
- 463 LEAL, I. R. et al. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of
464 Northeastern Brazil / Cambiando el curso de la conservación de biodiversidad en la

- 465 Caatinga del Noreste de Brasil. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 701–706,
466 2005.
- 467 MACKENSEN, J.; BAUHUS, J. Density loss and respiration rates in coarse woody
468 debris of *Pinus radiata*, *Eucalyptus regnans* and *Eucalyptus maculata*. **Soil Biology**
469 **and Biochemistry**, v. 35, n. 1, p. 177–186, 2003.
- 470 MALHI, Y. The productivity , metabolism and carbon cycle of tropical forest
471 vegetation. n. Bates 1864, p. 65–75, 2012.
- 472 MURPHY, B. P.; BOWMAN, D. M. J. S. REVIEWS AND What controls the
473 distribution of tropical forest and savanna ? p. 748–758, 2012.
- 474 OLIVEIRA, F. M. P. et al. Chronic anthropogenic disturbance as a secondary driver
475 of ant community structure: Interactions with soil type in Brazilian Caatinga.
476 **Environmental Conservation**, v. 44, n. 2, p. 115–123, 2017.
- 477 PANDIT, B. H.; THAPA, G. B. A tragedy of non-timber forest resources in the
478 mountain commons of Nepal. **Environmental conservation**, v. 30, n. 3, p. 283–292,
479 2003.
- 480 PAULA, A. S. Regeneração natural da flora arbustiva-arbórea de uma área de
481 Caatinga após o uso para a agricultura ao longo de uma cronossequência. Tese de
482 doutorado. **Universidade Federal de Pernambuco**, Brasil. 2017.
- 483 PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody Plant Diversity,
484 Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical
485 Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p.
486 437–457, 2009.
- 487 RAMOS, M. A. et al. Use and knowledge of fuelwood in an area of Caatinga
488 vegetation in NE Brazil. **Biomass and bioenergy**, v. 32, n. 6, p. 510–517, 2008.
- 489 RAMOS, M.; ALBUQUERQUE, U. The domestic use of firewood in rural communities
490 of the Caatinga: How seasonality interferes with patterns of firewood collection.
491 **Biomass and Bioenergy**, v. 39, p. 147-158, 2012.
- 492 RIBEIRO-NETO, J. D. et al. Chronic anthropogenic disturbance causes
493 homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. **Biodiversity**
494 **and Conservation**, v. 25, n. 5, p. 943–956, 2016.

- 495 RIBEIRO, E. M. S. et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological
496 impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Applied Ecology**,
497 v. 52, n. 3, 2015.
- 498 RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the
499 Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828–838, 2017a.
- 500 RITO, K. F.; TABARELLI, M.; LEAL, R. Euphorbiaceae responses to chronic
501 anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to
502 biotic homogenization. **Plant Ecology**, v. 218, n. 6, p. 749–759, 2017b.
- 503 SAMPAIO, E. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. **Seasonally dry tropical**
504 **forests**, p. 35–63, 1995.
- 505 SAMPAIO, E. V. S. B.; SILVA, G. C. Biomass equations for Brazilian semiarid
506 caatinga plants. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 935-943, 2005.
- 507 SFAIR, J. C. et al. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a
508 seasonally dry tropical forest. **Environmental Research Letters**, v. 13, n. 2, p.
509 25005, 2018.
- 510 SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. Caatinga: The largest tropical dry forest
511 region in South America. [s.l: s.n.]. **Springer**. 2018.
- 512 SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in
513 developing countries. **Environmental Conservation**, v. 25, n. 1, p. 1-2, 1998.
- 514 SOCIEDADE NORDESTINA DE ECOLOGIA. Projeto Técnico para a Criação do
515 Parque Nacional do Catimbau / PE . Secretaria de Ciência, Tecnologia e meio
516 ambiente. de Pernambuco. 2002.
- 517 SONG, Z.; TANG, J.-W. Coarse woody debris mass and its nutrients stock in tropical
518 seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China. **Chinese Journal of**
519 **Ecology**. . v 27, p 2033-2041, 2008.
- 520 SOUZA, D. G. et al. Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified
521 landscape of the Caatinga dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 435, n.
522 July 2018, p. 57–65, 2019.
- 523 SPECHT, M. J. et al. Burning biodiversity: Fuelwood harvesting causes forest
524 degradation in human-dominated tropical landscapes. **Global Ecology and**

525 **Conservation**, v. 3, p. 200–209, 2015.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 3: Valores do modelo de regressão linear múltipla entre os estoques de fósforo, potássio, cálcio, magnésio e enxofre na serrapilheira grossa nas diferentes estações do ano e as variáveis preditoras. (*) representa valores significativos.

Nutriente	Estação	Variáveis preditoras	Estimativa $\pm$ Desvio padrão	Valor de T	Valor de P
Fósforo	Seca	Biomassa vegetal acima do solo	-2.45 ± 1.42	1.72	0.09
		Índice de perturbação Antrópica Crônica	4.86 ± 1.96	0.02	0.98
		Precipitação média anual	-1.06 ± 2.22	-0.47	0.63
		Idade	3.76 ± 6.08	0.62	0.54
		Modelo geral	F	P	R ²
			1.42	0.4	0.12
Fósforo	Chuvosa	Biomassa vegetal acima do solo	-2.68 ± 1.08	-2.47	0.01 *
		Índice de perturbação Antrópica Crônica	2.03 ± 1.49	1.35	0.18
		Precipitação média anual	-9.61 ± 1.69	-0.56	0.57
		Idade	5.33 ± 4.63	1.15	0.25
		Modelo geral	F	P	R ²
			2.4	0.07	0.24
Potássio	Seca	Biomassa vegetal acima do solo	-1.86 ± 4.15	-0.41	0.68
		Índice de perturbação Antrópica Crônica	2.06 ± 6.22	0.33	0.74
		Precipitação média anual	-1.30 ± 7.03	-1.85	0.07
		Idade	-4.90 ± 1.92	-2.54	0.01*
		Modelo geral	F	P	R ²
			3.28	0.02	0.31
		Biomassa vegetal acima do solo	-2.38 ± 4.08	-0.58	0.56
		Índice de perturbação Antrópica Crônica	-1.40 ± 5.52	-0.25	0.8

Potássio	Chuvosa	Precipitação média anual	-5.96 ± 6.36	-0.93	0.35
		Idade	1.61 ± 1.74	0.09	0.96
		Modelo geral	F	P	R²
			0.47	0.75	0.06
Cálcio	Seca	Biomassa vegetal acima do solo	-4.96 ± 2.46	-2.01	0.05*
		Índice de perturbação Antrópica Crônica	4.62 ± 3.40	1.35	0.18
		Precipitação média anual	-4.53 ± 3.84	-1.17	0.2
		Idade	2.99 ± 1.05	0.28	0.77
		Modelo geral	F	P	R²
		2.36	0.07	0.24	
Cálcio	Chovosa	Biomassa vegetal acima do solo	4.06 ± 4.39	0.92	0.36
		Índice de perturbação Antrópica Crônica	3.84 ± 6.05	0.63	0.53
		Precipitação média anual	-7.70 ± 6.85	-1.12	0.27
		Idade	-8.43 ± 1.87	-0.44	0.65
		Modelo geral	F	P	R²
		0.65	0.62	0.08	
Magnésio	Seca	Biomassa vegetal acima do solo	1.20 ± 1.32	9	37
		Índice de perturbação Antrópica Crônica	1.01 ± 1.83	0.55	0.58
		Precipitação média anual	-4.70 ± 2.07	-0.27	0.82
		Idade	-1.06 ± 5.67	-1.87	0.07
		Modelo geral	F	P	R²
		1.29	0.29	0.15	
Magnésio	Chuvosa	Biomassa vegetal acima do solo	-2.86 ± 2.41	-1.18	0.24
		Índice de perturbação Antrópica Crônica	4.54 ± 3.32	1.36	0.18
		Precipitação média anual	3.94 ± 3.75	1.05	0.3
		Idade	7.03 ± 1.02	0.68	0.49
		Modelo geral	F	P	R²
		0.9	0.47	0.11	

Enxofre	Seca	Biomassa vegetal acima do solo	-1.09 ± 4.18	-0.02	0.97
		Índice de perturbação Antrópica Crônica	4.36 ± 5.76	0.75	0.45
		Precipitação média anual	-2.94 ± 6.52	-0.45	0.65
		Idade	-1.63 ± 1.78	-0.91	0.36
		Modelo geral	F	P	R ²
			0.56	0.71	0.06
Enxofre	Chuvosa	Biomassa vegetal acima do solo	5.85 ± 5.01	1.16	0.25
		Índice de perturbação Antrópica Crônica	5.22 ± 6.91	0.75	0.45
		Precipitação média anual	-9.25 ± 7.82	-1.18	0.24
		Idade	-3.20 ± 2.14	-1.49	0.14
		Modelo geral	F	P	R ²
			0.86	0.49	0.1

4 CONCLUSÃO

Os achados deste trabalho contribuem com o entendimento sobre a importância dos estoques de serrapilheira grossa e seus nutrientes nos ecossistemas florestais. Todavia, a floresta seca da Caatinga parece acumular pouca serrapilheira grossa e sua distribuição espaço-temporal parece não responder diretamente a variáveis chave como a biomassa florestal acima do solo, a precipitação e a perturbação antrópica crônica.

De forma distinta, os estoques de nutrientes da serrapilheira parecem mais previsíveis e associadas a processos de sucessão florestal, como o acúmulo de biomassa florestal acima do solo. Desenhos amostrais mais complexos são necessárias para entender os *drivers* da serrapilheira, incluindo a coleta de lenha, pois esta tem documentação tanto local, quanto regional. Confirmada a baixa produtividade da Caatinga, a coleta de lenha e a depressão da serrapilheira grossa no longo prazo pode representar uma remoção importante de nutrientes do sistema, com consequências ainda desconhecidas, particularmente o fósforo, elemento considerado regulador da produtividade em florestas tropicais (VITOUSEK; VITOUSEK2, 1984) e bastante raro nos solos arenosos da Caatinga (SAMPAIO, 1995).

Muito tem se falado sobre a redução dos nutrientes do ecossistema da Caatinga via erosão do solo como fator chave no processo de desertificação, mas não se sabe até o momento informações sobre a coleta de serrapilheira grossa e seu papel na exaustão deste recurso chave.

REFERÊNCIAS

- ALLEN, K. et al. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 2, p. 23001, 2017.
- ALLISON, G. The influence of species diversity and stress intensity on community resistance and resilience. **Ecological Monographs**, v. 74, n. 1, p. 117–134, 2004.
- AMARANTHUS, M. et al. Hypogeous fungal production in mature Douglas-fir forest fragments and surrounding plantations and its relation to coarse woody debris and animal mycophagy. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 24, n. 11, p. 2157–2165, 1994.
- ANAYA, C. A. et al. Large rainfall pulses control litter decomposition in a tropical dry

- forest: evidence from an 8-year study. **Ecosystems**, v. 15, n. 4, p. 652–663, 2012.
- ANAYA, C. A.; GARCÍA-OLIVA, F.; JARAMILLO, V. J. Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in a tropical dry forest. **Oecologia**, v. 150, n. 4, p. 602–610, 2007.
- AUSTIN, A. T. et al. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. **Oecologia**, v. 141, n. 2, p. 221–235, 2004.
- AZIZ NACIB AB'SÁBER. Dossiê Nordeste seco: **Estudos Avançados**, v. 13, n. 36, p. 5–59, 1999.
- BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144–147, jul. 2016.
- BEJARANO, M. et al. The effects of increased N input on soil C and N dynamics in seasonally dry tropical forests: An experimental approach. **Applied soil ecology**, v. 73, p. 105–115, 2014.
- BONAL, D. et al. The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. **Annals of Forest Science**, v. 73, n. 1, p. 27–44, 2016.
- BRAWN, J. D.; ROBINSON, S. K.; III, F. R. T. The Role of Disturbance in the Ecology and Conservation of Birds Author (s): Jeffrey D . Brawn , Scott K . Robinson and Frank R . Thompson III Source : Annual Review of Ecology and Systematics , Vol . 32 (2001), pp . 251-276 Published by : Annual Revi. v. 32, n. 2001, p. 251–276, 2001.
- CAMPO, J.; MERINO, A. Variations in soil carbon sequestration and their determinants along a precipitation gradient in seasonally dry tropical forest ecosystems. **Global change biology**, v. 22, n. 5, p. 1942–1956, 2016.
- CHADWICK, R. et al. Large rainfall changes consistently projected over substantial areas of tropical land. **Nature Climate Change**, v. 6, n. 2, p. 177, 2016.
- CLARK, D. B. et al. Stocks and flows of coarse woody debris across a tropical rain forest nutrient and topography gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 164, n. 1–3, p. 237–248, 2002.
- COIMBRA FILHO, A. F. **Os limites originais do bioma Mata Atlântica na região Nordeste do Brasil**. FBCN, 1996.
- CZARNECKA, M. Coarse woody debris in temperate littoral zones : implications for biodiversity , food webs and lake management. **Hydrobiologia**, v. 767, n. 1, p. 13–25, 2016.
- DAVIDAR, P. et al. Assessing the extent and causes of forest degradation in India: Where do we stand? **Biological Conservation**, v. 143, n. 12, p. 2937–2944, 2010.
- DUFFY, P. B. et al. Projections of future meteorological drought and wet periods in the Amazon. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 43, p. 13172–13177, 2015.
- EATON, J. M.; LAWRENCE, D. Woody debris stocks and fluxes during succession in a dry tropical forest. **Forest Ecology and Management**, v. 232, n. 1–3, p. 46–55, 2006.
- EATON, J. M.; LAWRENCE, D. Loss of carbon sequestration potential after several

decades of shifting cultivation in the Southern Yucatán. **Forest Ecology and Management**, v. 258, n. 6, p. 949–958, 2009.

EMPRESA DE PESQUISA ENERGÉTICA (BRASIL). Balanço energético nacional. 2014. Ano Base 2013: Rio de Janeiro: p. 288, 2014.

FIELD, C. B. et al. Primary Production of the Biosphere : Integrating Terrestrial and Oceanic Components Published by : American Association for the Advancement of Science. **Science**, v. 281, n. 5374, p. 237–240, 1998.

GALE, N. The aftermath of tree death : coarse woody debris. **Canadian Journal of Forest Research**, n. 3, p. 1489–1493, 2000.

GARIGLIO, M. A. et al. Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga. 2010.

GRAHAM, S. A. The Felled Tree Trunk as an Ecological Unit Author (s): S . A . Graham. **Ecological Society of America**, v. 6, n. 4, p. 397–411, 1925.

GRAY, A. N.; SPIES, T. A. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. **Ecology**, v. 78, n. 8, p. 2458–2473, 1997.

GREVE, P. et al. Global assessment of trends in wetting and drying over land. **Nature geoscience**, v. 7, n. 10, p. 716, 2014.

HARMON, M. E. et al. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. **Advances in Ecological Research**, v. 15, p. 1–270, 1986.

HARMON, M. E.; FERRELL, W. K.; FRANKLIN, J. F. Effects on Carbon Storage of Conversion of Old-Growth Forests to Young Forests. v. 90, n. February, p. 0–3, 1990.

HARMON, M. E.; SEXTON, J. Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems. **US LTER Publication**, n. 20, 1996.

HOBBS, R. J.; HUENNEKE, L. F. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. **Conservation biology**, v. 6, n. 3, p. 324–337, 1992.

HOLUB, S. M.; SPEARS, J. D. H.; LAJTHA, K. A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 31, n. 11, p. 1894–1902, 2001.

JANISCH, J. E.; HARMON, M. E. Successional changes in live and dead wood carbon stores: Implications for net ecosystem productivity. **Tree Physiology**, v. 22, n. 2–3, p. 77–89, 2002.

JIA-BING, W. et al. Ecological functions of coarse woody debris in forest ecosystem. **Journal of Forestry Research**, v. 16, n. 3, p. 247–252, 2005.

KAUFFMAN, J. B. et al. Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forests. **Ecology**, v. 74, n. 1, p. 140–151, 1993.

KISSING, L. B.; POWERS, J. S. Coarse woody debris stocks as a function of forest type and stand age in Costa Rican tropical dry forest: Long-lasting legacies of previous land use. **Journal of Tropical Ecology**, v. 26, n. 4, p. 467–471, 2010.

KNAPP, E. E. et al. Fuel reduction and coarse woody debris dynamics with early season and late season prescribed fire in a Sierra Nevada mixed conifer forest \$. **Forest Ecology and Management**, v. 208, p. 383–397, 2005.

- LAWRENCE, D. Regional-Scale Variation in Litter Production and Seasonality in Tropical Dry Forests of Southern Mexico 1. **Biotropica: The Journal of Biology and Conservation**, v. 37, n. 4, p. 561–570, 2005.
- LEAL, I. R. et al. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil / Cambiando el curso de la conservación de biodiversidad en la Caatinga del Noreste de Brasil. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 701–706, 2005.
- MALHI, Y.; DOUGHTY, C.; GALBRAITH, D. **The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests**, *Philos. [s.l.] TR Soc. B*, 366, 3225–3245, 2011.
- MALONEY, E. D. et al. North American climate in CMIP5 experiments: Part III: Assessment of twenty-first-century projections. **Journal of Climate**, v. 27, n. 6, p. 2230–2270, 2014.
- MARTORELL, C.; PETERS, E. M. Disturbance-Response Analysis: a Method for Rapid Assessment of the Threat to Species in Disturbed Areas. **Conservation Biology**, v. 23, n. 2, p. 377–387, 2009.
- MURPHY, B. P.; BOWMAN, D. M. J. S. REVIEWS AND What controls the distribution of tropical forest and savanna ? p. 748–758, 2012.
- MURPHY, P. G., LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. **Annual review of ecology and systematics**, v. 17, n. 1, p. 67-88, 1986
- PALACE, M. et al. Necromass in undisturbed and logged forests in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 238, n. 1–3, p. 309–318, 2007.
- PALACE, M. et al. A Review of Above Ground Necromass in Tropical Forests. **Tropical forests**, p. 215-252, 2012.
- PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 437–457, 2009.
- PICKETT, S. T. A. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Pickett, ST a. and PS White (Ed.). the Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, Inc., Publishers: Orlando, Fla., USA, , 1985.
- POORTER, L. et al. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 11, p. 1314–1328, 2015.
- PRITCHETT, William L. Properties and management of forest soils. **Soil science**, v. 129, n. 6, p. 389, 1980.
- RAMOS, M. A. et al. Use and knowledge of fuelwood in an area of Caatinga vegetation in NE Brazil. **Biomass and bioenergy**, v. 32, n. 6, p. 510–517, 2008.
- RIBEIRO, E. M. S. et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 3, 2015.
- RIBEIRO, E. M. S. et al. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. **Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1583–1592, 2016.

- RICE, A. H. et al. Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest. **Ecological Applications**, v. 14, n. sp4, p. 55–71, 2004.
- RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828–838, 2017 a.
- RITO, K. F.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. Euphorbiaceae responses to chronic anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to biotic homogenization. **Plant Ecology**, v. 218, n. 6, p. 749–759, 2017 b.
- SANCHEZ-AZOFEIFA, A. et al. **Tropical dry forests in the Americas: ecology, conservation, and management**. CRC Press, 2013.
- SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America. [s.l.: s.n.]. **Springer**. 2018
- SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. **Environmental Conservation**, v. 25, n. 1, p. 1-2, 1998
- SOUZA, D. G. et al. Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 435, n. July 2018, p. 57–65, 2019.
- TABARELLI, M. et al. The future of the Caatinga. In: **Caatinga**. p. 461–474 Springer, 2017.
- TIMOTHY, S. M.; KOMOROSKI, M. J. Demographic responses of shrews to removal of coarse woody debris in a managed pine forest. **Forest Ecology and Management**, v. 189, n. 1–3, p. 387–395, 2004.
- TURNER, D. P. et al. A carbon budget for forests of the conterminous United States. **Ecological Applications**, v. 5, n. 2, p. 421–436, 1995.
- YAN, E.; WANG, X.; HUANG, J. Concept and classification of coarse woody debris in forest ecosystems. **Frontiers of Biology in China**, v. 1, n. 1, p. 76–84, 2006.
- YUAN, J. et al. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in the Qinling Mountains, China. **PLoS ONE**, v. 12, n. 4, p. 1–24, 2017.
- ZHOU, L. et al. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. **Journal of Forestry Research**, v. 18, n. 1, p. 48–54, 2007.

ANEXO A- NORMAS DA REVISTA PARA SUBMISSÃO

FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT

NEW SUBMISSIONS

Submission to this journal proceeds totally online and you will be guided stepwise through the creation and uploading of your files. The system automatically converts your files to a single PDF file, which is used in the peer-review process. As part of the Your Paper Your Way service, you may choose to submit your manuscript as a single file to be used in the refereeing process. This can be a PDF file or a Word document, in any format or lay-out that can be used by referees to evaluate your manuscript. It should contain high enough quality figures for refereeing. If you prefer to do so, you may still provide all or some of the source files at the initial

submission. Please note that individual figure files larger than 10 MB must be uploaded separately.

References

There are no strict requirements on reference formatting at submission. References can be in any style or format as long as the style is consistent. Where applicable, author(s) name(s), journal title/book title, chapter title/article title, year of publication, volume number/book chapter and the article number or pagination must be present. Use of DOI is highly encouraged. The reference style used by the journal will be applied to the accepted article by Elsevier at the proof stage. Note that missing data will be highlighted at proof stage for the author to correct.

Formatting requirements

There are no strict formatting requirements but all manuscripts must contain the essential elements needed to convey your manuscript, for example Abstract, Keywords, Introduction, Materials and Methods, Results, Conclusions, Artwork and Tables with Captions.

If your article includes any Videos and/or other Supplementary material, this should be included in your initial submission for peer review purposes.

Divide the article into clearly defined sections.

There are no strict formatting requirements but all manuscripts must contain the essential elements needed to convey your manuscript, for example Abstract, Introduction, Materials and Methods, Results, Conclusions, Artwork and Tables with Captions. If your article includes any Videos and/or other Supplementary material, this should be included in your initial submission for peer review purposes. Divide the article into clearly defined sections.

Please ensure the text of your paper is double-spaced and has consecutive line numbering - this is an essential peer review requirement.

Figures and tables embedded in text

Please ensure the figures and the tables included in the single file are placed next to the relevant text in the manuscript, rather than at the bottom or the top of the file. The corresponding caption should be placed directly below the figure or table.

Peer review

This journal operates a single blind review process. All contributions will be initially assessed by the editor for suitability for the journal. Papers deemed suitable are then typically sent to a minimum of two independent expert reviewers to assess the scientific quality of the paper. The Editor is responsible for the final decision regarding acceptance or rejection of articles.

Disponível em: < <https://www.elsevier.com/journals/forest-ecology-and-management/03781127/guide-for-authors#20100> >