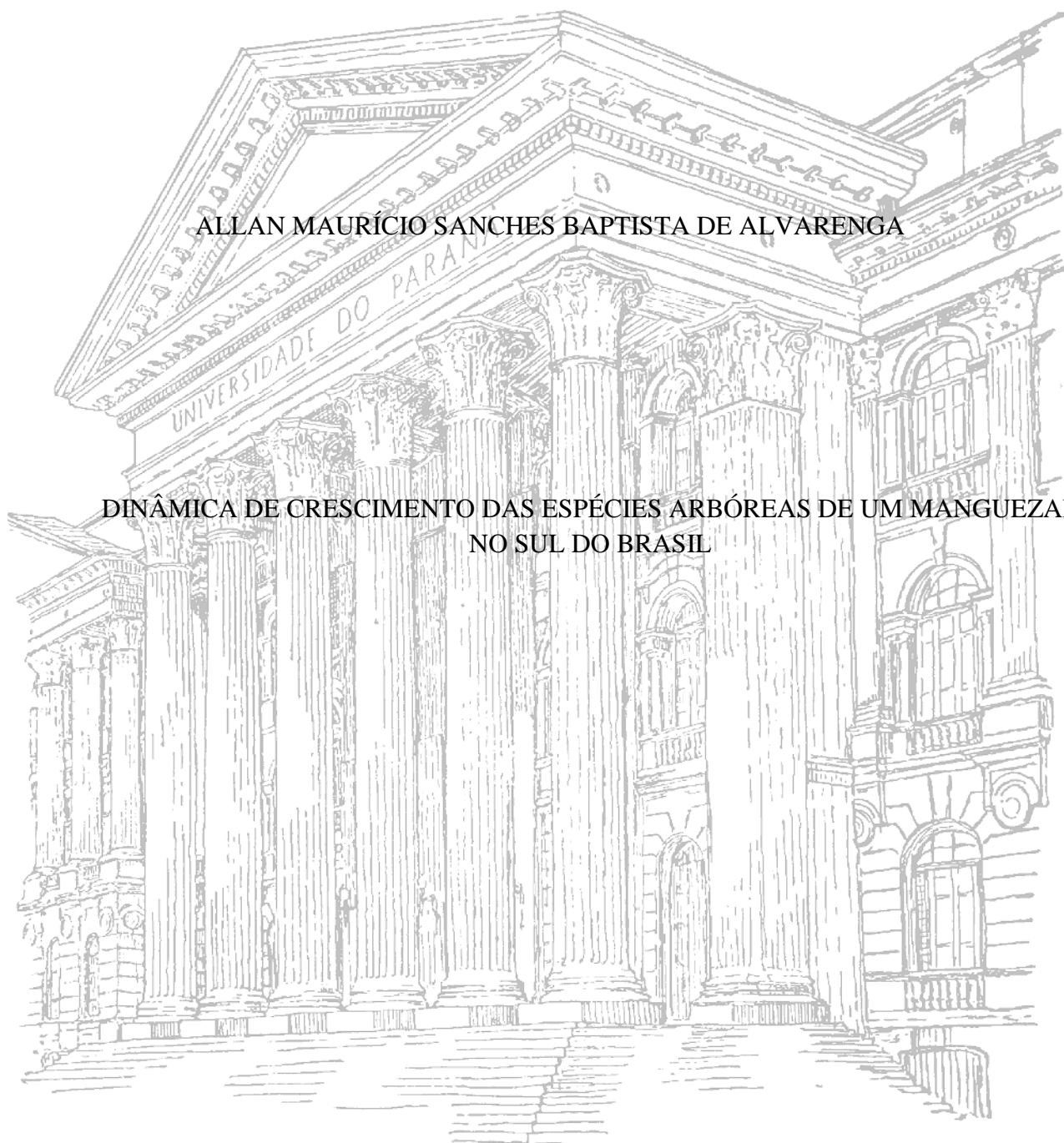


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ALLAN MAURÍCIO SANCHES BAPTISTA DE ALVARENGA

DINÂMICA DE CRESCIMENTO DAS ESPÉCIES ARBÓREAS DE UM MANGUEZAL  
NO SUL DO BRASIL



CURITIBA  
2015

ALLAN MAURÍCIO SANCHES BAPTISTA DE ALVARENGA

DINÂMICA DE CRESCIMENTO DAS ESPÉCIES ARBÓREAS DE UM MANGUEZAL  
NO SUL DO BRASIL

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Botânica, no Curso de Pós-Graduação em Botânica, área de concentração Anatomia e Ecologia Vegetal, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dra Patrícia Soffiatti

Coorientador: Dr. Paulo César Botosso

CURITIBA

2015



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
Setor de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Botânica



**“DINÂMICA DE CRESCIMENTO DAS ESPÉCIES ARBÓREAS DE UM MANGUEZAL NO SUL DO BRASIL.”**

por

**Allan Maurício Sanches Baptista de Alvarenga**


Dissertação aprovada como requisito parcial  
para obtenção do grau de Mestre no Programa  
de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão  
formada pelos doutores



Dra. Patrícia Sofiatti (UFPR)



Dra. Maria Regina Torres Boeger (UFPR)



Dra. Sandra Maria Alvarenga Gomes (UFPR)

Curitiba, 11 de maio de 2015.

L'amour supplée aux longs souvenirs, par une sorte de magie.

Toutes les autres affections ont besoin du passé: l'amour crée, comme par enchantement, un passé  
dont il nous entoure.

Il nous donne, pour ainsi dire, la conscience d'avoir vécu, durant des années, avec un être qui  
naguère nous était presque étranger.

O amor supre a falta de lembranças por uma espécie de mágica. Todas as outras afeições  
necessitam de um passado: o amor cria, como por encanto, um passado de que nos cerca. Dá-nos, por  
assim dizer, a consciência de haveremos vivido anos a fio com alguém que há pouco era quase um  
estranho

Adolphe, (1816) – Benjamin Constant

## Agradecimentos

Agradeço aos meus pais Amauri Antonio de Alvarenga e Terri Sandra Sanches Baptista Capelato por sempre me incentivarem a estudar, principalmente à minha mãe, que ensinou pelo exemplo, como a vida de uma pessoa pode se transformar através dos estudos.

Ao meu irmão Jean Felipe Sanches Baptista de Alvarenga por acompanhar essa caminhada mesmo a distância e minha irmã Ana Cláudia Sanches Baptista por ser sem dúvida a melhor irmã que alguém pode ter.

Ao meu Padrasto e amigo, Antônio Capelato, pessoa extremamente afável e agradável.

Ao meu marido Rafael Chaves por ter apoiado minha decisão de mudar de estado e enfrentar comigo as dificuldades de começar uma vida do zero.

À minha amiga-irmã Veruska Barbosa da Silva, conselheira e dedicada, sempre presente em meus pensamentos e meu coração.

À Clécia Afonso, grande amiga, mulher forte, exemplo de coragem que está do outro lado do mundo e que não abre mão de uma boa conversa.

Ao meu grande amigo Paulo Gabriel da Silva Carvalho, que tem grande parcela de responsabilidade nessa conquista do início ao fim e certamente terá em muitas outras. Meu maior exemplo de caráter e bondade.

Agradeço minha orientadora, Patrícia Soffiatti que não sabe trabalhar de outra forma que não seja com amor, que me mostrou o caminho a seguir e acreditou que eu teria condições de trilhar esse caminho com minhas próprias pernas me dando a possibilidade de crescer ainda mais.

À Valéria Cunha Muschner, que é uma ótima amiga e sempre esteve presente quando precisei, e não foi pouco. Sem dúvida meus dias seriam bem mais chatos sem sua presença.

Agradeço aos meus amigos do herbário: Alci Albiero Junior, Bianca Canestraro, Camila Vanessa Buturi, Carla Adriane Royer, Daniela Imig, Eduardo Damasceno Lozano, Julia Meireles, Lilien Cristina Ferneda Rocha, Lucas Bacci, Mathias Engels, Mônica Bolson e Thuane Bochorny, que acolheram esse anatomista tagarela. Especialmente, agradeço a Stéphanie de Fátima Pereira pelos

momentos de diversão, conversas e broncas que tivemos juntos e pelos muitos outros que espero que ainda teremos.

Aos meus colegas do LEMV: Maria Augusta Poersch, Mateus Beraldo Paulico, Guilherme Nogueira e Bruna Saviatto Fagundes que junto comigo estão aprendendo como lidar de maneira equilibrada com tanta gente no mesmo laboratório, tentando sempre melhorar e formar uma família, sempre que podemos ajudando uns aos outros. Sem deixar de lado minha Amiga Jaqueline do Santos, rainha da ponderação, que sempre me ensina a olhar tudo por todos os ângulos possíveis e impossíveis fazendo que eu tente ser sempre justo.

Agradeço a todos funcionários da UFPR que sempre me atenderam da melhor maneira possível.

Agradeço à professora Maria Regina Torres Boeger e à Sandra Maria Alvarenga Gomes pelas sugestões a esse trabalho, com o intuito de torna-lo melhor.

## Sumário

Lista de Figuras Capítulo 1 .....	8
Lista de Tabelas Capítulo 1 .....	8
Lista de figuras Capítulo 2 .....	9
Lista de Tabelas Capítulo 2 .....	10
<b>Introdução Geral .....</b>	<b>11</b>
Área de estudo .....	12
Espécies Estudadas .....	13
<b>Referências .....</b>	<b>15</b>
<b>Dinâmica de crescimento das espécies arbóreas de um manguezal no sul do Brasil.....</b>	<b>18</b>
Resumo .....	19
Abstract .....	20
Introdução .....	21
Material e métodos.....	23
Variáveis abióticas.....	23
Área de estudo e espécies estudadas.....	23
Crescimento em circunferência e Fenologia.....	25
Análise dos dados .....	26
Resultados .....	26
Fenologia .....	26
Crescimento em circunferência .....	28
Discussão .....	29
Referências.....	33
<b>Instabilidade do desenvolvimento e plasticidade morfológica das espécies arbóreas do manguezal.....</b>	<b>38</b>
Highlights.....	39
Resumo .....	39
Abstract .....	40
Introdução .....	41
Material e métodos.....	42
Área de estudo .....	42
Aferição da Salinidade.....	43
Análises morfo-anatômica foliar .....	43
Resultados .....	46
Caracterização das subáreas .....	46
Anatomia foliar: descrição anatômica qualitativa .....	46
Morfoanatomia quantitativa.....	50
Assimetria foliar .....	55
Discussão .....	55
Referencias.....	60
<b>Considerações finais .....</b>	<b>62</b>

### Lista de Figuras Capítulo 1

<b>Fig. 1</b> Espécies estudadas; a) <i>Avicennia schaueriana</i> ; b) <i>Rhizophora mangle</i> ; c) <i>Laguncularia racemosa</i> ; d) Vista geral da área de estudo.....	24
<b>Fig. 2</b> Área de estudo, localizada na baía de Guaratuba, PR .....	24
<b>Fig. 3</b> Variáveis abióticas da Baía de Guaratuba, PR, com médias mensais para (a) temperatura e precipitação (b) umidade do ar e salinidade (c) radiação solar e comprimento do dia. Período Setembro/2013 a Agosto 2014.....	25
<b>Fig. 4</b> Fenofases vegetativas para as três espécies estudadas durante o período de Setembro/2013 a Agosto/2014 (a) produção de folhas (b) senescência.....	27
<b>Fig. 5</b> Fenofases reprodutivas para as três espécies estudadas durante o período de Setembro/2013 a Agosto/2014 (a) floração e (b) frutificação.....	28
<b>Fig. 6</b> Incremento cumulativo em circunferência do tronco para as três espécies durante o período de Setembro/2013 a Agosto/2014.....	29

### Lista de Tabelas Capítulo 1

<b>Tabela 1</b> Relação entre o incremento em circunferência do tronco e as fenofases em <i>Avicennia schaueriana</i> .....	29
---	----

## Lista de figuras Capítulo 2

- Figura 1** Área de estudo (ponto), Baía de Guaratuba, Guaratuba, PR. ....43
- Figura 2** Representação esquemática das medidas utilizadas para definição da assimetria flutuante ...45
- Figura 3** Acompanhamento da variação da salinidade nas áreas estudadas .....46
- Figura 4** Secções transversais da lâmina foliar de *Avicennia schaueriana* (A-E). (A). (B) Detalhe do mesofilo. Possui mesofilo dorsiventral, a hipoderme é composta por 4-5 camadas de células colenquimáticas, abaixo da epiderme adaxial. O parênquima paliçádico é composto por 3-4 camadas de células (C) Nervura central. Há 3-4 camadas de células colenquimáticas abaixo da epiderme adaxial e abaxial; aerênquima está presente abaixo do colênquima; o cilindro vascular é contínuo. (D) Detalhe das glândulas secretoras de sal, localizadas em depressões na epiderme. (E) Os estômatos estão localizados abaixo do nível das células epidérmicas comuns e recobertos por numerosos tricomas. H = hipoderme. E = estômato. EB = epiderme da face abaxial. ED = epiderme da face adaxial. FF = Feixe vascular. GS = glândula de sal. PE = parênquima esponjoso. PP = parênquima paliçádico. T = tricoma glandular. Seta branca = glândulas de sal. ....47
- Figura 5** Secções transversais da lâmina foliar de *Laguncularia racemosa* (A-E). (A). (B) Detalhe do mesofilo. Possui mesofilo isobilateral, a hipoderme é composta por 1-2 camadas de células colenquimáticas, abaixo da epiderme abaxial. O parênquima paliçádico está presente dos dois lados, mais desenvolvido abaixo da epiderme adaxial, composto por 3-4 camadas de células. Abaixo da hipoderme, ocorre 1 camada de parênquima clorofiliano. Apresenta drusas. (C). Nervura central. Várias camadas de colênquima na porção voltada para a epiderme abaxial; o cilindro vascular é descontínuo. (D) Detalhe das glândulas secretoras de sal, localizadas em depressões na epiderme. (E) Os estômatos estão localizados no mesmo nível das células epidérmicas comuns. H = hipoderme. E = estômato. EB = epiderme da face abaxial. ED = epiderme da face adaxial. FF = Feixe vascular. GS = glândula de sal. PE = parênquima esponjoso. PP = parênquima paliçádico. ....48
- Figura 6** Secções transversais da lâmina foliar de *Rhizophora mangle* (A-D). (A). (B) Detalhe do mesofilo. Possui mesofilo dorsiventral, a hipoderme é composta por 1-2 camadas de células colenquimáticas, abaixo da epiderme abaxial. O parênquima paliçádico está presente dos dois lados, mais desenvolvido abaixo da epiderme adaxial, composto por 3-4 camadas de células. Abaixo da hipoderme, ocorre 1 camada de parênquima clorofiliano. Abaixo da epiderme adaxial, ocorrem 5-6 camadas de hipoderme colenquimática; abaixo desta está o parênquima paliçádico. Abaixo da epiderme abaxial, ocorre 1 camada de hipoderme. Apresenta drusas e células mucilaginosas no parênquima paliçádico. (C). Nervura central. Há 3-4 camadas de células colenquimáticas abaixo da epiderme adaxial; abaixo desta ocorre 1 camada de parênquima paliçádico. Abaixo da epiderme ocorrem 4-5 camadas de colênquima, seguido pelo aerênquima. O cilindro vascular é contínuo. (D) Detalhe das glândulas secretoras de sal, localizadas em depressões na epiderme. (E) Os estômatos estão situados no mesmo nível das células epidérmicas comuns. H = hipoderme. E = estômato. EB = epiderme da face abaxial. ED = epiderme da face adaxial. FF = Feixe vascular. GS = glândula de sal. PE = parênquima esponjoso. PP = parênquima paliçádico. T = tricoma glandular. CM = Células mucilaginosas. \*=Drusa. ....50
- Figura 7** Análises de coordenadas principais das características morfo-anatômicas de *A. schaueriana*. Os autovalores e a respectiva porcentagem estão mostrados no gráfico. Somente as duas primeiras coordenadas são interpretáveis pelo critério de “Broken Stick” .....52
- Figura 8** Análise de coordenadas principais das características morfoanatômicas de *R. mangle*. Os autovalores e a respectiva porcentagem estão mostrados no gráfico. ....54
- Figura 9** Índice de assimetria médio para *A. schaueriana*, *L. racemosa* e *R. mangle* ao longo de um gradiente de salinidade dividido em três áreas. ....55

## Lista de Tabelas Capítulo 2

- Tabela 1** Características das áreas do estudo, definidas pelos valores de salinidade.....46
- Tabela 2** Parâmetros morfoanatômicos de *A. schaueriana*, *L. racemosa* e *R. mangle* nas áreas do manguezal estudado sobre influência de um gradiente de salinidade. Parâmetros morfoanatômicos de *A. schaueriana*, *L. racemosa* e *R. mangle* nas áreas do manguezal estudado sobre influência de um gradiente de salinidade. (Valores representam as médias e respectivos desvios padrão). MSEC: Massa seca; MFE: Massa foliar específica; AF: Área foliar; AFE: Área foliar específica; ETL: Espessura total da lâmina; EEAD; Espessura da epiderme adaxial; EPP: Espessura do parênquima paliçádico; ECS: Espessura da camada subepidérmica; EPE Espessura do parênquima Esponjoso. ....51
- Tabela 3** Correlação entre os valores das características morfoanatômicas de *A. schaueriana* e dos escores das duas coordenadas principais entre as áreas do manguezal Guaratuba. Correlação entre os valores das características morfoanatômicas de *A. schaueriana* e dos escores das duas coordenadas principais entre as áreas do manguezal Guaratuba. Msec: Massa seca, MFE: Massa foliar específica, AF: Área foliar, AFE: Área foliar específica, ETL: Espessura total da lâmina, EEAD: Espessura da epiderme adaxial, EPP: espessura do parênquima paliçádico, ECS: Espessura da camada subepidérmica, EPL: Espessura do parênquima lacunoso, EEAB: Espessura da epiderme abaxial .....53
- Tabela 4** Correlação entre os valores das características morfoanatômicas de *R. mangle* e dos escores das duas coordenadas principais entre as áreas do manguezal Guaratuba. Correlação entre os valores das características morfoanatômicas de *R. mangle* e dos escores das duas coordenadas principais entre as áreas do manguezal Guaratuba. Msec: Massa seca; MFE: Massa foliar específica; AF: Área foliar; AFE: Área foliar específica; ETL: Espessura total da lâmina; EEAD: Espessura da epiderme adaxial; EPP: espessura do parênquima paliçádico; ECS: Espessura da camada subepidérmica; EPL: Espessura do parênquima lacunoso; EEAB: Espessura da epiderme abaxial .....54

## Introdução Geral

Os manguezais do litoral do Estado do Paraná são caracteristicamente compostos por três espécies lenhosas, halófitas facultativas, de porte arbóreo-arbustivo: *Avicennia schaueriana* Stapf e Leechm. ex Moldenke (Acanthaceae), *Laguncularia racemosa* (L.) C. F. Gaertn (Combretaceae) e *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae), altamente adaptadas às condições ambientais peculiares deste ecossistema (Krauss e Ball, 2013).

Agentes tensores como salinidade, geomorfologia e o regime de marés, impõem restrições estruturais e funcionais, levando ao desenvolvimento de estratégias (e.g., rizóforos, embriões vivíparos e mecanismos eficientes de retenção de nutrientes e de exclusão de sal) para auxiliar na subsistência em solos salinos e alagados (Alongi, 2014).

O registro da variação das características fenológicas das espécies arbóreas é um importante indicador das respostas desses organismos às condições climáticas e edáficas de uma região (Fournier, 1974). As florestas tropicais variam os seus padrões fenológicos, que tendem a ser flexíveis, determinados primariamente pelas suas características intrínsecas, as quais tem uma forte relação filogenética e evolutiva, além de refletir as variações do ambiente (FERNANDES, 1999; Morellato et al., 2000; Wielgolaski, 2001; Cardoso et al., 2012). Os eventos fenológicos aliados aos estudos de atividade cambial contribuem para a compreensão da dinâmica de crescimento das espécies (Botosso e Tomazello Filho, 2001).

A atividade cambial pode ser demonstrada por vários indicadores e dentre os métodos indiretos, destacam-se os estudos fenológicos (Sanz et al., 2011) e o uso de dendrômetros (Mariaux, 1967; Botosso e Vetter, 1991).

As cintas dendrométricas possibilitam obter informações gerais a respeito do incremento em diâmetro do caule que é o aumento da matéria seca proveniente da atividade cambial combinado com as flutuações sazonais promovidas pelas mudanças na quantidade de água nos tecidos caulinares (Larcher, 2000). As mudanças sazonais na disponibilidade hídrica promovem uma forte interação entre ambiente, fenologia e crescimento (Borchet, 1999). A avaliação contínua do incremento em circunferência

possibilita, a médio e longo prazo, a determinação do ritmo e da taxa de crescimento, da periodicidade da atividade cambial e da influência dos fatores climáticos neste processo (Botosso e Tomazello Filho, 2001).

Os fatores ambientais comumente afetam a estrutura das plantas expressando na sua morfologia e anatomia as variações resultantes desta interação (Boeger et al., 2008). O órgão vegetal que apresenta maior plasticidade em seus atributos decorrentes desses estímulos ambientais é a folha (Dickison, 2000).

A salinidade pode induzir na folha o incremento de camadas subepidérmicas e parenquimáticas, que ocasionam o aumento da suculência foliar, o maior desenvolvimento da cutícula e redução da área específica (Suarez e Sobrado, 2000; Naidoo, 2010; Arrivabene et al., 2014). Essas variações podem ampliar a resistência ao estresse, a eficiência fotossintética (Read e Sanson 2003; Read et al., 2006) ou ainda, aperfeiçoar o uso da água, minimizando perdas (Naidoo, 2010).

As espécies de mangue comumente apresentam caracteres anatômicos foliares característicos de ambientes xéricos (Yuanyue et al., 2009; Sereneski-De Lima et al., 2013). Apesar de serem muito adaptadas às condições específicas e dinâmicas dos manguezais, determinadas condições podem levar à desestabilização do seu desenvolvimento. Quando o organismo não consegue corrigir desvios aleatórios que ocorrem durante o seu desenvolvimento, são produzidos desvios do eixo de simetria bilateral desse organismo caracterizando a assimetria flutuante (Freeman et al., 2004). Indivíduos menos simétricos geralmente apresentam maior instabilidade de desenvolvimento (ID), pior sucesso reprodutivo e menores taxas de sobrevivência (Freeman et al., 1993). O aumento da estabilidade no desenvolvimento geralmente está associado ao decréscimo da área foliar (Palmer e Strobeck, 1986).

### **Área de estudo**

A Baía de Guaratuba (Figura 1) é o segundo maior sistema estuarino do litoral do estado do Paraná. Comunica-se com o Oceano Atlântico por uma abertura de aproximadamente 500 metros, e prolonga-se para dentro do continente por cerca de 15 quilômetros (Chaves e Corrêa, 1998). Apresenta, segundo a classificação de Köppen, o clima do tipo Af, tropical superúmido, sem estação seca, com temperatura média de todos os meses, superior a 18°C, isento de geadas e com precipitação no mês mais seco acima

de 60 mm. A precipitação média anual é de 2100 mm e a média anual da umidade relativa do ar é de 85% (Negrelle, 2007). O solo é do tipo Gleissolo tiomórfico húmico/sáprico, sálico/sódico (Batista, 2011).

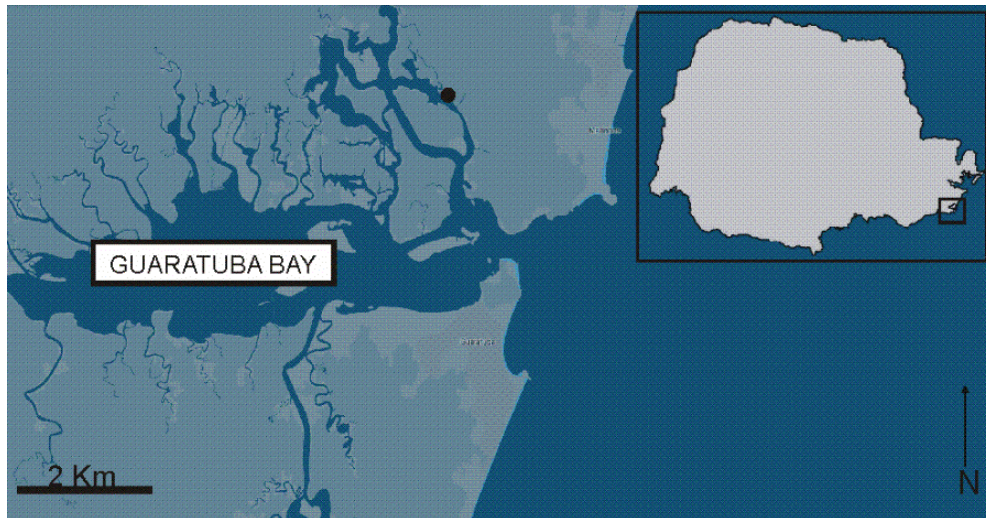


Figura 1: Área de estudo, localizada na Baía de Guaratuba, Guaratuba, PR.

### Espécies Estudadas

*Avicennia schaueriana* Stapft & Leechm (Figura 2a), pertence à família Acanthaceae, com distribuição predominantemente pantropical. Inclui cerca de 200 gêneros e 3000 espécies e no Brasil ocorrem 44 gêneros e cerca de 500 espécies (Souza e Lorenzi, 2008).

*Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn (Figura 2c), pertence à família Combretaceae, com distribuição predominantemente pantropical e inclui cerca de 20 gêneros e entre 400 e 500 espécies. No Brasil ocorrem 6 gêneros e aproximadamente 60 espécies (Souza e Lorenzi, 2008). *Laguncularia* é um gênero monotípico, comum em manguezais, com distribuição restrita a América e Oeste da África (Tomlinson, 1986).

*Rhizophora mangle* L. (Figura 2b), pertence à família Rhizophoraceae, com distribuição pantropical, e inclui 16 gêneros e cerca de 150 espécies. No Brasil ocorrem quatro gêneros e cerca de 15 espécies (Souza e Lorenzi, 2008). A tribo Rhizophoreae inclui quatro gêneros exclusivos de mangue, *Bruguiera*, *Ceriops*, *Kandelia* e *Rhizophora*, nos quais a condição vivípara é uma particularidade (Tomlinson, 1986).

As três espécies em conjunto formam os bosques de mangues encontrados no Sul do Brasil.

(Figura 2d).



Figura 2: Espécies estudadas; a) *Avicennia schaueriana*; b) *Rhizophora mangle*; c) *Laguncularia racemosa*; d) Vista geral da área de estudo.

O presente estudo teve como objetivo avaliar a dinâmica de crescimento do componente arbóreo de uma área de manguezal na baía de Guaratuba, PR, correlacionando as variáveis abióticas à fenologia, atividade cambial, anatomia e morfologia foliar, bem como na estabilidade do desenvolvimento dessas espécies, a fim de responder as seguintes questões:

- 1- Qual o período de maior incremento em circunferência de cada espécie, e quais os fatores relacionados?
- 2- Quais os efeitos da salinidade na anatomia e morfologia foliar dessas espécies?
- 3- Mesmo sendo altamente adaptadas às particularidades desse ambiente de transição, as espécies apresentam instabilidade em seu desenvolvimento?

Desta forma, o presente trabalho de pesquisa está estruturado em dois capítulos. O primeiro capítulo aborda o estudo da fenologia associado ao crescimento em circunferência de indivíduos adultos de *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle* em uma área de manguezal em Guaratuba, PR. No segundo capítulo, é apresentado o estudo das variações na morfoanatomia foliar e verificada a instabilidade no desenvolvimento das três espécies presentes nesta área de manguezal, através da análise da assimetria flutuante, que mede o desvio aleatório da perfeita simetria morfológica bilateral dos organismos, em relação a um gradiente de salinidade, utilizando-se a folha como marcador.

## Referências

- ALONGI, D. M. Carbon Cycling and Storage in Mangrove Forests. **Annu. Rev. Mar. Sci.** 6:195–219. 2014.
- ARRIVABENE, H.P.; SOUZA I.; CÓ, W. L. O.; RODELLA, R. A.; WUNDERLIN, D. A.; MILANEZ, C. R. Functional traits of selected mangrove species in Brazil as biological indicators of different environmental conditions. **Science of the Total Environment** 476–477.496–504. 2014.
- BATISTA, E. E. K. Caracterização quantitativa e descrição anatômica do lenho de duas espécies arbóreas do manguezal da baía Antonina e Guaratuba, PR. 39p. – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2011.
- BOEGER, M. R. T.; GLUZEZAK, R. M.; PIL, M. W.; GOLDENBERG, R. e MEDRI, M. Variabilidade morfológica foliar de *Miconia sellowiana*(DC.) Naudin (Melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no Estado do Paraná. **Revista Brasil. Bot.**, V.31, n.3, p.443-452, jul.-set. 2008.
- BOTOSSO, P.C. & M. TOMAZELLO FILHO. Aplicação de faixas dendrométricas na dendrocronologia: avaliação da taxa e do ritmo de crescimento do tronco de árvores tropicais e subtropicais. In: N.B. Maia, H.L. Martos & W. Barella (eds.), **Indicadores ambientais: conceitos e aplicações**: EDUC, São Paulo. 145 -- 172. 2001.
- BOTOSSO, P. C.; VETTER, R. E. Alguns aspectos sobre a periodicidade e taxa de crescimento em 8 espécies arbóreas tropicais de floresta de Terra Firme (Amazônia). **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 3, n. 2, p. 163–180, 1991.
- BUAJAN, S AND PUMIJUMNONG, N. Seasonal cambial activity of some mangrove trees in Inner Gulf of Thailand in dependence on climate. **Songklanakarin Journal of Science and Technology**, v. 34, n. 3, p. 337-344, 2012.
- CARDOSO, F. C. G.; MARQUES, R.; BOTOSSO, P. C.; MARQUES, M. C. M. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. **Plant Soil**. 2012
- CHAVES, P.T.C. e CORRÊA, M.F.M. Composição ictiofaunística da área de manguezal da Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 15:195-202. 1998.
- DICKISON, W. C. Integrative plant anatomy. **Harcourt Academic Press**, San Diego. 2000.
- FERNANDES, M.E.B. Phenological patterns of *Rhizophora* L., *Avicennia* L. and *Laguncularia* Gaertn. f. in Amazonian mangrove swamps. **Boletim do Laboratório de Hidrobiologia** 413:53-62. 1999.
- FOURNIER, L.A. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba** 24, 422–423. 1974.
- FREEMAN, D.C., GRAHAM, J.H., EMLLEN, J.M. Developmental stability in plants: Symmetries, stress and epigenesis. *Genetica* 89, 97–119. 1993. doi:10.1007/BF02424508

- FREEMAN D.C., BROWN M.L., DUDA J.J., GRAHAM, J.H., EMLLEN, J.M., KRZYSIK, A.J., BALBACH, H., KOVACIC, D.A., ZAK, J.C. Developmental instability in *Rhus copallinum*: multiple stressors, years, and responses. *Int J Plant Sci* 165:53–63. 2004.
- KRAUSS, K. W., BALL, M. C. On the halophytic nature of mangroves. **Trees** 27: 7. 2013.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. Rima, São Carlos. 2000.
- MAURIAUX, A. Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Bois et Forêts des Tropiques*; **Nogent-sur-Marne**, 113:3-14. 1967a
- MAURIAUX, A. Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Bois et Forêts des Tropiques*; **Nogent-sur-Marne**, 114: 23-37. 1967b
- MORELLATO, L.P.C., TALORA, D.C., TAKAHASI, A. BENCKE, C.S.C., ROMERA, E.C. e ZIPPARRO, V. Phenology of atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica** 32 (Special Issue):811-823. 2000.
- NAIDOO, G., NAIDOO, Y., ACHAR, P. Responses of the mangroves *Avicennia marina* and *Bruguiera gymnorhiza* to oil contamination. *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 205, 357–362. 2010. doi:10.1016/j.flora.2009.12.033
- NEGRELLE, R.R.B.; FORNAZZARI, K.R.C. Estudo etnobotânico em duas comunidades rurais (Limeira e Ribeirão Grande) de Guaratuba (Paraná, Brasil). **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v.9, n.2, p.36-54, 2007.
- PALMER, R. A., STROBECK, C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, and patterns. *Annu Rev Ecol Syst* 17:391–421. 1986.
- READ, J. & SANSON, G.D. 2003. Characterizing sclerophylly: the mechanical properties of a diverse range of leaf types. **The Phytologist** 160: 81-99.
- READ, J.; SANSON, G.D.; GARINE-WICHATITSKY, M. & JAFFRÉ, T. 2006. Sclerophylly in two contrasting tropical environments: low nutrients vs. low rainfall. **American Journal of Botany** 93: 1601 -1604.
- SANZ, J., BERMEJO, V.; MUNTIFERING, R.; GONZÁLEZ-FERNÁNDEZ, I.; GIMENO, B.S.; ELVIRA, S.; ALONSO, R. Plant phenology, growth and nutritive quality of *Briza maxima*: Responses induced by enhanced ozone atmospheric levels and nitrogen enrichment. **Environmental Pollution** 159 423 e 430. 2011.
- SERENESKI-DE LIMA, C., BOEGER, M.R.T., LARCHER-DE CARVALHO, L., PELOZO, A., SOFFIATTI, P. Sclerophylly in mangrove tree species from South Brazil. *Rev. Mex. Biodivers.* 84, 1159–1166. 2013. doi:10.7550/rmb.32149
- SOUZA, V. C.; LORENZI, H. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II. **Nova Odessa**: Instituto Plantarum, 2008.

- SUAREZ, N. & SOBRADO, M.A. Adjustments in leaf water relations of mangrove (*Avicennia germinans*) seedlings grown in a salinity gradient. **Tree Physiology** 20: 277-282. 2000.
- TOMLINSON, P.B. The botany of mangroves. **Cambridge University Press**, Cambridge 419 p. 1986.
- WIELGOLASKI FE Phenological modifications in plants by various edaphic factors. **International Journal of Biometeorology** 45: 196–202. 2001.
- YUANYUE, L.; ZHONGBAO, L.; PENG, L. The Study on the Leaf Anatomy of Some Mangrove Species of CHINA. **International Conference on Environmental Science and Information Application Technology**. 2009.

## **Dinâmica de crescimento das espécies arbóreas de um manguezal no sul do Brasil**

Allan M. S. B. Alvarenga<sup>(1)</sup>, Paulo César Botosso<sup>(2)</sup>, Patrícia Soffiatti<sup>(1)</sup>

1 Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil

2 Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Embrapa Florestas, Colombo, Brasil

e-mail: allan.baptista@gmail.com

## Resumo

O presente estudo tem por objetivo investigar as relações entre o incremento em circunferência do tronco, a fenologia e as variáveis abióticas, de três espécies arbóreas representativas em uma área de manguezal na Baía de Guaratuba, PR. Durante 12 meses foram realizadas mensalmente leituras do incremento em circunferência do tronco das árvores e dos eventos fenológicos vegetativos e reprodutivos. Enquanto a temperatura máxima influencia diretamente a frutificação em *Avicennia schaueriana*, a mesma está fortemente relacionada à produção de folhas e à floração em *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle*, respectivamente. A precipitação mensal é significativamente relacionada à floração de *R. mangle*, mas não com as outras duas espécies, ou ainda a brotação foliar é correlacionada diretamente com a umidade do ar apenas em *L. racemosa*. O incremento em circunferência foi significativamente correlacionado aos eventos fenológicos apenas em *A. schaueriana*, às fenofases de brotação e senescência. Nenhuma variável abiótica apresentou correlação com esse evento para as outras duas espécies. Contudo, a maior taxa de incremento para as três espécies ocorre durante o período de maior temperatura e precipitação. Concluímos que a dinâmica de crescimento das espécies arbóreas desse ambiente compreende uma relação de interdependência entre os diversos fatores endógenos e abióticos, sendo a precipitação a variável determinante dos padrões fenológicos e de crescimento na área de estudo.

**Palavras chave:** *Avicennia*, Dendrômetros, Fenofases, *Laguncularia*, Mangue, *Rhizophora*

## Abstract

The present study aimed to investigate the relationships between stem circumference growth, phenology and abiotic variables, of three tree species representatives of a mangrove in Guaratuba Bay, Southern Brazil. During 12 months we followed species circumference growth using dendrometer bands and vegetative and reproductive phenological events. While the maximum temperature influences directly the fruiting phenophase of *Avicennia schaueriana*, it is strongly related to the production of leaves and flowering in *Laguncularia racemosa* and *Rhizophora mangle*, respectively. Monthly precipitation is significantly related to the flowering phenophase of *R. mangle*, but not with the other two species. Leaves sprouting is correlated directly with air humidity only in *L. racemosa*. Stem circumference growth was significantly correlated with phenological events only in *A. schaueriana*, to the phenophases of leaves sprouting and senescence. No abiotic variable presented correlation to this event for the other two studied species. However, the highest rate of stem circumference increment for the three species occurred during the period of highest temperature and precipitation. We conclude that the growth dynamics of tree species in this environment comprises a relationship of interdependence between endogenous and abiotic factors where rainfall is a determinant variable for phenological and growth patterns in the study area.

**Keywords:** *Avicennia*, Dendrometers, Phenophases, *Laguncularia*, Mangrove, *Rhizophora*

## Introdução

Os manguezais do litoral do Estado do Paraná são caracteristicamente compostos por três espécies lenhosas, halófitas facultativas, de porte arbóreo-arbustivo: *Avicennia schaueriana* Stapf e Leechm. ex Moldenke (Acanthaceae), *Laguncularia racemosa* (L.) C. F. Gaertn (Combretaceae) e *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae), altamente adaptadas às condições ambientais peculiares deste ecossistema (Krauss & Ball, 2013).

Fatores como salinidade, geomorfologia e o regime de marés típicos deste ecossistema impõem restrições estruturais e funcionais às espécies, levando ao desenvolvimento de estratégias, como desenvolvimento de rizóforos, embriões vivíparos e mecanismos eficientes de retenção de nutrientes e de exclusão de sal, bem como mecanismos fisiológicos que permitem que estas subsistam em solos salinos e alagados (Alongi, 2014).

A dinâmica do crescimento de espécies arbóreas tropicais vem sendo estudada através de diversos métodos e dentre estes, destacam-se o acompanhamento da fenologia (Fernandes, 1999; Sanz et al., 2011) e o uso de dendrômetros para o registro do incremento em circunferência do tronco (Botosso & Vetter, 1991; Bernal et al., 2011; Robert et al., 2014), correlacionados às variáveis ambientais (Cardoso et al., 2012).

As florestas tropicais variam os seus padrões fenológicos, os quais possuem uma forte relação filogenética e evolutiva, mas também refletem as variações do ambiente (Fernandes, 1999; Morellato et al., 2000; Wielgolaski, 2001; Cardoso et al., 2012). Em áreas subtropicais do Brasil, têm sido observada uma forte relação reprodutiva e vegetativa com a temperatura média e comprimento do dia (Marques et al. 2004). As mudanças sazonais na disponibilidade hídrica promovem uma forte interação entre ambiente, fenologia e crescimento (Borchet, 1999). Além desse fator, vários outros podem influenciar na dinâmica de crescimento das espécies, como o fotoperíodo, a precipitação e a temperatura (Fernandes, 1999; Kamruzzaman et al., 2013; Santini et al., 2014). Os manguezais são ambientes sujeitos a múltiplas variáveis, como salinidade (Ball, 2002), inundações constantes (Hoppe-Speera et al., 2011), disponibilidade de nutrientes (Simpson et al., 2013), radiação solar (Arrivabene et al., 2014), dentre

outros, e portanto compreender como esses fatores interferem na dinâmica de crescimento das espécies é de grande complexidade.

A precipitação e a temperatura influenciam a salinidade do solo e os eventos fenológicos (Chowdhury et al., 2008). Estudos demonstram que nos manguezais, o comprimento do dia, a precipitação e a temperatura impulsionam o ritmo de floração e frutificação (Nadia et al., 2012), enquanto que a salinidade regula a intensidade e a periodicidade da floração das espécies arbóreas (Sánchez-Núñez et al., 2011). Entretanto, em alguns manguezais, apesar de coincidir com períodos de maior temperatura, as fenofases reprodutivas não são explicadas significativamente por nenhum fator abiótico, o que pode indicar que outros fatores promovem esse evento (Fernandes, 1999).

Em alguns manguezais, o ritmo de crescimento radial não segue padrões definidos (Krauss et al., 2006). Nestes ecossistemas as árvores podem apresentar anéis de crescimento anuais (Estrada et al., 2008) ou não (Nazim et al., 2013), devido à presença ou ausência da sazonalidade climática, visto que a atividade cambial também pode estar relacionada às variáveis abióticas como a precipitação (Robert et al., 2014). De todo modo, é amplamente registrado na literatura que as espécies arbóreas de manguezais apresentam taxas de crescimento baixas (Verheyden et al., 2004a, Estrada et al., 2008).

A partir do acompanhamento mensal dos eventos fenológicos e incremento em circunferência do tronco durante um período de 12 meses em populações de *Avicennia schaueriana* Stapf e Leechm. ex Moldenke (Acanthaceae), *Laguncularia racemosa* (L.) C. F. Gaertn (Combretaceae) e *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae), o presente estudo teve como objetivo avaliar a dinâmica de crescimento do componente arbóreo de uma área de manguezal na baía de Guaratuba, PR, correlacionando as variáveis abióticas à fenologia e a atividade cambial dessas espécies, a fim de responder as seguintes questões: 1- Qual o período de maior incremento em circunferência de cada espécie, e qual a sua relação com a fenologia e as variáveis climáticas? 3- Qual relação entre a fenologia e as variáveis abióticas?

## Material e métodos

### Variáveis abióticas

Os dados de temperatura, precipitação, comprimento do dia, umidade relativa do ar e radiação solar para o período de Setembro/2013 a Agosto/2014, para a área de estudo, foram obtidos junto ao Sistema Meteorológico do Paraná (SIMEPAR) e os dados de salinidade foram obtidos mensalmente nos locais de coleta, com o uso de refratômetro.

### Espécies estudadas e área de estudo

*Avicennia schaueriana* Stapft & Leechm (Fig. 1a), pertence à família Acanthaceae, com distribuição predominantemente pantropical. Inclui cerca de 200 gêneros e 3000 espécies e no Brasil ocorrem 44 gêneros e cerca de 500 espécies (Souza & Lorenzi, 2008).

*Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn (Fig. 1c), pertence à família Combretaceae, com distribuição predominantemente pantropical e inclui cerca de 20 gêneros e entre 400 e 500 espécies. No Brasil ocorrem 6 gêneros e aproximadamente 60 espécies (Souza & Lorenzi, 2008). *Laguncularia* é um gênero monotípico, típico dos manguezais, com distribuição restrita a América e Oeste da África (Tomlinson, 1986). As três espécies em conjunto formam os bosques de mangues encontrados no Sul do Brasil. (Fig. 1d).

*Rhizophora mangle* L. (Fig. 1b), pertence à família Rhizophoraceae, com distribuição pantropical e inclui 16 gêneros e cerca de 150 espécies. No Brasil ocorrem 4 gêneros e cerca de 15 espécies (Souza & Lorenzi, 2008). A tribo Rhizophoreae inclui 4 gêneros exclusivos de mangue, *Bruguiera*, *Ceriops*, *Kandelia* e *Rhizophora*, nos quais a condição vivípara é uma particularidade (Tomlinson, 1986).



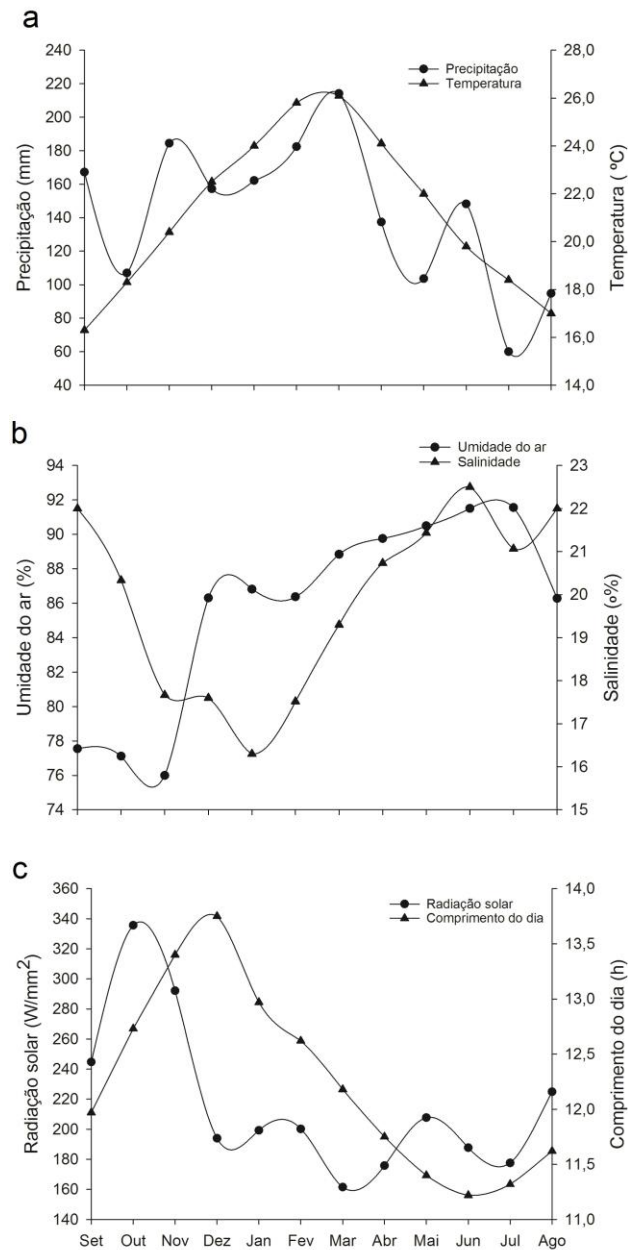
**Fig. 1** Espécies estudadas; a) *Avicennia schaueriana*; b) *Rhizophora mangle*; c) *Laguncularia racemosa*; d) Vista geral da área de estudo

*Avicennia schaueriana*, *L. racemosa* e *R. mangle*, são as três espécies arbóreas ocorrentes na paisagem da Baía de Guaratuba (Fig. 2). Este é o segundo maior sistema estuarino do litoral do estado do Paraná, comunicando-se com o Oceano Atlântico por uma abertura de aproximadamente 500 metros, e prolongando-se para o interior do continente por cerca de 15 quilômetros (Chaves & Corrêa, 1998).



**Fig. 2** Área de estudo, localizada na baía de Guaratuba, PR

Na Baía de Guaratuba a precipitação varia ao longo do ano, sem estação seca definida (valores acima de 60mm), com média anual de 2.290 mm, e temperaturas elevadas de Janeiro a Março, e baixas temperaturas de Julho a Agosto. A umidade relativa do ar é superior à 75% ao longo de todo ano, com valores mais elevados de radiação solar de Setembro a Novembro e dias mais longos de Setembro a Março (Fig. 3 a, b, c).



**Fig. 3** Variáveis abióticas da Baía de Guaratuba, PR, com médias mensais para (a) temperatura e precipitação (b) umidade do ar e salinidade (c) radiação solar e comprimento do dia. Período Setembro/2013 a Agosto 2014

### Crescimento em circunferência e Fenologia

O acompanhamento mensal durante o período de Setembro/2013 a Agosto/2014 do incremento em circunferência e da fenologia foi realizado em 20 indivíduos adultos por espécie, marcados, georeferenciados e com seus diâmetros medidos a altura do peito.

O crescimento em circunferência do caule foi medido por meio de cintas dendrométricas confeccionadas em aço inoxidável e mantidas permanentemente nos troncos das árvores sob tração de

uma mola de aço inoxidável, dotadas de escalas graduadas com precisão de leitura da ordem de 0,2 mm no incremento em circunferência do tronco (Mariaux, 1967a, b).

As fenofases de floração, frutificação, brotação e senescência foliar foram registradas e a intensidade das fenofases avaliadas utilizando-se o método proposto por Fournier (1974), onde os valores obtidos em campo, através de uma escala intervalar semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4) e intervalo de 25% entre cada categoria, permite estimar a porcentagem de intensidade da fenofase em cada indivíduo.

Para o registro do brotamento, foi verificada a presença de gemas foliares, folhas membranáceas e/ou folhas de tamanho inferior às folhas adultas (totalmente expandidas). Para a fenofase queda de folhas, foram consideradas as falhas na copa das árvores. A floração não foi diferenciada entre botões florais e flores abertas e a frutificação não foi diferenciada em frutos em desenvolvimento (imaturos) e frutos maduros (Morellato *et al.*, 2000; Marques *et al.*, 2004).

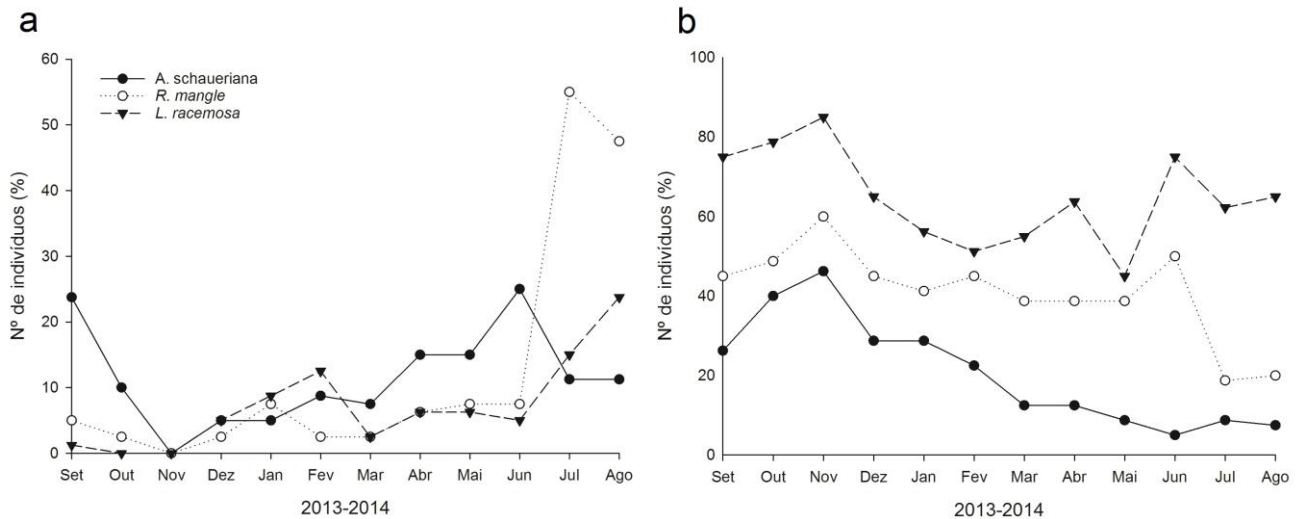
#### Análise dos dados

Utilizou-se o modelo generalizado baseado no método dos mínimos quadrados (GLS) considerando a auto-correlação temporal dos dados para investigar as relações entre o incremento em circunferência do tronco, os eventos fenológicos e as variáveis abióticas. Foram utilizadas as variáveis abióticas e a fenologia como variáveis preditoras para explicar o incremento em circunferência (variável resposta). Paralelamente, as variáveis abióticas também foram consideradas preditoras da fenologia em um segundo modelo. Os valores dos eventos fenológicos foram transformados ( $\log+1$ ) a fim de normalizar a variância dos dados.

## Resultados

### Fenologia

Todas as espécies apresentaram um ciclo sazonal, com picos visíveis para as fenofases reprodutivas e vegetativas, apresentando variações intra e interespecíficas, sendo cada espécie correlacionada diferentemente uma das outras em relação às variáveis ambientais.

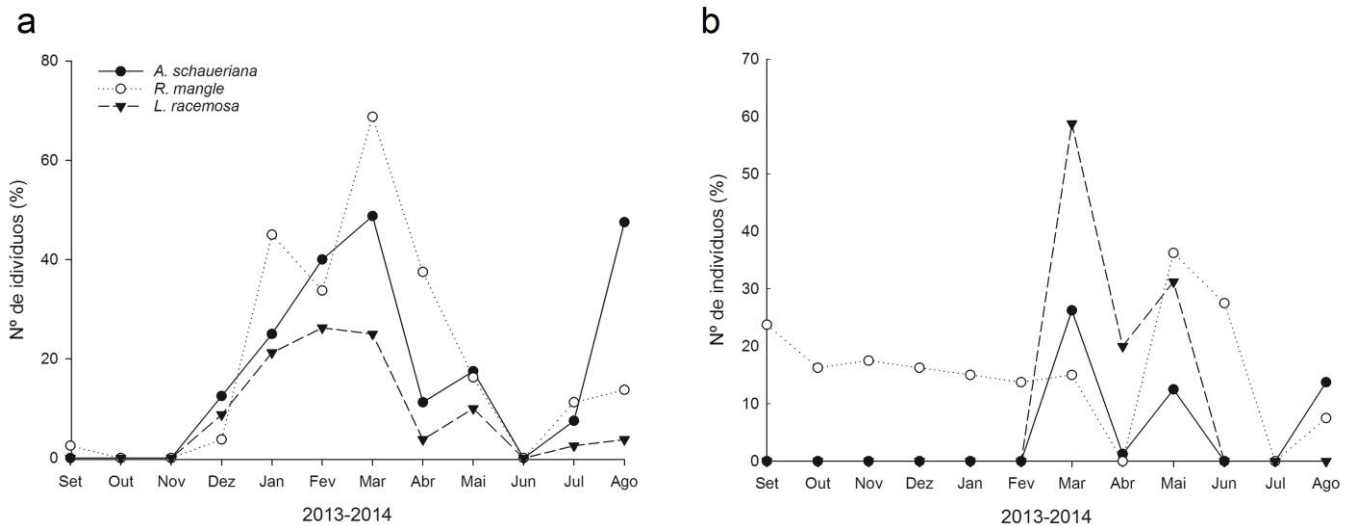


**Fig. 4** Fenofases vegetativas para as três espécies estudadas durante o período de Setembro/2013 a Agosto/2014 (a) produção de folhas (b) senescência

Todas as três espécies são sempre-verdes, dado que para estas espécies a produção e queda foliar são contínuas ao longo do ano (Fig. 4 a, b). Para *L. racemosa* a brotação foi explicada de forma significativa pelo comprimento do dia, temperatura máxima e umidade do ar. *A. schaueriana* e *R. mangle* demonstraram maiores intensidades do evento durante os meses de menor temperatura e maior umidade do ar (Junho a Agosto). *L. racemosa* apresentou ainda aumento de produção foliar no período de maior precipitação e temperatura. A senescência foliar foi simultânea entre as espécies, ocorrendo com maior intensidade no mês de Novembro. Das três espécies, *A. schaueriana* manteve a maior frequência na brotação foliar em relação à senescência, seguida por *R. mangle* e *L. racemosa*, que na maioria dos meses estava com poucas folhas.

A floração foi concomitante para as três espécies durante o período de dias mais longos, úmidos e quentes do ano (Fevereiro – Março/2014) (Fig. 5 a, b). *A. schaueriana* apresentou padrão bimodal para as fenofases reprodutivas, com um pico em Março/14 e outro em Agosto/14. Esta fenofase foi significativamente correlacionada com temperatura máxima, radiação e precipitação para *R. mangle*, espécie com maior número de indivíduos nessa fenofase. *L. racemosa* foi a espécie com o menor número de indivíduos apresentando o evento.

As variáveis preditivas mais importantes para a fenofase de frutificação para *A. schaueriana* foram o comprimento do dia, temperatura máxima e salinidade. *L. racemosa* foi a espécie com maior número



de indivíduos apresentando esta fenofase. *A. schaueriana* e *L. racemosa* apresentaram padrão bimodal desta fenofase, com picos nos meses de Março e Maio e *R. mangle* obteve menor número de indivíduos nessa fenofase, mas por um período maior ao longo do ano. Essa fenofase em *R. mangle* ocorreu a partir de Setembro, com diminuição da intensidade em Abril e Julho, período de maior salinidade e umidade do ar e menor precipitação, temperatura e comprimento do dia.

**Fig. 5** Fenofases reprodutivas para as três espécies estudadas durante o período de Setembro/2013 a Agosto/2014 (a) floração e (b) frutificação

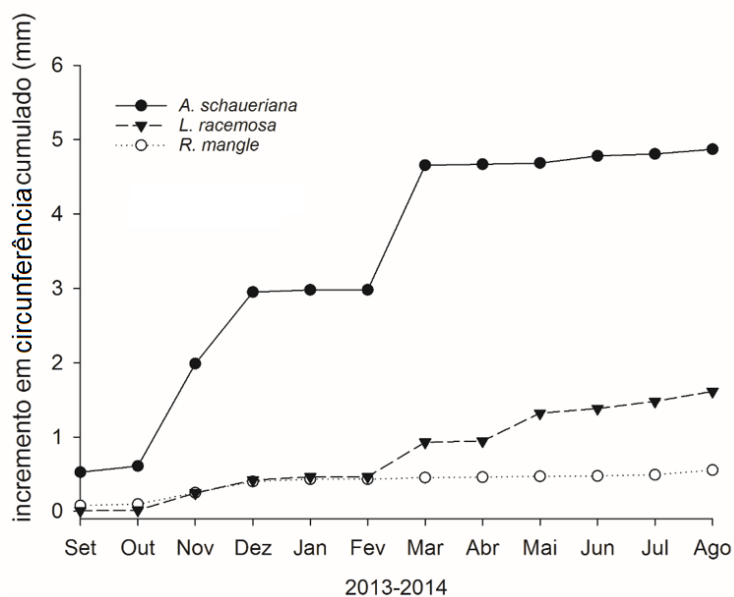
#### Crescimento em circunferência

O crescimento em circunferência foi significativamente correlacionado à fenologia apenas em *A. schaueriana* (Tabela 2), às fenofases de brotação, senescência e floração. No entanto, pode-se observar que a maior taxa de incremento para as três espécies ocorre durante o período de maior temperatura e precipitação. *A. schaueriana* foi a espécie que obteve o maior incremento médio mensal ao longo do período de estudo (1,68 mm) seguida por *L. racemosa* (0,46 mm) e *R. mangle* com 0,153 mm (Fig. 6). A média do diâmetro de cada espécie foi de  $23.85 \pm 6.2$  cm para *A. schaueriana*,  $13.24 \pm 4,77$  cm para *L. racemosa* e  $12.78 \pm 2,4$  cm para *R. mangle*.

**Tabela 1** Relação entre o incremento em circunferência do tronco e as fenofases em *Avicennia schaueriana*

A. schaueriana			
	Erro padrão	Valor - t	Valor - p
Floração	0.148654	2.5551095	0.0432*
Frutificação	0.176582	-0.9531723	0.3773
Senescência	1.080402	-2.6774795	0.0367*
Produção foliar	0.331693	-2.6347483	0.0388*

\* Valores significativos



**Fig. 6** Incremento cumulativo em circunferência do tronco para as três espécies durante o período de Setembro/2013 a Agosto/2014

## Discussão

A precipitação e a temperatura influenciam a salinidade do solo e os eventos fenológicos, o que demonstra que essas variáveis estão associadas - ao menos em parte - às variações do crescimento das espécies de mangue (Chowdhury et al., 2008), como observamos no presente estudo. A relação entre o padrão fenológico, o incremento em circunferência do tronco e as variáveis abióticas é distinta entre as espécies estudadas, apesar de ocorrerem no mesmo ambiente, e sob as mesmas condições. Essas

variáveis atuam de diferentes formas nos padrões fenológicos dos eventos vegetativos e reprodutivos dessas espécies

Para espécies de mangue nem todas fenofases são significativamente explicadas pelos fatores abióticos, demonstrando que outros fatores promovem esses eventos (Fernandes, 1999), como observado neste estudo. Em ambientes com sazonalidade climática bem definida, a queda foliar geralmente ocorre nos períodos secos e a produção de novas folhas no período mais úmido (Coupland et al., 2005), como estratégia para minimizar a perda de água (Wang'ondú et al., 2010). A fenofase de brotação foliar ocorre em um período de menor precipitação, entretanto, como a área de estudo não apresenta valores de precipitação acumulada inferiores a 60 mm, isso não afeta o balanço hídrico das espécies. A maior precipitação reduz os níveis de salinidade da água intersticial, reduzindo assim o estresse salino e afetando os padrões de queda e brotação foliar (Wang'ondú et al., 2010).

Como constatado por alguns autores, e comprovado no presente estudo, há uma marcada sazonalidade com relação às fases reprodutivas das três espécies, causada principalmente pelas diferenças de salinidade, além das particularidades de cada espécie (Agraz-Hernandez et al., 2011). Wang'ondú et al. (2010) observaram que os picos das fenofases reprodutivas ocorreram em períodos opostos aos picos das fenofases vegetativas, mesmo padrão aqui observado. As fenofases reprodutivas geralmente têm início quando o dia passa a ter mais de 12h (Duke, 1990). Nossos resultados demonstram que *R. mangle* começa a fase de floração em Novembro, concomitantemente ao aumento das temperaturas e da pluviosidade, com correlação positiva entre estes parâmetros e esta fenofase. Neste período, a salinidade é menor e a quantidade de nutrientes é maior, favorecendo o estabelecimento dos propágulos (Agraz-Hernandez et al., 2011). *A. germinans* (L.) Stearn apresentou floração nos períodos de altas temperaturas, e frutificação nos períodos de maior precipitação (Agraz-Hernandez et al., 2011; Silva & Fernandes, 2011), época onde a disponibilidade de animais polinizadores e dispersores é maior, o que indiretamente favorece a polinização e dispersão (Van Schaik et al., 1993), como também observado para *A. schauerianna* e *L. racemosa* neste estudo.

Entretanto, a duração das fases pode variar de acordo com a localidade estudada (Agraz-Hernandez et al (2011). Há registros de padrão bimodal para as fenofases reprodutivas em espécies de manguezal (Nádia et al., 2012). Autores demonstram que *L. racemosa* apresentou a fase reprodutiva em Junho e Julho (início da estação chuvosa), e em Fevereiro e Março (seca) (Agraz-Hernandez et al., 2011), semelhante ao observado no presente estudo para *A. schaueriana* e *L. racemosa*. Céron-Souza et al. (2014) observaram para *R. mangle*, em manguezais do Panamá, que estas apresentaram uma fenofase de floração que se manteve durante todo o ano. Fato este também observado por Gill & Tomlinson (1971) e outros autores (Fernandes, 1999; Mehlig, 2006; Agraz-Hernández et al., 2011), embora com algumas variações que podem ser relacionadas à salinidade, nível de insolação e balanço hídrico de cada local de estudo. De acordo com esses autores, a precipitação é o fator-chave influenciando a floração para essa espécie. Assim como a floração, a produção de propágulos é contínua, mas com um pico sazonal no mês de Maio/2014 para a espécie, enquanto *A. schaueriana* e *L. racemosa* apresentaram padrão bimodal para esta fenofase, nos períodos de maior temperatura e pluviosidade.

Krauss et al. (2007) concluíram que as características hidrogeomórficas influenciaram o crescimento das espécies do manguezal na Micronésia e além disso, em locais onde há pouca variação anual na temperatura ou precipitação, as taxas de crescimento de diâmetro foram sazonalmente aperiódicas. Chowdhury et al. (2008) definiram que a precipitação, a temperatura e salinidade são as candidatas que melhor explicam parte das variações no crescimento anual das espécies.

As maiores taxas de incremento para as três espécies ocorreram nos períodos de maior temperatura e precipitação, quando as fenofases reprodutivas mostravam um aumento em suas intensidades. O oposto ocorreu com as fenofases vegetativas. Em florestas com disponibilidade hídrica constante, sem estação seca severa, a queda foliar e a brotação contínuas são estratégias mais vantajosas para a planta, por permitir a translocação de nutrientes a partir da folha madura e taxa fotossintética constantes durante todo o ano (Jackson, 1978). Nessas espécies, o ácido abicísico e as giberelinas são sintetizados nas folhas maduras e transportados com os fotoassimilados para os meristemas laterais e apicais através do floema (Baker, 2000), estimulando a divisão celular das células cambiais e o desenvolvimento das folhas.

A variação do incremento em circunferência entre as espécies pode ser explicada pelo fato da disponibilidade de água no solo atuar de acordo com a densidade e capacidade de armazenamento de água da madeira, profundidade e densidade do sistema radicial e características foliares (Borchert, 1994). Os períodos de maior precipitação são diretamente favoráveis a uma maior atividade cambial, por estarem associados com maiores temperaturas e umidade relativa do ar, que por sua vez afetam processos como a condutância estomática, portanto, são períodos de mais intensa atividade metabólica (Robert et al., 2014). As espécies de mangues utilizam tanto a água doce quanto a salina como fonte para seus processos metabólicos e a proporção de água doce utilizada para o incremento em diâmetro do tronco depende dos níveis de precipitação (Santini et al., 2014), pois é a disponibilidade de água doce, e não inundação da maré, que afeta o incremento em diâmetro (Robert, 2014). Em manguezais subtropicais na Flórida, até 75 por cento do crescimento radial do caule ocorre durante a estação mais úmida (Krauss et al., 2006), o que demonstra esta íntima relação, como também aqui observado.

Os resultados estão de acordo com o existente na literatura, no que se refere a associação entre a atividade cambial e formação de novas folhas em espécies de florestas tropical e subtropical (Marcati et al., 2008; Yáñez-Espinosa et al., 2010). O crescimento lento de *Rhizophora* sp. já foi observado em outras espécies do gênero (Verheyden et al., 2004a) bem como as maiores taxas para *Avicennia* sp. (Robert et al., 2014). Esta foi a espécie com a maior taxa de incremento do tronco, seguida por *L. racemosa* e *R. mangle*. O fato de possuir câmbios sucessivos proporcionaria a *A. schaueriana* a oportunidade de formar mais tecido durante a estação de crescimento, pois várias camadas são formadas progressivamente (Schimtz, 2008).

O fato de não existir um período seco na área de estudo favorece um maior crescimento e produtividade das espécies, pelo fato de sempre ter água de chuva disponível, como constatado por Krauss et al. (2006) para espécies de mangue da Micronésia, onde as altas taxas de crescimento foram relacionadas ao aumento da pluviosidade. Essa característica mantém a salinidade da água intersticial e do solo mais baixas (Estrada et al., 2008). Conforme a salinidade diminui, o crescimento aumenta

linearmente (Morrisey et al., 2010), o que diminuiria os custos energéticos associados à absorção de água doce (Lovelock et al., 2006).

Nossos resultados demonstram que a dinâmica de crescimento das espécies arbóreas do manguezal da área da Baía de Guaratuba, PR, consiste de uma relação de interdependência entre os diversos fatores bióticos e abióticos. A precipitação influencia a temperatura, a umidade do ar e a salinidade, que em condições ótimas regulam a disponibilidade hídrica para as árvores. Aliado aos fatores endógenos, estes influenciam os padrões fenológicos e o crescimento radial do caule, que é diferenciado entre as espécies. Neste estudo, a variável determinante dos padrões fenológicos e de crescimento na área de estudo é a precipitação.

## Referências

- Agraz-Hernández, C. M., C., García-Zaragoza, S., Iriarte-Vivar, F. J., Flores-Verdugo & P. M., Casasola, 2011. Forest structure, productivity and species phenology of mangroves in the La Mancha lagoon in the Atlantic coast of Mexico. *Wetlands Ecology and Management* 19: 273–293.
- Alongi, D. M., 2014. Carbon cycling and storage in mangrove forests. *Annual Review of Marine Science* 6: 195–219.
- Arrivabene, H. P., I. Souza, W. L. O. C. R. A. Rodella, D. A. Wunderlin, C. R. Milanez, 2014. Functional traits of selected mangrove species in Brazil as biological indicators of different environmental conditions. *Science of the Total Environment* 476–477: 496–504.
- Ball, M. C., 2002. Interactive effects of salinity and irradiance on growth: implications for mangrove forest structure along salinity gradients. *Trees Structure and Function* 16:126–139.
- Bernal, M., M. Estiarte & J. Peñuelas, 2011. Drought advances spring growth phenology of the Mediterranean shrub *Erica multiflora*. *Plant Biology* 13: 252–257.
- Borchert, R., 1994. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Borchert, R., 1999. Climatic periodicity, phenology and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20: 239–247.
- Borchert, R., K. Robertson, M. D. Schwartz, & G. Williams-Linera, 2005. Phenology of temperate trees in tropical climates. *International Journal of Biometeorology* 50: 57-65.

- Botosso, P. C. & R. E. Vetter, 1991. Alguns aspectos sobre a periodicidade e taxa de crescimento em 8 espécies arbóreas tropicais de floresta de Terra Firme (Amazônia). *Revista do Instituto Florestal* 3: 163–180.
- Cardoso, F. C. G., R. Marques, P.C. Botosso & M. C. M. Marques, 2012. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plant Soil* 354: 269–281.
- Céron-Souza, I., B. L. Turner, K. Winter, E. Medina, E. Bermingham & G. N. Feliner, 2014. Reproductive phenology and physiological traits in the red mangrove hybrid complex (*Rhizophora mangle* and *R. racemosa*) across a natural gradient of nutrients and salinity. *Plant Ecology* 215: 481-493.
- Chaves, P. T. C. & M. F. M. Corrêa, 1998. Composição ictiofaunística da área de manguezal da Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 15: 195-202.
- Coupland T., I. Paling, A. McGuinness, 2005. Vegetative and reproductive phenologies of four mangrove species from northern Australia, *Australian Journal of Botany* 53: 109-117.
- Chowdhury, M. Q., N. Schmitz, A. Verheyden, U. Sass-Klaassen, N. Koedam & H. Beeckman, 2008. Nature and periodicity of growth rings in two bangladeshi mangrove species. *Iawa Journal* 29: 265–276.
- Duke, N. C., 1990. Phenological Trends with Latitude in the Mangrove Tree *Avicennia Marina*. *Journal of Ecology*, 78: 113-133.
- Duke NC, 1991. A systematic revision of the mangrove genus *Avicennia* (Avicenniaceae) in Australasia. *Australian Systematic Botany* 4: 299-324.
- Estrada, G. C. D., C. H., Callado, M. L. G. SOARES & C. S. Lisi, 2008. Annual Growth Rings In The Mangrove *Laguncularia Racemosa* (Combretaceae). *Trees* 22: 663–670.
- Fernandes, M. E. B., 1999. Phenological patterns of *Rhizophora*L., *Avicennia*L. and *Laguncularia Gaertn. f.* in Amazonian mangrove swamps. *Hydrobiologia*, 413: 53- 62.
- Fournier, L. A., 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422–423.
- Gill, A. M. & P. B. Tomlinson, 1971. Studies on the growth of red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the Shoot. *Biotropica* 3: 109-124.
- Hoppe-Speera, S. C. L., J. B., Adams, A., Rajkaran, & D., Bailey, 2011. The response of the red mangrove *Rhizophora mucronata* Lam. to salinity and inundation in South Africa. *Aquatic Botany* 95: 71– 76.
- Jackson, J.F., 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in Brazilian Subtropical Lower Montane Moist Forest. *Biotropica* 10: 38-42.

- Kamruzzaman, M. D., S. Sharma, M. Kamara & A. Hagihara, 2013. Vegetative and reproductive phenology of the mangrove *Bruguiera gymnorhiza*(L.) Lam. on Okinawa Island, Japan. *Trees* 27:619–628.
- Krauss, K. W., B. D. Keeland, J. A. Allen, K. C. Ewel & D. J. Johnson. 2006. Effects of Season, Rainfall, and Hydrogeomorphic Setting on Mangrove Tree Growth in Micronesia. *Biotropica* 39: 161–170.
- Krauss, K. W., P. J. Young, J. L. Chambers, T. W. Doyle & R. R. Twilley, 2007. Sap flow characteristics of neotropical mangroves in flooded and drained soils. *Tree Physiology* 27: 775–783.
- Krauss, K. W. & M. C. Ball, M. C, 2013. On the halophytic nature of mangroves. *Trees* 27: 7.
- Lovelock, C. E., M. C. Ball, I. C. Feller, B. M. J. Engelbrecht & M. L. Ewe, 2006. Variation in hydraulic conductivity of mangroves: Influence of species, salinity, and nitrogen and phosphorous availability. *Physiologia Plantarum* 127: 457-464.
- Marcati, C. R., Milanez, C. R. D. & Machado S. R., 2008. Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Tress* 22: 3-22.
- Marques, M. C. M., J. J. ROPER, & A. P. B. SALVALAGGIO, 2004. Phenological patterns among plant life forms in a Subtropical Forest in Southern Brazil. *Plant Ecology* 173: 203-213.
- Mariaux, A. 1967a Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Bois et Forêts des Tropiques*. Nogent-sur-Marne 113:3-14.
- Mariaux, A. 1967b Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Bois et Forêts des Tropiques*. Nogent-sur-Marne 114: 23-37.
- Mehlig, U., 2006. Phenology of the red mangrove, *Rhizophora mangle* L., in the Caeté Estuary, Pará, equatorial Brazil. *Aquatic Botany* 84: 158–164.
- Morellato, L. P. C., D. C. Talora, A. Takahasi, C. C. Bencke, E. C. Romera & V. B. Ziparro, 2000. Phenology of Atlantic forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32: 811–823.
- Morrisey, D., A. Swales, S. Dittmann, M. Morrison, C. E. Lovelock & C. Beard, 2010. The ecology and management of temperate mangroves. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 48: 43–160.
- Mounzer, O. H., W. Conejero, E. Nicola´S, & I. Abrisqueta, 2008. Growth Pattern and Phenological Stages of Early-maturing Peach Trees Under a Mediterranean Climate. *HortScience* 43: 1813–1818.
- Nádia, T. L., L. P. C. Morellato, e Machado, I. C., 2012. Reproductive phenology of a northeast Brazilian mangrove community: Environmental and biotic constraints. *Flora* 207: 682– 692.

- Nazim, K., M. Ahmed, S. S. Shaukat, M. U. Khan & Q. M. Ali, 2013. Age and growth rate estimation of grey mangrove *avicennia marina* (forsk.) Vierh from Pakistan. *Pakistan Journal of Botany* 45: 535-542.
- Robert, E. M. R., A. H. Jambia, N. Schmitz, D. J. R. De Ryck, J. De Mey, J.G. Kairo, F. Dahdouh-Guebas, H. Beeckman & N. Koedam, 2014. How to catch the patch? A dendrometer study of the radial increment through successive cambia in the mangrove *Avicennia*. *Annals of Botany* 113: 741– 752.
- Sánchez-Núñez, D. A. & J. E. Mancera-Pineda, 2011. Flowering patterns in three neotropical mangrove species: Evidence from a Caribbean island. *Aquatic Botany* 94: 177–182.
- Santini, M. S., Reef, R., D. A. Lockington & C. E. Lovelock, 2015. The use of fresh and saline water sources by the mangrove *Avicennia marina*. *Hydrobiologia* 745: 59-68.
- Sanz, J., V. Bermejo, R. Muntifering, I. González-Fernández, B. S. Gimeno, S. Elvira & R. Alonso, 2011. Plant phenology, growth and nutritive quality of *Briza maxima*: Responses induced by enhanced ozone atmospheric levels and nitrogen enrichment. *Environmental Pollution* 159: 423–430.
- Schimitz, N., E. M. R. Robert, A. Verheyden, j. G. Kairo, H. Beeckman, & N. Koedam, 2008. A patchy growth via successive and simultaneous cambia: key to success of the most widespread mangrove species *Avicennia marina*? *Annals of Botany* 101: 49-58.
- Silva, L. L. & M. E. B. Fernandes, 2011. Relação entre os atributos estruturais das árvores de *avicennia germinans* (L.) Stearn e sua fenologia reprodutiva. *Boletim Do Laboratório De Hidrobiologia* 24: 51-57.
- Simpson, L. T., I. T., Feller, & S. K., Chapman, 2013. Effects of competition and nutrient enrichment on *Avicennia germinans* in the salt marsh-mangrove ecotone. *Aquatic Botany* 104: 55–59.
- Souza, V. C. & H. Lorenzi, 2008. *Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II*. Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh, & S. J. Wright, 1993. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Palo Alto 24: 353-377.
- Verheyden, A., Kairo, J. G., Beeckman, H., Koedam, N. Growth rings, 2004a. Growth ring formation and age determination in the mangrove *Rhizophora mucronata*. *Annals Botany* 94: 59–66.
- Tomlinson, P. B. 1995. *The botany of mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wang'ondou, V. W., J. G., Kairo, J. I., Kinyamario, F. B., Mwaura, J. O., Bosire, F., Dahdouh Guebas, & N., Koedam, 2010. Phenology of *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. In a disjunctly-zoned mangrove stand in Kenya. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 9: 71–80.

- Wielgolaski F. E., 2001. Phenological modifications in plants by various edaphic factors. *International Journal of Biometeorology* 45: 196–202.
- Yáñez-Espinosa, L., G. Angeles, J. López-Portillo, & S. Barrales, 2009. Variación anatómica de la madera de *Avicennia germinans* en la laguna de la mancha, Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 85: 7-15.

**Instabilidade do desenvolvimento e plasticidade morfológica das espécies arbóreas do manguezal**

Allan M. S. B. Alvarenga<sup>(a)</sup>, Patrícia Soffiatti<sup>(a)</sup>

<sup>a</sup> Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil

Corresponding autor: psoffiatti.ufpr@gmail.com

e-mail: allan.baptista@gmail.com

(O manuscrito será submetido a Revista Aquatic Botany)

## Highlights

- A Variação morfoanatômica e a instabilidade no desenvolvimento foram avaliadas.
- *Laguncularia racemosa* é a espécie com desenvolvimento mais estável ao longo do gradiente.
- *Avicennia schaueriana* apresenta maior variação na morfoanatomia foliar.
- *Rhizophora mangle* é a espécie mais estável nas margens.

## Resumo

Cada espécie utiliza diferentes recursos e conseqüentemente gera diferentes respostas frente a um gradiente de salinidade. O presente estudo objetivou analisar as variações na morfoanatomia e simetria foliar de *Avicennia schaueriana* Stapf e Leechm. ex Moldenke, *Laguncularia racemosa* (L.) C. F. Gaertn e *Rhizophora mangle* L., espécies arbóreas que ocorrem em uma área de manguezal em Guaratuba, Brasil, sob influência de um gradiente de salinidade. Para testar a ocorrência de assimetria foliar, foi medido para cada folha o comprimento da nervura central do pecíolo até o ápice da lâmina, no ponto médio do comprimento da nervura central, e a um ângulo de 90°. Para as análises anatômicas foram utilizadas técnicas usuais de Anatomia vegetal. Para *L. racemosa* não foram observadas diferenças significativas entre as áreas para os parâmetros morfoanatômicos mensurados, enquanto que para *R. mangle* e *A. schaueriana* foram observadas diferenças. O índice de assimetria médio não apresentou diferença entre as áreas para *A. schaueriana* e *L. racemosa*. Para *R. mangle*, foram observadas diferenças significativas entre as áreas, os indivíduos que ocorrem na margem apresentaram menor índice de assimetria médio. Os resultados obtidos neste estudo demonstram que frente a um gradiente de salinidade em um manguezal considerado salobro, *A. schaueriana* apresenta maior plasticidade morfoanatômica foliar e instabilidade em seu desenvolvimento, *L. racemosa* mostra menor variação nos caracteres avaliados e menor instabilidade em seu desenvolvimento e *R. mangle* possui características intermediárias.

**Palavras chave:** Anatomia, Assimetria, Folha, Manguezal, Salinidade.

**Abstract**

Each species using different resources and therefore generates different responses in a saline gradient. This study aimed to analyze the variations in morphoanatomy and leaf symmetry *Avicennia schaueriana* Stapf e Leechm. ex Moldenke, *Laguncularia racemosa* (L.) C. F. Gaertn and *Rhizophora mangle* L., tree species that occur in a mangrove area in Guaratuba, Brazil, under the influence of a salinity gradient. To test the occurrence of leaf asymmetry in response to salt stress was measured for each sheet length of the petiole mid-rib to the apex of the blade at the midpoint of the length of the center rib and at an angle of 90°. For anatomical analyzes usual techniques of plant anatomy were used. For *L. racemosa* no significant differences were observed between the areas to measured morphological and anatomical parameters, for *R. mangle* and *A. schaueriana* significant differences were observed between areas. The average difference ratio did not differ between areas for *A. schaueriana* and *L. racemosa*. For *R. mangle*, significant differences were observed between the areas the margin with lower average asymmetry index. The results of this study shows that before a salinity gradient in a mangrove considered brackish, *A. schaueriana* shows greater morphoanatomy plasticity and instability in its development, *L. racemosa* shows less variation in traits and less instability in its development and *R. mangle* has intermediate characteristics.

**Keywords:** Anatomy, Asymmetry, Leaf, Mangrove, Salinity.

## Introdução

Os manguezais são ambientes costeiros expostos a múltiplos agentes estressores, como salinidade (Ball, 2002), inundações constantes (Hoppe-Speer et al., 2011), disponibilidade de nutrientes (Parida et al., 2004; Simpson et al., 2013), condições edáficas (Sereneski-de Lima et al., 2013) e a radiação solar (Arrivabene et al., 2014). Suas espécies arbóreas são caracterizadas por possuírem mecanismos fisiológicos como exclusão, secreção ou acúmulo de sal, reprodução por viviparidade e especializações morfológicas como pneumatóforos e rizóforos (Tomlinson, 1995; Alongi, 2014). As espécies de manguezais são inerentemente plásticas e podem mudar a sua estrutura foliar e radicular em resposta à salinidade (Reef and Lovelock, 2014).

O órgão da planta que apresenta a maior plasticidade em seus atributos decorrentes desses estímulos ambientais é a folha (Dickison, 2000). A hipersalinidade pode induzir na folha o incremento de camadas subepidérmicas e parenquimáticas, que ocasionam o aumento da suculência foliar, o aumento na espessura da cutícula e a redução da área específica (Arrivabene et al., 2014; Naidoo et al., 2010; Sereneski-de Lima et al., 2013; Suárez and Sobrado, 2000). Essas variações podem ampliar a resistência ao estresse, a eficiência fotossintética (Read and Sanson, 2003; Read et al., 2006) ou ainda, aperfeiçoar o uso da água, minimizando as perdas (Naidoo et al., 2010).

Entretanto, o estresse demanda níveis crescentes de energia pela planta, levando-a a desestabilização das funções normais (Larcher, 2000). Em certas condições, ou em um ambiente em particular, pode haver instabilidade no desenvolvimento (ID) desses indivíduos, devido à incapacidade do genótipo em manter o mesmo fenótipo (MØller & Swaddle 1997).

Quando o organismo não consegue corrigir os erros aleatórios que ocorrem durante o seu desenvolvimento, são produzidos desvios do eixo de simetria bilateral desse organismo, caracterizando a assimetria flutuante (AF) (Freeman et al., 2004). Indivíduos menos simétricos geralmente apresentam maior ID, menor sucesso reprodutivo e menores taxas de sobrevivência (Freeman et al., 1993). O aumento da estabilidade no desenvolvimento geralmente está associado ao decréscimo da área foliar (Palmer & Strobeck, 1986).

A assimetria flutuante é um parâmetro amplamente utilizado (Graham et al., 2010) por ser uma medida direta da capacidade do indivíduo de controlar o seu desenvolvimento (Møller, 1995), considerado um dos melhores meios de se quantificar o ID da planta em resposta ao estresse (Moller & Swddle, 1997), e tendo a vantagem sobre outros bioindicadores de apresentar baixo custo de análise 2 (Clarke, 1993; Hódar, 2002).

Cada espécie utiliza diferentes recursos e conseqüentemente gera diferentes respostas frente a um gradiente de salinidade. Desta forma, o presente estudo objetivou analisar as variações na morfoanatomia e simetria foliar de *Avicennia schaueriana* Stapf e Leechm. ex Moldenke (Avicenniaceae), *Laguncularia racemosa* (L.) C. F. Gaertn (Combretaceae) e *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae), espécies arbóreas que ocorrem em uma área de manguezal em Guaratuba, PR, em três subáreas, sob influência de um gradiente de salinidade, visando identificar quais variações morfoanatômicas podem ser relacionadas à maior ou menor salinidade, qual espécie apresenta a maior plasticidade adaptativa e qual apresenta a maior estabilidade em seu desenvolvimento.

## **Material e métodos**

### Área de estudo

A Baía de Guaratuba (Figura 1) está localizada na costa sul brasileira, no litoral do Paraná. Apresenta clima do tipo Af, tropical superúmido, sem estação seca, com temperatura média de todos os meses superior a 18°C, isento de geadas e com precipitação no mês mais seco acima de 60 mm. A precipitação

média anual é de 2100 mm e a média anual da umidade relativa do ar é de 85% (Negrelle and Fornazzari, 2007). A área de estudo foi dividida em três subáreas de acordo com os níveis de salinidade.



**Figura 1** Área de estudo (ponto), Baía de Guaratuba, Guaratuba, PR.

#### Aferição da Salinidade

As medidas de salinidade da água intersticial foram tomadas com um refratrômetro manual ao longo de um transecto de 200 m, no sentido da margem para o interior do manguezal, dividido nas três subáreas de acordo com o estrato de ocorrência das espécies. Foram realizadas medições mensais durante o período de Novembro-2013/Octubro 2014 a fim de verificar a diferença da salinidade entre as áreas, sendo coletados 5 pontos distantes entre si em cada área.

O presente estudo utilizou as três classes de salinidade da água intersticial, de acordo com Santos et al. (1997): Salobro, salino e hipersalino, com salinidades <30; 30-60 e >60 respectivamente.

#### Análises morfo-anatômica foliar

Selecionaram-se cinco indivíduos de cada espécie por subárea amostral e 15 folhas, entre o terceiro e o sexto nó, no sentido ápice-base, sob mesma condição luminosa, coletadas de cada indivíduo, totalizando 40 indivíduos e 600 folhas no total.

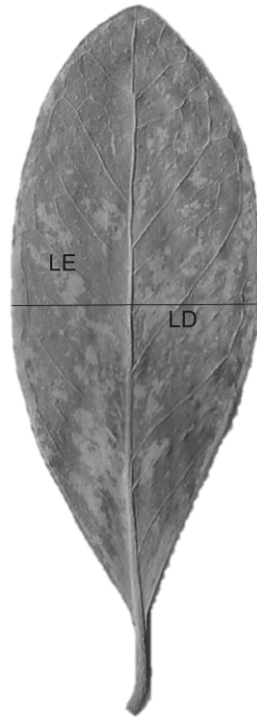
Cinco folhas por espécie foram utilizadas para as análises anatômicas. Parte do material vegetal foi fixado em FAA 50 (Johansen 1940) e posteriormente incluídas em resina sintética (Leica), seguindo as

instruções do fabricante. Obteve-se em micrótomo rotativo secções transversais com cerca de sete  $\mu\text{m}$  de espessura, coradas com azul de toluidina 0,05% em solução aquosa e montadas entre lâmina e lamínula com verniz vitral.

A espessura da epiderme, em ambas as faces, adaxial e abaxial, da camada subepidérmica, do parênquima paliçádico, do esponjoso e a espessura total da lâmina foliar foram mensuradas nas secções histológicas, estimados com o uso do Software livre Anati Quanti 2 (Aguiar et al., 2007).

Prensou-se as folhas restantes entre jornais, que foram secas em estufa com ventilação forçada, até atingir massa constante. Aferiu-se a massa seca com auxílio de balança digital analítica. Obteve-se os valores da área foliar através de imagem digitalizada em scanner de mesa acoplado ao computador com o auxílio do programa ImageJ. Com base nesses dados, foi calculada a Área Foliar Específica (AEF) = área foliar ( $\text{cm}^2$ ) / massa foliar (g).

Para testar a ocorrência de assimetria foliar em resposta ao estresse salino, foi medido para cada folha o comprimento da nervura central do pecíolo até o ápice da lâmina, no ponto médio do comprimento da nervura central, e a um ângulo de  $90^\circ$ . Para considerar a proporção entre as folhas de diferentes tamanhos, foi calculado o índice de assimetria (IA) foliar a partir do módulo da diferença dos valores das larguras dividido pela soma das larguras das folhas ( $|\text{LD}-\text{LE}|/\text{LD}+\text{LE}$ ) (Figura 2).



**Figura 2** Representação esquemática das medidas utilizadas para definição da assimetria flutuante

Para avaliar as diferenças morfo-anatômicas dos indivíduos entre as áreas foi utilizada uma Análise de Variância Permutacional Multivariada (PERMANOVA). Para isso, os dados morfoanatômicos foram padronizados pelo desvio padrão para gerar uma matriz de dissimilaridade euclidiana. As diferenças entre as áreas foram testadas após 999 permutações nos quais os indivíduos são alocados aleatoriamente em cada área. A PERMANOVA foi realizada em ambiente R utilizando o Pacote ‘vegan’.

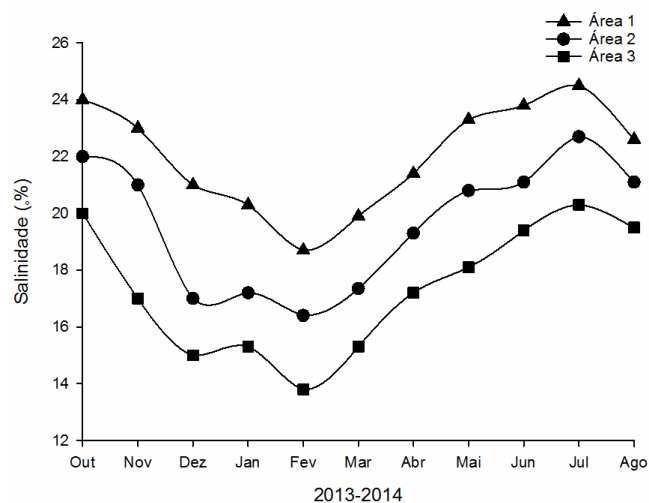
Para visualizar a diferença entre as áreas estudadas foi realizada a análise de coordenadas principais (PCoA), com distância euclidiana. A correlação de Pearson entre as variáveis originais e os escores foi realizada para verificar quais variáveis eram as principais responsáveis pelas diferenças entre as áreas estudadas. Para construção dos gráficos foi utilizado o programa Sigmaplot.

Para avaliar a relação entre o índice de assimetria dos indivíduos e as áreas foi utilizado o teste One-Way ANOVA.

## Resultados

### Caracterização das subáreas

De acordo com a classificação de Santos et al. (1997), a área de manguezal estudada é considerada salobra. Pode-se observar que a subárea 1 possui os maiores níveis de salinidade, seguida pela subárea 2 e a 3 (Fig. 3). As três espécies típicas estão presentes nas subáreas 1 e 2, e na subárea 3, *A. schaueriana* está ausente (Tabela 1).



**Figura 3** Acompanhamento da variação da salinidade nas áreas estudadas

**Tabela 1** Características das áreas do estudo, definidas pelos valores de salinidade.

Local	Espécies	Salinidade média (‰)
Área 1	<i>A. schaueriana</i> - <i>L. racemosa</i> - <i>R. mangle</i>	22,04 ± 1,8
Área 2	<i>A. schaueriana</i> - <i>L. racemosa</i> - <i>R. mangle</i>	19,68 ± 2,2
Área 3	<i>L. racemosa</i> - <i>R. mangle</i>	17,35 ± 2,2

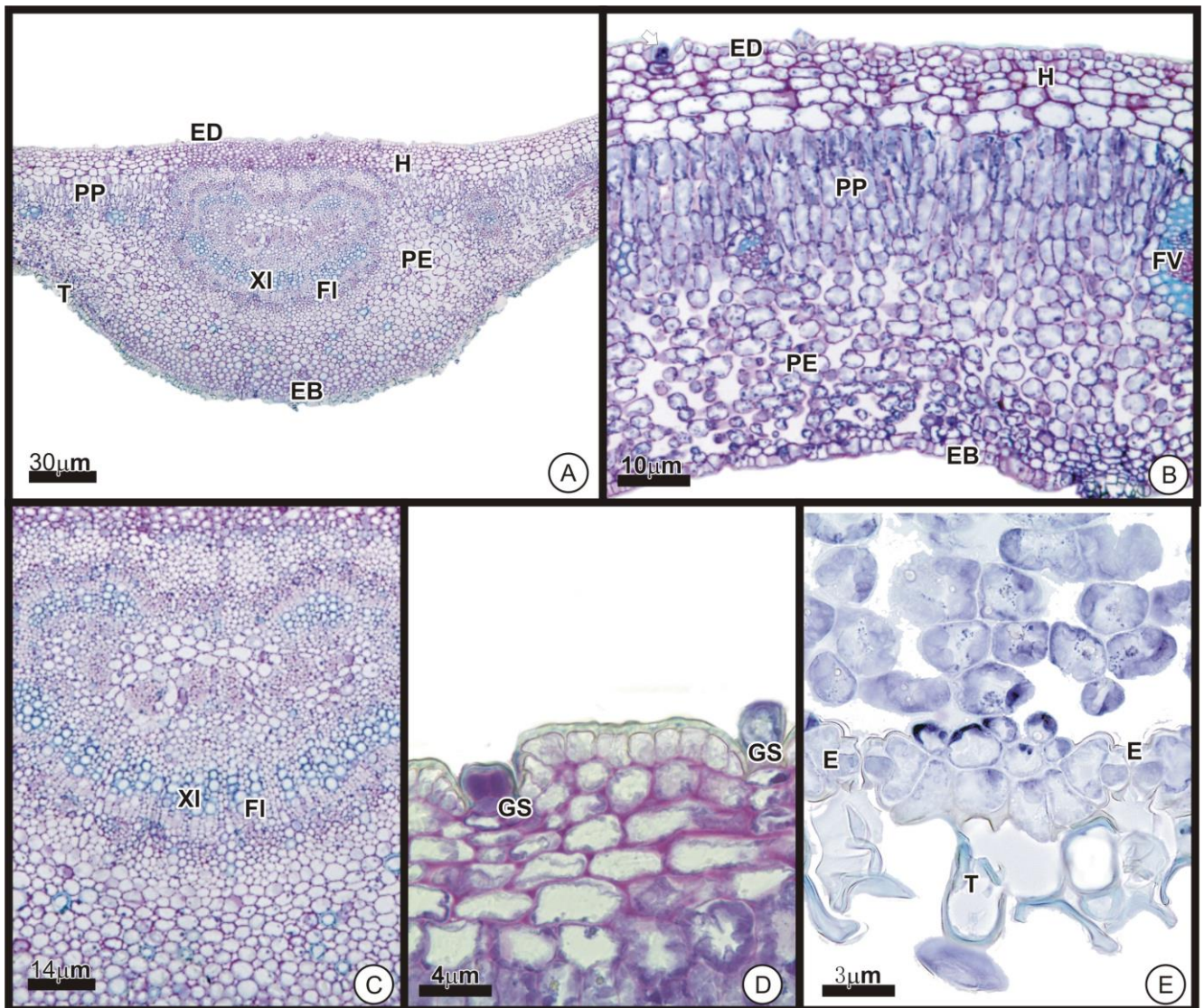
Anatomia foliar: descrição anatômica qualitativa

#### *Avicennia schaueriana*

A lâmina foliar apresenta mesofilo dorsiventral, epiderme unisseriada, composta por células isodiamétricas arredondadas, recobertas por cutícula espessa. A face adaxial da epiderme é ondulada. A

folha é hipoestomática. Internamente à epiderme adaxial, ocorre uma hipoderme formada por quatro a cinco camadas de células; abaixo destas, o parênquima paliçádico é composto por duas a três camadas. Após o parênquima paliçádico, ocorrem várias camadas de parênquima lacunoso. Ocorrem numerosos tricomas e glândulas de sal na face abaxial da epiderme. Na face adaxial e abaxial, há glândulas de sal.

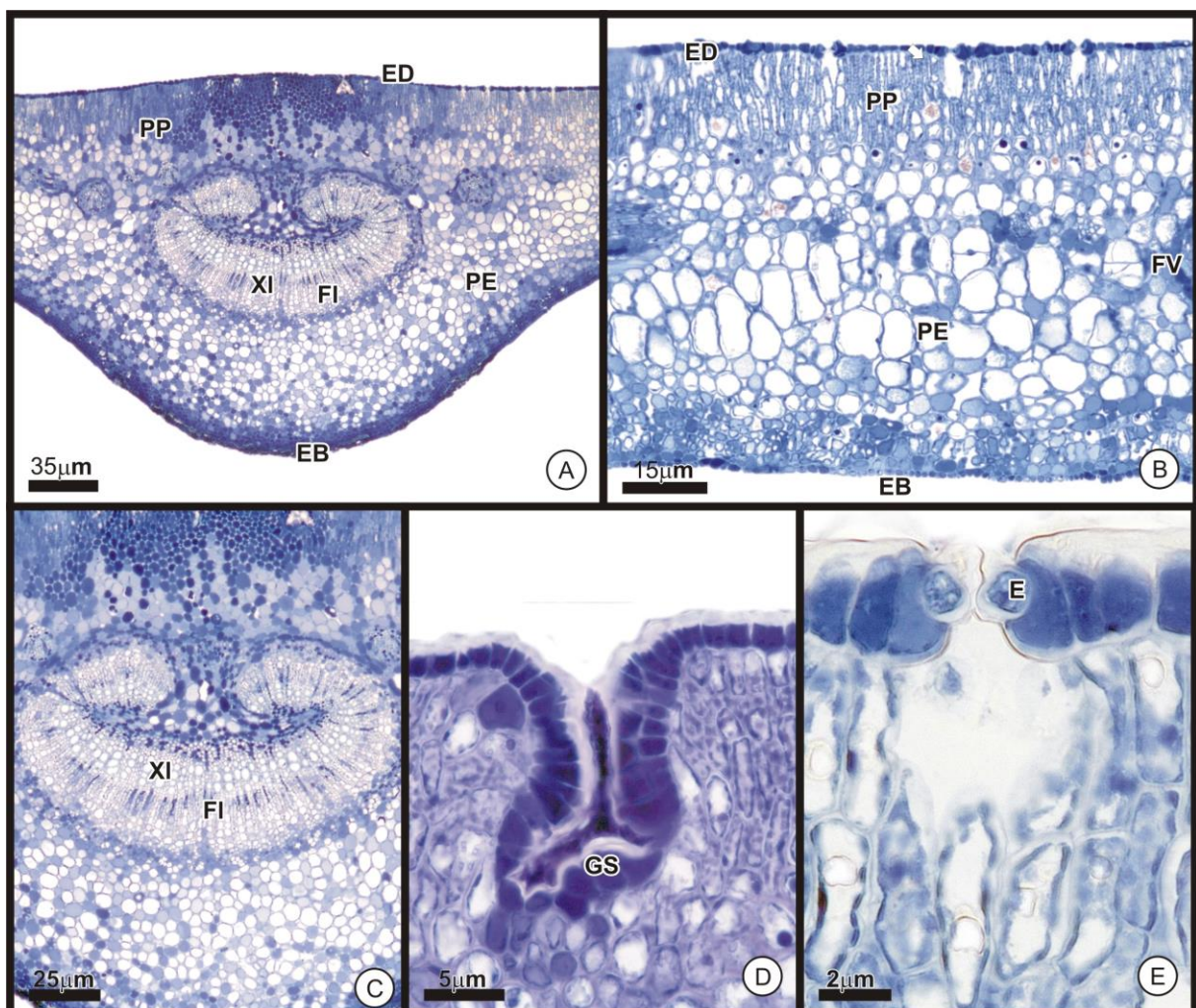
Na nervura mediana de *A. schaueriana* o cilindro vascular é concêntrico, com crescimento secundário (Fig. 4).



**Figura 4** Secções transversais da lâmina foliar de *Avicennia schaueriana* (A-E). (A). Secção transversal da nervura principal, vista geral. (B) Detalhe do mesofilo. (C) Detalhe da nervura central. (D) Detalhe das glândulas secretoras de sal, localizadas em depressões na epiderme adaxial. (E) Os estômatos estão localizados na superfície abaxial, abaixo do nível das células epidérmicas comuns e recobertos por numerosos tricomas. H = hipoderme. E = estômato. EB = epiderme da face abaxial. ED = epiderme da face adaxial. FV = Feixe vascular. GS = glândula de sal. PE = parênquima esponjoso. PP = parênquima paliçádico. T = tricoma glandular. Seta branca = glândulas de sal.

*Laguncularia racemosa*

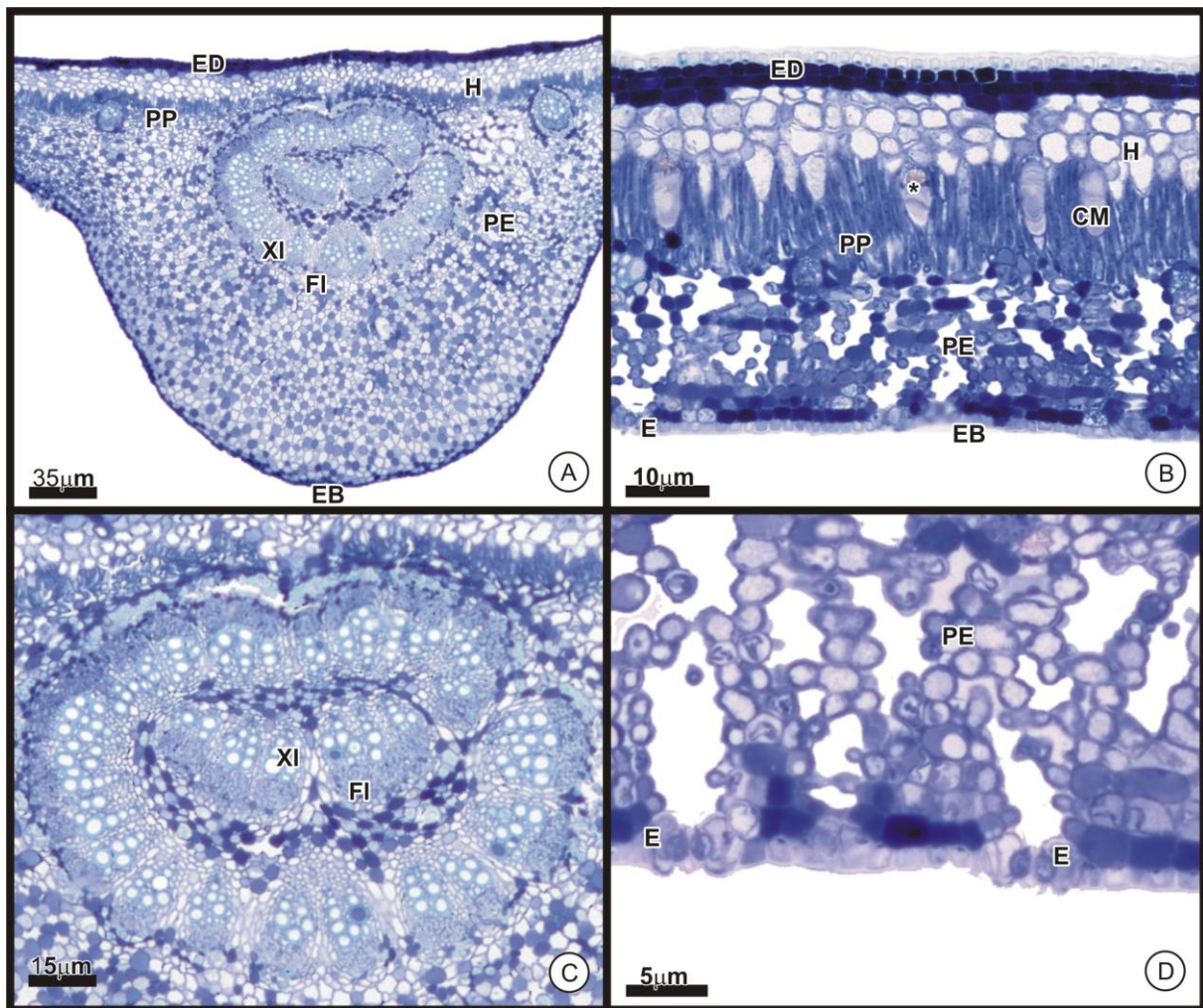
A lâmina foliar é dorsiventral. A epiderme é unisseriada, composta por células isodiamétricas arredondadas, recobertas por cutícula espessa. A folha é anfiestomática e apresenta os estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas. Ocorrem glândulas de sal em depressões na face adaxial da epiderme. O parênquima paliçádico voltado para a face adaxial é composto por três a quatro camadas de células bem alongadas. O parênquima do restante do mesofilo apresenta função de reserva de água. O cilindro vascular é contínuo e apresenta crescimento secundário (Fig. 5).



**Figura 5** Secções transversais da lâmina foliar de *Laguncularia racemosa* (A-E). (A) secção transversal da nervura principal, vista geral. (B) Detalhe do mesofilo. O parênquima paliçádico está presente dos dois lados, mais desenvolvido abaixo da epiderme adaxial, composto por 3-4 camadas de células. Abaixo da hipoderme, ocorre 1 camada de parênquima clorofiliano. Apresenta drusas. (C). Detalhe da nervura central. (D) Detalhe das glândulas secretoras de sal, localizadas em depressões na epiderme adaxial. (E) Os estômatos estão localizados no mesmo nível das células epidérmicas comuns, em ambas as faces. H = hipoderme. E = estômato. EB = epiderme da face abaxial. ED = epiderme da face adaxial. FV = Feixe vascular. GS = glândula de sal. PE = parênquima esponjoso. PP = parênquima paliçádico.

*Rhizophora mangle*

A lâmina foliar apresenta mesofilo dorsiventral. A epiderme é unisseriada, composta por células isodiamétricas arredondadas, recobertas por cutícula espessa. A folha é hipoestomática e apresenta os estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas. Internamente à epiderme ocorre uma hipoderme aquífera formada por cinco a seis estratos de células parenquimáticas. Abaixo da face adaxial, as camadas mais internas da hipoderme contém drusas e ocorrem células isoladas de mucilagem; abaixo desta, há uma camada de parênquima paliçádico. Abaixo do parênquima paliçádico ocorrem várias camadas de parênquima lacunoso, onde há células contendo drusas espalhadas e esclereides. Na nervura mediana, na face adaxial a hipoderme é contínua, formada por cinco a seis camadas de células. Na face abaxial, ocorrem seis a sete camadas de colênquima. O cilindro vascular é contínuo, concêntrico, e apresenta crescimento secundário, com uma faixa de fibras ao redor. Ocorre aerênquima na região cortical (Fig 6).



**Figura 6** Secções transversais da lâmina foliar de *Rhizophora mangle* (A-D). (A) Secção transversal da nervura principal, vista geral (B) Detalhe do mesofilo. (C). Detalhe da nervura central. (D) Os estômatos estão situados no mesmo nível das células epidérmicas comuns, na superfície abaxial. H = hipoderme. E = estômato. EB = epiderme da face abaxial. ED = epiderme da face adaxial. PE = parênquima esponjoso. PP = parênquima paliçádico. CM =Células mucilaginosas. \*=Drusa.

### Morfoanatomia quantitativa

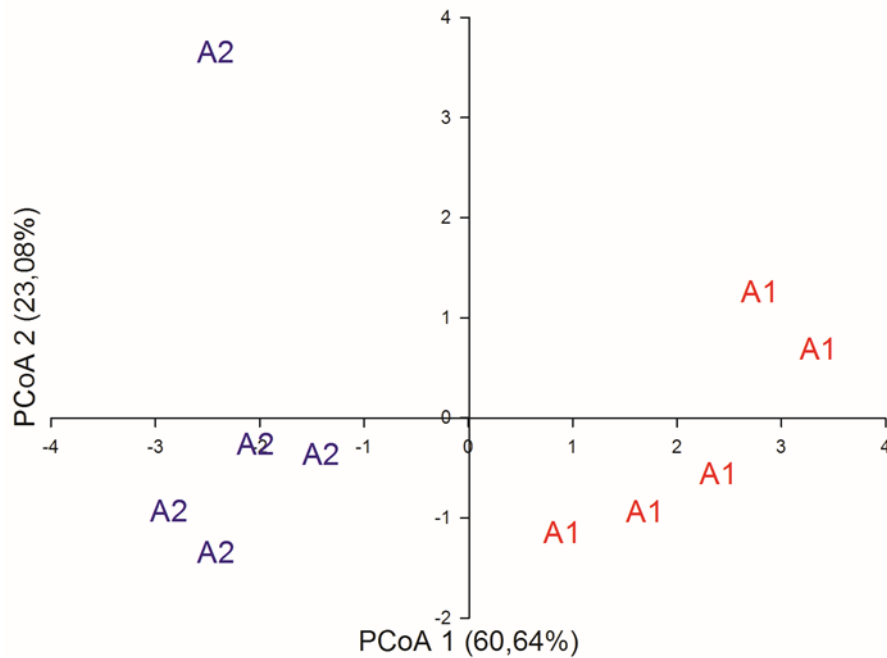
*Rhizophora mangle* foi a espécie que apresentou os maiores valores de massa seca; a massa foliar específica foi maior em *R. mangle* nas áreas 1 e 2, e maior em *Laguncularia racemosa* na área 3. *Laguncularia racemosa* foi a espécie com maior área foliar e *Avicennia schaueriana* a espécie com maior área foliar específica. *Rhizophora mangle* obteve maior espessura total da lâmina e do parênquima paliçádico, enquanto *L. racemosa* apresentou maior espessura da epiderme adaxial e da camada subepidérmica (Tabela 2).

**Tabela 2** Parâmetros morfoanatômicos de *A. schaueriana*, *L. racemosa* e *R. mangle* nas áreas do manguezal estudado sobre influência de um gradiente de salinidade. Parâmetros morfoanatômicos de *A. schaueriana*, *L. racemosa* e *R. mangle* nas áreas do manguezal estudado sobre influência de um gradiente de salinidade. (Valores representam as médias e respectivos desvios padrão). MSEC: Massa seca; MFE: Massa foliar específica; AF: Área foliar; AFE: Área foliar específica; ETL: Espessura total da lâmina; EEAD; Espessura da epiderme adaxial; EPP: Espessura do parênquima paliçádico; ECS: Espessura da camada subepidérmica; EPE Espessura do parênquima Esponjoso.

Área	MSEC g	±	MFE g.cm <sup>-2</sup>	±	AF cm <sup>2</sup>	±	AFE cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup>	±	ETL µm	±	EEAD µm	±	EPP µm	±	ECS µm	±	EPE µm	±
<i>R. mangle</i>	0.66	0.09	0.030	0.002	22.50	1.59	35.12	2.52	639.13	45.64	16.51	1.73	118.75	9.65	83.42	13.97	400.54	43.71
1 <i>L. racemosa</i>	0.61	0.09	0.018	0.001	34.82	5.17	58.80	4.58	423.62	23.92	42.10	7.42	84.87	15.27	nf	22.20	168.95	26.55
<i>A. schaueriana</i>	0.30	0.03	0.015	0.001	20.17	3.23	67.17	5.37	301.06	58.31	11.57	1.89	89.63	14.57	56.80	13.20	126.10	28.50
<i>R. mangle</i>	0.65	0.13	0.030	0.002	21.68	4.54	33.59	2.13	530.90	93.44	13.31	1.65	106.79	18.58	65.80	20.52	323.86	63.00
2 <i>L. racemosa</i>	0.55	0.13	0.018	0.001	30.80	7.33	58.72	5.08	464.08	68.97	36.41	8.11	111.76	25.71	nf	12.39	191.20	25.63
<i>A. schaueriana</i>	0.37	0.06	0.016	0.003	22.73	2.72	62.25	8.87	520.11	57.38	22.42	2.24	135.48	28.48	98.54	12.66	234.47	25.63
<i>R. mangle</i>	0.70	0.06	0.032	0.003	21.85	1.68	31.66	3.05	593.54	86.23	14.63	3.49	121.86	22.47	77.98	18.16	370.88	61.05
3 <i>L. racemosa</i>	0.47	0.11	0.471	0.002	23.24	4.53	50.29	4.54	459.18	52.96	39.71	2.74	86.02	20.69	nf	8.00	210.77	31.11

Para *L. racemosa* não foram observadas diferenças significativas entre as áreas para os parâmetros morfoanatômicos mensurados (PERMANOVA:  $F = 1,14$ ;  $P = 0,346$ ) enquanto que para *R. mangle* e *A. schaueriana* foram observadas diferenças significativas entre as áreas (PERMANOVA:  $F = 3,61$ ;  $P = 0,001$ ) e (PERMANOVA:  $F = 9,99$ ;  $P = 0,008$ ) respectivamente.

A PCoA de *A. schaueriana* (Figura 7) mostrou que os dois eixos (PCoA1 e PCoA 2) explicaram 83,72% da variância total das características analisadas. PCoA 1 foi representado principalmente pela espessura total da lâmina foliar, espessura das epidermes abaxial e adaxial, espessura da camada subepidérmica e espessura do parênquima lacunoso, maiores na área 2 (Tabela 3). O PCoA 2 foi representado principalmente área foliar específica, maior na área 2.

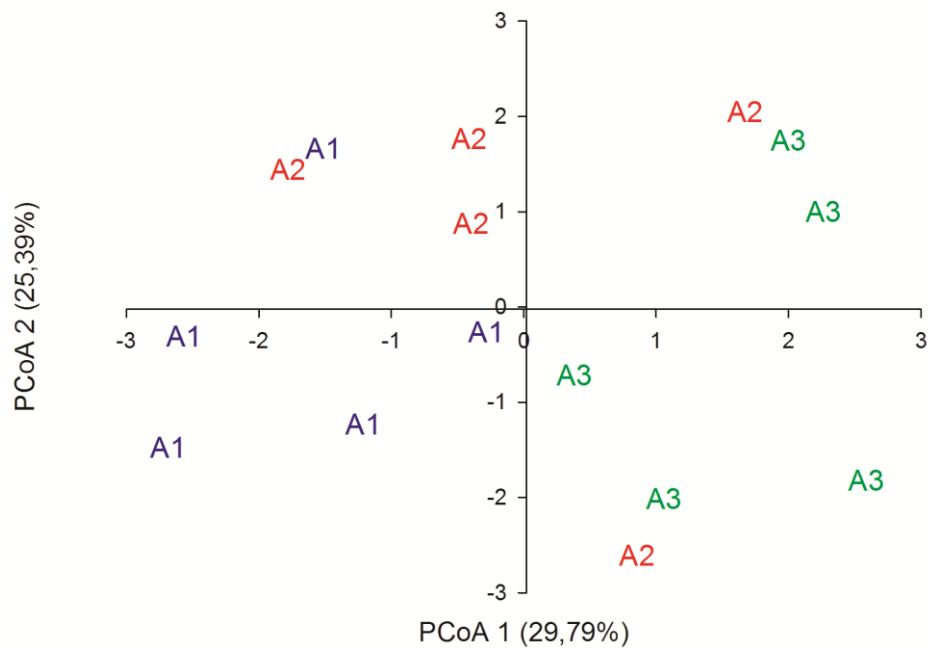


**Figura 7** Análises de coordenadas principais das características morfo-anatômicas de *A. schaueriana*. Os autovalores e a respectiva porcentagem estão mostrados no gráfico. Somente as duas primeiras coordenadas são interpretáveis pelo critério de “Broken Stick”.

A análise de PCoA de *R. mangle* (Figura 8) mostrou que os dois eixos (PCoA1 e PCoA 2) explicaram 55,18% da variância total das características analisadas. PCoA1 foi representado principalmente pela área foliar, menor no ambiente menos salino. PCoA2 foi representado principalmente pela espessura total da lâmina e espessura do parênquima paliçádico menores no ambiente mais salino (Tabela 3).

**Tabela 3** Correlação entre os valores das características morfoanatômicas de *A. schaueriana* e dos escores das duas coordenadas principais entre as áreas do manguezal Guaratuba. Correlação entre os valores das características morfoanatômicas de *A. schaueriana* e dos escores das duas coordenadas principais entre as áreas do manguezal Guaratuba. Msec: Massa seca, MFE: Massa foliar específica, AF: Área foliar, AFE: Área foliar específica, ETL: Espessura total da lâmina, EEAD: Espessura da epiderme adaxial, EPP: espessura do parênquima paliçádico, ECS: Espessura da camada subepidérmica, EPL: Espessura do parênquima lacunoso, EEAB: Espessura da epiderme abaxial

Características morfoanatômicas	Coordenadas principais	
	1	2
MS	-0.607	0.471
MFE	-0.264	0.962
AF	-0.462	-0.335
AFE	0.254	-0.960
ETL	-0.980	-0.104
<i>A. schaueriana</i>		
EEAD	-0.961	0.035
EPP	-0.854	-0.234
ECS	-0.932	-0.115
EPL	-0.979	-0.051
EEAB	-0.953	-0.214



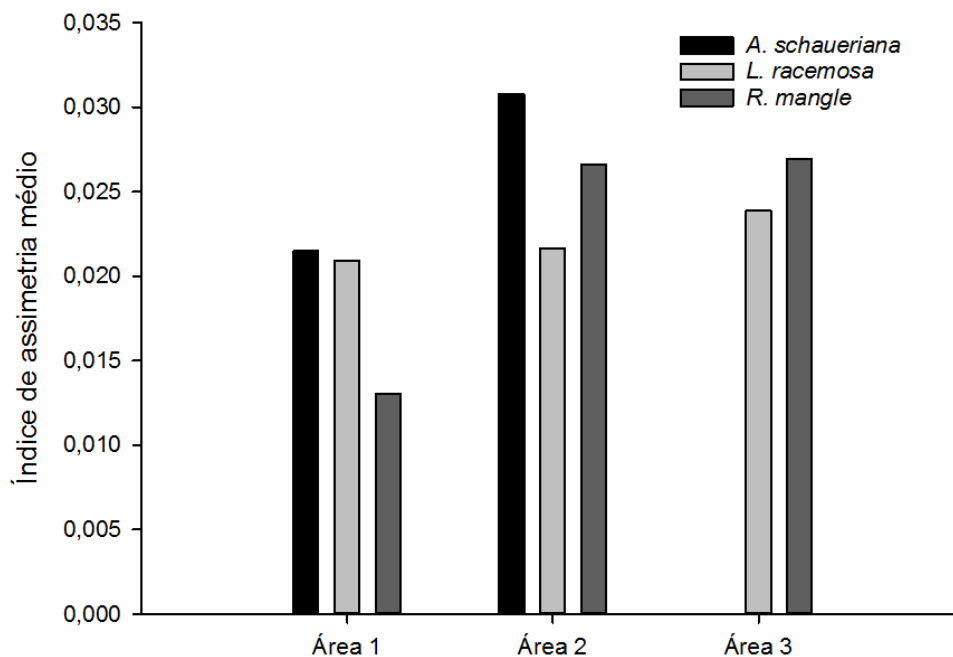
**Figura 8** Análise de coordenadas principais das características morfoanatômicas de *R. mangle*. Os autovalores e a respectiva porcentagem estão mostrados no gráfico.

**Tabela 4** Correlação entre os valores das características morfoanatômicas de *R. mangle* e dos escores das duas coordenadas principais entre as áreas do manguezal Guaratuba. Correlação entre os valores das características morfoanatômicas de *R. mangle* e dos escores das duas coordenadas principais entre as áreas do manguezal Guaratuba. Msec: Massa seca; MFE: Massa foliar específica; AF: Área foliar; AFE: Área foliar específica; ETL: Espessura total da lâmina; EEAD: Espessura da epiderme adaxial; EPP: espessura do parênquima paliçádico; ECS: Espessura da camada subepidérmica; EPL: Espessura do parênquima lacunoso; EEAB: Espessura da epiderme abaxial

	Msec	-0.794	0.027
	MFE	0.555	-0.345
	AF	-0.912	0.143
	AFE	-0.577	0.396
	ETL	0.216	0.860
<i>R. mangle</i>	EEAD	-0.330	0.328
	EPP	0.155	0.871
	ECS	-0.043	-0.310
	EPE	0.503	0.734
	EEAB	-0.666	0.035

## Assimetria foliar

Para *A. schaueriana* o índice de assimetria médio foi maior na área 2, mas essa diferença não foi significativa (ANOVA:  $F = 1,84$ ;  $P = 0,210$ ); o mesmo foi observado para *L. racemosa*, onde o índice de assimetria médio *variou* pouco entre as áreas e essa diferença não foi significativa (ANOVA:  $F = 0,29$ ;  $P = 0,75$ ). Para *R. mangle*, foram observadas diferenças significativas entre as áreas (ANOVA:  $F = 10,32$ ;  $P = 0,002$ ) sendo a área 1 com menor índice de assimetria médio (Figura 9). *Rhizophora mangle* foi a espécie com menor índice de assimetria flutuante na área 1 seguida por *L. racemosa* e *A. schaueriana*. Na área 2 e 3 *L. racemosa* foi a espécie com menor índice de assimetria flutuante.



**Figura 9** Índice de assimetria médio para *A. schaueriana*, *L. racemosa* e *R. mangle* ao longo de um gradiente de salinidade dividido em três áreas

## Discussão

De acordo com a classificação de Santos et al., (1997), o manguezal estudado é considerado salobro. No estado do Paraná, os manguezais desenvolvem-se em condições ótimas nas regiões lodosa com algum teor de salinidade, e não é encontrado em áreas onde o teor de sal é mínimo (Bigarella, 1946).

Os resultados das análises de assimetria flutuante das três espécies confirmaram os padrões de distribuição descritos na literatura. No interior da floresta onde a salinidade é menor, não ocorrem indivíduos de *Avicennia schaueriana*, um sinal de que a espécie necessita de teores de sal mais elevados para que possa se desenvolver. A análise de assimetria flutuante de *A. schaueriana* mostra o aumento da assimetria foliar com a diminuição da salinidade, no entanto, essa diferença não foi significativa. As folhas de *A. schaueriana* foram mais assimétricas em relação às demais espécies, demonstrando maior instabilidade em seu desenvolvimento sob condições pouco salinas.

Madi et al. (2013) observou uma grande variação entre indivíduos de *A. schaueriana* para a área de Guaratuba ambos sob mesmo tipo de solo. Em outras espécies do gênero, o mesmo padrão de distribuição já foi relatado, demonstrando que as espécies estão melhor adaptadas às condições de alta salinidade. *Avicennia germinans* é encontrada crescendo sob condições de salinidade próximas à da água do mar ou acima (Lugo and Snedaker, 1974; Cintrón et al., 1978). Indivíduos de *A. marina* que crescem em zonas mais salinas são mais robustos e mais altos que indivíduos que crescem sob menor salinidade (Matthijs et al., 1999). Essa espécie não cresce em água doce e pode ser considerada como halófita obrigatória (Clough, 1992). No estudo realizado por Castañeda-moya et al. (2006), *Rhizophora* é substituída por *A. germinans* com a elevação da salinidade em direção ao interior da floresta.

Reef and Lovelock, (2014) registraram como espécies de tolerância média à salinidade *A. alba*, *A. integra* e *A. rumphiana* e com tolerância alta à salinidade *A. bicolor*, *A. germinans*, *A. marina*, *A. officinalis*. Os dados sobre a tolerância de *A. schaueriana* foram registrados como não disponíveis pelos autores.

*Laguncularia racemosa* mostrou-se a espécie que tem seu desenvolvimento menos instável ao longo do gradiente salino, mantendo a assimetria foliar em níveis equiparáveis. Desenvolvem-se melhor próximas ao nível da salinidade da água do mar ou abaixo (Cintrón et al. 1978; Menezes et al., 2008), como na área de estudo. Sob essas condições, em uma área de manguezal na Costa Rica, formam os maiores estandes monoespecíficos do país (Delgado et al., 2001), atuando nessas regiões como espécie

pioneira e colonizando novos bancos de lama (Delgado, 2001). A espécie é limitada sob maiores salinidades devido sua vulnerabilidade à embolia (Ewers et al., 2004).

*Rhizophora mangle* é a espécie com desenvolvimento mais estável na área da franja, com folhas menos assimétricas nessa região de acordo com a análise de assimetria flutuante, onde é geralmente encontrada colonizando zonas entremarés inferiores, onde existem salinidades mais elevadas e movimento de água mais vigoroso (Delgado, 2001), seguida por *L. racemosa* e *A. schaueriana*. Duke and Allen, (2006) reportam que a salinidade ótima para o gênero *Rhizophora* é entre 9 e 26 ppt, dentro dos valores encontrados no gradiente salino da área de estudo. Entretanto, seu desenvolvimento torna-se mais instável nas áreas 2 e 3, de menor salinidade e mais distante da margem. Existe dentro do gênero uma ampla gama de tolerância à salinidade. *R. harrisonii* e *R. racemosa* ocupam áreas de salinidade intermediária (Duke and Allen, 2006) e *R. mucronata* é ausente em zonas de alta salinidade (Matthijs et al., 1999).

Observou-se neste estudo que ocorrem diferenças interespecíficas com relação aos caracteres qualitativos da morfoanatomia foliar, demonstrando que cada espécie responde de uma maneira ao gradiente salino. No entanto, não foram constatadas diferenças qualitativas entre as áreas estudadas. Por outro lado, os caracteres quantitativos variaram entre as três espécies e em *A. schaueriana* e *R. mangle* variaram entre as áreas, demonstrando plasticidade nos traços avaliados.

Os caracteres morfoanatômicos de folhas de espécies de mangue apresentam características xéricas, incluindo a presença de cutícula espessa, pelos ou camadas subepidérmicas e tecidos de armazenamento de água (Sereneski-de Lima et al., 2013; Yuanyue et al., 2009). Em halófitas, a presença dos tecidos armazenadores de água acarreta em uma maior espessura foliar (Boeger and Gluzezak, 2006). A presença de uma hipoderme espessa protege os tecidos fotossintéticos durante a limitação nutricional ou por excesso de luz (Feller and Sitnik, 1996). Sereneski-de Lima et al. (2013) ressaltam que a espessura foliar e a massa seca são caracteres morfológicos altamente plásticos.

O teor de sal do solo é o principal fator que causa suculência em plantas terrestres e halófitas (Yuanyue et al., 2009). A análise de coordenadas principais dos indivíduos de *A. schaueriana* mostrou

claramente a separação das duas subáreas no que concerne à espessura dos tecidos, enquanto a área foliar não foi um traço fortemente determinante na separação destas. Nossos resultados mostram que em ambiente de maior salinidade *A. schaueriana* apresenta menor espessura total da lâmina foliar, espessura das epidermes abaxial e adaxial, espessura da camada subepidérmica, espessura do parênquima esponjoso e menor área foliar específica. Apesar de o mesofilo possuir menor espessura, a área foliar também é menor, o que pode ser relacionado proporcionalmente ao aumento da suculência nas folhas. Os resultados corroboram com o observado por Parida et al. (2004), onde o aumento da salinidade levou à diminuição da espessura da epiderme e do mesofilo, mas devido ao aumento da absorção de água e pressão de turgescência, as folhas de *Bruguiera parviflora* tornaram-se mais suculentas.

De acordo com Reef e Lovelock, (2014), folhas menores, mais espessas, e com pequena/menor área específica são adaptações para a economia de água e transporte de grandes quantidades de sal no interior das folhas sob condições hipersalinas. Como a hipersalinidade não é o caso da área de estudo, as folhas mesmo em maior salinidade, não ganharam espessura.

(Sobrado, 2007) observou que a nervura foliar principal de *L. racemosa* forneceu mesma capacidade de condução em tratamentos que variaram de nenhuma salinidade a 30 %. Os propágulos de *Laguncularia* perdem mais rapidamente flutuabilidade, além de ter menor sensibilidade à ação das marés e correntes, o que aumenta a probabilidade desta espécie permanecer no local de colonização e, em seguida, se estabelecer (Delgado et al., 2001), confirmando a maior estabilidade para a espécie ao longo do gradiente.

Esta foi a espécie que sofreu menos alterações morfoanatômicas ao longo do gradiente de salinidade. Com a análise PERMANOVA, foi possível observar que não houve variação dos caracteres analisados entre as áreas para essa espécie. Isso pode ter ocorrido devido ao fato de *L. racemosa* estar em um ambiente favorável ao seu desenvolvimento, em um gradiente de salinidade que abrange a condição ótima para esta espécie.

Sobrado (2007) relatou que folhas de *L. racemosa* apresentam espessura total que varia entre 326 µm na ausência de sal, 444 µm a 15‰ µm e 635µm sob salinidade de 30 ‰, enquanto a área foliar

diminui. Todavia, a proporção área foliar/massa seca manteve-se inalterada entre os tratamentos. A salinidade aumenta a eficiência do uso da água na folha de curto e longo prazo de *L. racemosa* (Sobrado, 2005), o que pode explicar essa maior estabilidade da espécie sob a condição salobra do gradiente de estudo. Aliado a isso *L. racemosa* é a espécie com uso mais eficiente dos nutrientes seguida por *R. mangle* e *A. schaueriana* (Madi et al., 2013).

A análise de PERMANOVA e de Coordenadas Principais mostram que há diferenças significativas entre as áreas separando os indivíduos em três grupos. Essa diferença foi mais pronunciada quanto à área foliar, que aumenta gradualmente com a salinidade.

Arrivabene et al., (2014), comparando manguezais no Espírito Santo, observaram que em ambiente mais salino, a cutícula e o parênquima paliçádico de *R. mangle* aumentou e a área foliar diminuiu. Nossos resultados refutam estes, demonstrando que para *R. mangle* o ambiente mais salino influencia o aumento da área foliar e a diminuição da espessura do parênquima paliçádico e, conseqüentemente, da espessura total da lamina, na área de estudo.

O crescimento em resposta à salinidade varia muito, o que reflete uma ampla gama de tolerância interespecífica que difere a partir de espécies que são mais sensíveis ao sal para aquelas que requerem níveis mais elevados de sal para completar o seu ciclo de vida (Clough et al., 1992; Krauss and Ball, 2013). Wang et al. (2011) classificam as espécies de manguezais como halófitas obrigatórias, que podem crescer em água doce por um determinado período, mas não podem completar o seu ciclo de vida sob essa condição. Em contrapartida, Krauss and Ball, (2013) consideram-nas halófitas facultativas pelo fato de suportarem, mesmo que em condições subótimas, o crescimento em água doce.

Sob condições estressantes em um gradiente de salinidade de um ambiente salobro, cada espécie desenvolve mecanismos distintos para se manter estável. *Avicennia. schaueriana* é uma espécie reconhecidamente tolerante a salinidades extremas, contudo seus mecanismos de tolerância ao sal parecem ser pouco úteis em regiões onde a salinidade é baixa e existe pouca inundação. A análise de assimetria flutuante deixa clara a instabilidade no desenvolvimento dessa espécie sob essas condições. Entretanto, em regiões mais favoráveis (Subárea 1 e 2), *A. schaueriana* é abundante.

*Laguncularia racemosa* mostrou-se a espécie melhor adaptada às condições do ambiente em que comumente é encontrada (região intermediária e interior), mantendo os valores de assimetria e da anatomia quantitativa comparáveis ao longo do gradiente salino.

*Rhizophora mangle* apresentou maior estabilidade em seu desenvolvimento na região da franja, onde existe maior salinidade e movimento de água mais vigoroso. Com seus atributos morfoanatômicos respondendo de maneira oposta aos de *A. schaueriana* às condições de salinidade.

Os resultados aqui obtidos demonstram que frente a um gradiente de salinidade em um manguezal considerado salobro, *A. schaueriana* apresenta maior plasticidade morfoanatômica foliar e instabilidade em seu desenvolvimento, *L. racemosa* mostra menor variação nos caracteres avaliados e menor instabilidade em seu desenvolvimento e *R. mangle* tem sua variação morfoanatômica e estabilidade em seu desenvolvimento intermediários.

## Referencias

- Aguiar, T.V., Sant’anna-Santos, B.F., Azevedo, A. a., Ferreira, R.S., 2007. ANATI QUANTI: software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. Planta Daninha. doi:10.1590/S0100-83582007000400001
- Alongi, D.M., 2014. Carbon cycling and storage in mangrove forests. Ann. Rev. Mar. Sci. 6, 195–219. doi:10.1146/annurev-marine-010213-135020
- Arrivabene, H.P., Souza, I., Có, W.L.O., Rodella, R.A., Wunderlin, D.A., Milanez, C.R., 2014. Functional traits of selected mangrove species in Brazil as biological indicators of different environmental conditions. Sci. Total Environ. 476-477, 496–504. doi:10.1016/j.scitotenv.2014.01.032
- Ball, M.C., 2002. Interactive effects of salinity and irradiance on growth: Implications for mangrove forest structure along salinity gradients. Trees - Struct. Funct. 16, 126–139. doi:10.1007/s00468-002-0169-3
- Bigarella, J.J., 1946. Contribuição ao Estudo da Planície Litorânea do Estado do Paraná. Arq. Biol. e Technol. 1, 75–111.
- Boeger, M.R.T., Gluzezak, R.M., 2006. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. Iheringia - Ser. Bot. 61, 73–82.
- Castañeda-moya, A.E., Rivera-monroy, V.H., Twilley, R.R., 2006. in the Dry Life Zonation Zone of the Gulf of Mangrove Fonseca , Honduras 29, 751–764.

- Clarke, G.M., 1993. Fluctuating asymmetry of invertebrate populations as a biological indicator of environmental quality. *Environ. Pollut.* 82, 207–211. doi:10.1016/0269-7491(93)90119-9
- Clough, S. a, Iacono, M.J., Moncet, J., 1992. Line-by-Line Calculations of Atmospheric Fluxes and Cooling Rates Application to Water Vapor 97, 15,761–15,785.
- Delgado, P., Hensel, P.F., Jiménez, J. a., Day, J.W., 2001. The importance of propagule establishment and physical factors in mangrove distributional patterns in a Costa Rican estuary. *Aquat. Bot.* 71, 157–178. doi:10.1016/S0304-3770(01)00188-7
- Duke, N.C., Allen, J. a., 2006. Species Profiles for Pacific Island Agroforestry ( Atlantic – East Pacific red mangrove ). Species Profiles Pacific Isl. Agrofor.
- Ewers, F.W., Lopez-Portillo, J., Angeles, G., Fisher, J.B., 2004. Hydraulic conductivity and embolism in the mangrove tree *Laguncularia racemosa*. *Tree Physiol.* 24, 1057–1062.
- Feller, I., Sitnik, M., 1996. Mangrove ecology: a manual for a field course. Smithsonian Institution, Washington, DC.
- Freeman, D.C., Graham, J.H., Emlen, J.M., 1993. Developmental stability in plants: Symmetries, stress and epigenesis. *Genetica* 89, 97–119. doi:10.1007/BF02424508
- Graham, J.H., Raz, S., Hel-Or, H., Nevo, E., 2010. Fluctuating asymmetry: Methods, theory, and applications. *Symmetry (Basel)*. 2, 466–540. doi:10.3390/sym2020466
- Hódar, J. a., 2002. Leaf fluctuating asymmetry of Holm oak in response to drought under contrasting climatic conditions. *J. Arid Environ.* 52, 233–243. doi:10.1006/jare.2002.0989
- Hoppe-Speer, S.C.L., Adams, J.B., Rajkaran, A., Bailey, D., 2011. The response of the red mangrove *Rhizophora mucronata* Lam. to salinity and inundation in South Africa. *Aquat. Bot.* 95, 71–76. doi:10.1016/j.aquabot.2011.03.006
- Krauss, K.W., Ball, M.C., 2013. On the halophytic nature of mangroves. *Trees - Struct. Funct.* 27, 7–11. doi:10.1007/s00468-012-0767-7
- Larcher, W., 2000. *Ecofisiologia vegetal*. Rima, São Carlos
- Lugo, a E., Snedaker, S.C., 1974. The Ecology of Mangroves. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 39–64. doi:10.1146/annurev.es.05.110174.000351
- Matthijs, S., Tack, J., van Speybroeck, D., Koedam, N., 1999. Mangrove species zonation and soil redox state, sulphide concentration and salinity in Gazi Bay (Kenya), a preliminary study. *Mangroves Salt Marshes* 3, 243–249. doi:10.1023/A:1009971023277
- Menezes, M.P.M. De, Berger, U., Mehlig, U., 2008. Mangrove vegetation in Amazonia: a review of studies from the coast of Pará and Maranhão States, north Brazil. *Acta Amaz.* 38, 403–420. doi:10.1590/S0044-59672008000300004
- Møller, A.P., 1995. Leaf-mining insects and fluctuating asymmetry in elm *Ulmus glabra* leaves. *J. Anim. Ecol.* 64, 697–707. doi:10.2307/5849

- Naidoo, G., Naidoo, Y., Achar, P., 2010. Responses of the mangroves *Avicennia marina* and *Bruguiera gymnorrhiza* to oil contamination. *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 205, 357–362. doi:10.1016/j.flora.2009.12.033
- Negrelle, R.R.B., Fornazzari, K.R.C., 2007. Estudo etnobotânico em duas comunidades rurais (Limeira e Ribeirão Grande) de Guaratuba (Paraná, Brasil). *Rev. Bras. Plantas Med.* 9, 36–54.
- Parida, A.K., Das, a. B., Mitra, B., 2004. Effects of salt on growth, ion accumulation, photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora*. *Trees - Struct. Funct.* 18, 167–174. doi:10.1007/s00468-003-0293-8
- Read, J., Sanson, G.D., 2003. Characterizing sclerophylly: The mechanical properties of a diverse range of leaf types. *New Phytol.* 160, 81–99. doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00855.x
- Read, J., Sanson, G.D., De Garine-Wichatitsky, M., Jaffré, T., 2006. Sclerophylly in two contrasting tropical environments: Low nutrients vs. low rainfall. *Am. J. Bot.* 93, 1601–1614. doi:10.3732/ajb.93.11.1601
- Reef, R., Lovelock, C.E., 2014. Regulation of water balance in mangroves. doi:10.1093/aob/mcu174
- Sereneski-de Lima, C., Boeger, M.R.T., Larcher-de Carvalho, L., Pelozo, A., Soffiatti, P., 2013. Sclerophylly in mangrove tree species from South Brazil. *Rev. Mex. Biodivers.* 84, 1159–1166. doi:10.7550/rmb.32149
- Simpson, L.T., Feller, I.C., Chapman, S.K., 2013. Effects of competition and nutrient enrichment on *Avicennia germinans* in the salt marsh-mangrove ecotone. *Aquat. Bot.* 104, 55–59. doi:10.1016/j.aquabot.2012.09.006
- Sobrado, M. a., 2007. Relationship of water transport to anatomical features in the mangrove *Laguncularia racemosa* grown under contrasting salinities. *New Phytol.* 173, 584–591. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01927.x
- Sobrado, M. a., 2005. Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as affected by salinity. *Photosynthetica* 43, 217–221. doi:10.1007/s11099-005-0036-8
- Suárez, N., Sobrado, M. a., 2000. Adjustments in leaf water relations of mangrove (*Avicennia germinans*) seedlings grown in a salinity gradient. *Tree Physiol.* 20, 277–282.
- Wang, L., Mu, M., Li, X., Lin, P., Wang, W., 2011. Differentiation between true mangroves and mangrove associates based on leaf traits and salt contents. *J. Plant Ecol.* 4, 292–301. doi:10.1093/jpe/rtq008
- Yuanyue, L.Y.L., Zhongbao, L.Z.L., Peng, L.P.L., 2009. The Study on the Leaf Anatomy of Some Mangrove Species of China. 2009 Int. Conf. Environ. Sci. Inf. Appl. Technol. 3, 0–4. doi:10.1109/ESIAT.2009.397

## Considerações finais

Devido às diferentes estratégias de cada espécie, as respostas dos indivíduos às variações ambientais são diferentes. A temperatura máxima influencia diretamente a frutificação em *Avicennia schaueriana*, fortemente relacionada à produção de folhas em *Laguncularia racemosa* e à floração *Rhizophora mangle*. A precipitação é relacionada à floração de *R. mangle*, mas não com as outras duas espécies, ou ainda, a brotação foliar é correlacionada diretamente com a umidade do ar apenas em *L. racemosa*.

A precipitação foi considerada a variável chave na dinâmica de crescimento dessas espécies devido a sua influência sobre as demais variáveis ambientais. Aliada à temperatura, influencia a salinidade do solo e os eventos fenológicos. Os períodos de maior precipitação são períodos de mais intensa atividade metabólica, diretamente favoráveis a uma maior atividade cambial. O fato de não existir um período seco na área de estudo favorece um maior crescimento e produtividade das espécies, pelo fato de sempre ter água de chuva disponível. As espécies de mangues utilizam tanto a água doce quanto a salina como fonte para seus processos metabólicos, a precipitação influencia na disponibilidade da água doce que afeta o incremento em circunferência.

As maiores taxas de incremento para as três espécies ocorreram nos períodos de maior temperatura e precipitação, quando as fenofases reprodutivas mostravam um aumento em suas intensidades. Em florestas com disponibilidade hídrica constante, sem estação seca severa, a queda foliar e a brotação contínuas são estratégias vantajosas, por permitir a translocação de nutrientes a partir da folha madura e taxa fotossintética constantes durante todo o ano.

*Avicennia schaueriana*, nas áreas de salinidade mais alta, tem o seu desempenho melhorado, chegando a ser mais abundante nessas regiões. É a espécie de maior incremento em circunferência acumulado, seguida por *L. racemosa* e *R. mangle*, o que pode ser explicado devido ao fato de *A. schaueriana* possuir câmbios sucessivos, o que lhe garante maior acúmulo de tecidos parenquimáticos e vasculares. Entretanto, em condições pouco salinas, *A. schaueriana* tem o seu desenvolvimento mais instável, chegando a condições onde a espécie é ausente. Na transição entre as áreas, esta é a espécie que sofre as maiores modificações nos traços morfoanatômicos analisados. *Laguncularia racemosa*, por outro lado, mostra menor variação nos caracteres avaliados e menor instabilidade em seu

desenvolvimento frente ao gradiente de salinidade e apresenta incremento em circunferência intermediário. *Rhizophora mangle* tem sua variação morfoanatômica e estabilidade em seu desenvolvimento intermediários e apresenta menor taxa de incremento em circunferência.

Cada espécie apresenta diferentes padrões morfoanatomicos foliares. *Avicennia schaueriana* e *R. mangle* assemelham-se em algumas dessas características, apresentando hipoestomatismo e camadas subepidérmicas, enquanto *L. racemosa* assemelha-se à *A. schaueriana* devido a presença de glândulas secretoras de sal. *Avicennia schaueriana* apresenta maior plasticidade dos caracteres anatômicos analisados e maior instabilidade em seu desenvolvimento ao longo do gradiente salino, seguida por *R. mangle* e *L. racemosa*. *Rhizophora mangle* foi a espécie que apresentou os maiores valores de massa seca, espessura total da lâmina e do parênquima paliçádico *Laguncularia racemosa* foi a espécie com maior área foliar e espessura da epiderme adaxial e da camada subepidérmica e *Avicennia schaueriana* a espécie com maior área foliar específica.