

Relação da Estrutura e Fotossíntese em Espécies de Mangue no Rio São Mateus

Dielle Meire de Santana Lopes

Dissertação de Mestrado em Biodiversidade Tropical

Mestrado em Biodiversidade Tropical

Universidade Federal do Espírito Santo

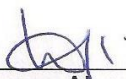
São Mateus, Maio de 2014

"Relação da Estrutura e Fotossíntese em Espécies de Mangue no Rio São Mateus "

Dielle Meire de Santana Lopes

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical, para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade Tropical.

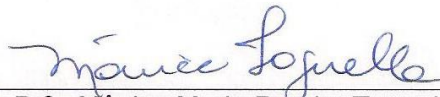
Aprovada: 20/05/2014.



Prof. Dr. Anderson Geyson Alves de Araújo
Universidade Federal do Espírito Santo



Prof. Dr. Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol
Universidade Federal do Espírito Santo



Profª. Drª. Mônica Maria Pereira Tognella
Universidade Federal do Espírito Santo
(Orientadora)

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)

(Biblioteca Central da Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

Lopes, Dielle Meire de Santana, 1988-

L864r Relação da estrutura e fotossíntese em espécies de mangue
no rio São Mateus / Dielle Meire de Santana Lopes. – 2014.

72 f. : il.

Orientador: Mônica Maria Pereira Tognella.

Coorientador: Antelmo Ralph Falqueto.

Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Tropical) –
Universidade Federal do Espírito Santo, Centro Universitário
Norte do Espírito Santo.

1. Manguezais. 2. Fluorescência. 3. Clorofila. 4. Pigmentos
cloroplastídicos. I. Tognella, Mônica Maria Pereira. II. Falqueto,
Antelmo Ralph, 1979-. III. Universidade Federal do Espírito
Santo. Centro Universitário Norte do Espírito Santo. IV. Título.

CDU: 502

Das Utopias
Se as coisas são inaltingíveis... ora!
Não é motivo para não querê-las...
Que tristes os caminhos, se não fora
A presença distante das estrelas!

Mario Quintana

Agradecimentos

À Deus, meu maior amigo, sempre presente nos momentos difíceis. Nos momentos em que tudo parecia caminhar errado, a fé em Ti, foi a certeza que no final tudo daria certa.

À minha orientadora, Mônica Tognella, seus ensinamentos, desde o período da graduação foram importantes em minha formação, obrigado por compartilhar toda sua bagagem de manguenzal e também de vida! Obrigada pelos puxões de orelha, mas logo em seguida pelas palavras de carinhos e de incentivo. Você foi muito mais que uma orientadora!

Ao meu coorientador, Antelmo Falqueto. Nesse trabalho eu fui privilegiada, pois tive a chance de ter dois orientadores dedicados. Muito obrigada pela dedicação, pelos telefonemas, mensagens e conversas. Sempre otimista, nunca me deixava desanimar. Obrigada por tudo!!!

À minha mãe Edilza, por sempre me apoiar em tudo o que faço. Nossas longas conversas à noite tinha o papel de tirar todo o cansaço do meu dia. Prometo que um dia trago um caranguejo, afinal você sempre fazia esse pedido quando eu ia a campo!

À minha irmãzinha, Amanda, minha melhor amiga, não tenho nem palavras para descrever.... apesar de ser a mais nova é a minha maior inspiração! Fiz ler a minha dissertação, pedi ajuda, foi comigo ao campo fazer a coleta de estrutura, em pleno domingo. Muito obrigada, melhor irmã do mundo!!!

Ao Thiago, meu amor, companheiro desde sempre, nem tenho como agradecer, fez coleta de estrutura, fotossíntese, me ajudou no laboratório pensando os disquinhos, lavando as vidrarias... além de aturar os meus ataques de ansiedade quando o mau tempo não deixava os campos serem feitos e o desespero batia. Obrigada por ser meu porto seguro e por ser paciente, muito paciente!!!

A todos do laboratório de Gestão em Manguezais (GEMA), equipe maravilhosa, cada um ficará guardado no meu coração para sempre. Cris, Monica Botelho e Jormara, muito obrigada pela ajuda, sempre de bom coração, principalmente para as extrações dos pigmentos, naquelas leituras intermináveis, de ficar até tarde da noite no laboratório. Sei que contribuí e muito com a piora de suas alergias, aquele DMSO não era flor que se cheira!! Minha filha adotiva, Ully, companheira de estrutura, olha nós ainda vamos caracterizar todo o manguenzal do Espírito Santo... e obrigada por nos apresentar o grande sucesso “Lama do Mangue”, surgindo assim as “Manguetes”, momentos de descontração e alegria que sempre

fizeram parte do grupo. Quero agradecer muito à Karen por ter feito o mapa da área de estudo.... muito obrigada Karoca, o mapa ficou lindo!!! À Sália, que mesmo de longe, sempre tinha um artigo ou uma dúvida para compartilhar, não foi fácil entender essa tal fluorescência mas valeu muito à pena. Ao Arthur, Kamyla, Louise, Lais, Patrik e Manu, obrigada pela ajuda nos campos.

Ao Jadson Zampirolo e à Thais Silva Costa, do laboratório de ecofisiologia vegetal, pela ajuda nas curvas OJIP e nos testes.

Ao professor Mario Luiz Gomes Soares do Nucleo de Estudos em Manguezais (NEMA), por ceder o aparelho para as medições de fotossíntese e aos professores Vander Calmon Tosta e Ana Paula Cazerta Farro por cederem o banho-maria.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

À todos que de alguma forma contribuíram com a realização desse projeto.

Sumário

1- INTRODUÇÃO.....	13
1.1- Mecanismos de Tolerância ao Sal.....	15
1.2- <i>Rhizophora mangle</i> L. e <i>Laguncularia racemosa</i> (L.) Gaerth.....	16
1.3- Desenvolvimento Estrutural.....	18
1.4- Fluorescência da Clorofila α	19
1.5- Assimilação e Trocas Gasosas.....	21
1.6- Pigmentos Cloroplastídeos.....	23
2- JUSTIFICATIVA E HIPÓTESE.....	25
3- OBJETIVOS.....	26
3.1- Objetivo Geral.....	26
3.2- Objetivos Específicos.....	26
4- MATERIAL E MÉTODOS.....	27
4.1- Área de Estudo.....	27
4.2- Caracterização Estrutural.....	28
4.3- Material Vegetal.....	29
4.4- Fluorescência da Clorofila α	29
4.5- Trocas Gasosas.....	30
4.6- Pigmentos Cloroplastídeos.....	30
4.7- Análise Estatística.....	32
5- RESULTADOS.....	33
5.1- Caracterização Estrutural da Vegetação.....	33
5.2- Transientes da Fluorescência da Clorofila α	35
5.3- Assimilação de Carbono e Trocas Gasosas.....	42
5.4- Pigmentos Cloroplastídeos.....	43
6- DISCUSSÃO.....	45
6.1- Caracterização Estrutural da Vegetação.....	45

6.2- Transientes da Fluorescência da Clorofila <i>a</i>	46
6.3- Assimilação de Carbono e Trocas Gasosas.....	53
6.4- Pigmentos Cloroplastídeos.....	57
7- CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	59
8- CONCLUSÕES.....	62
9- REFERÊNCIAS.....	63

Lista de tabelas

Tabela 1: Parâmetros estruturais da vegetação de Barreiras (A1) e Pontal do Sul (A2). Variação da salinidade, densidade de troncos por hectare, DAP médio e altura de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*, em bosques de franja. Valores são médias e \pm desvio padrão.33

Tabela 2: Contribuição em área basal (viva e morta) por espécies e área basal viva por metros quadrados de hectare, em classes de DAP.34

Tabela 3: Intensidade de fluorescência inicial (F_0), intensidade máxima de fluorescência (F_m), razão F_0/F_m , eficiência fotoquímica máxima do FSII (F_v/F_m) e área complementar entre a curva de indução de fluorescência (Área) obtidos em *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*, em duas áreas, Barreiras (A1), menor salinidade e Pontal do Sul (A2), maior salinidade, no manguezal do estuário do Rio São Mateus.41

Tabela 4: Fluxos específicos por centro de reação do FSII (RC): Fluxo de absorção (ABS), fluxo de energia capturada (TRo), fluxo de elétrons transportados (ETo) e Dissipação de calor (Dlo) por centro de reação (RC); parâmetro do fluxo fenomenológico, absorção por seção transversal (RC/CS_0), índice de desempenho para conservação de energia para redução dos aceptores de elétrons do intersistema (PI_{ABS}) e índice de desempenho para conservação de energia para redução dos aceptores finais do FSI (PI_{TOTAL}) de duas espécies (*Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*) de mangue em duas áreas de salinidades distintas.42

Tabela 5: Temperatura foliar (T_{folha}) °C, Concentração interna de CO_2 (C_i) $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$, Transpiração (E) $mmol\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$, condutância estomática (g_s) $mmol\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$, Assimilação de CO_2 (A) $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$, Eficiência intrínseca do uso da água (WUE_{int}) $\mu mol\ mol^{-1}$ e Eficiência instantânea do uso da água (WUE_{ins}) $\mu mol\ mol^{-1}$ de duas espécies de mangue, *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*, em duas áreas com salinidade distintas.43

Tabela 6: Clorofila α , b e total, pigmentos carotenoides e razão clorofila a/b ($mg.g^{-1}$ de massa seca, por área foliar) de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa* em duas áreas de mangue com menor (A1) e maior (A2) salinidade, no estuário do rio São Mateus.44

Lista de figuras

Figura 1: Localização geográfica do município de Conceição da Barra. Manguezal situado no estuário do rio São Mateus, A1 - área de menor salinidade, e A2 - área de maior salinidade, representam os locais onde foram realizados os estudos com as espécies *Rhizophora mangle* L. e *Laguncularia racemosa* (L.) Gaerth.27

Figura 2: Fluorescência transiente da clorofila *a* de O a P entre os pontos F_0 e F_P de folhas de *Rhizophora mangle* (Rh) e *Laguncularia racemosa* (Lg) adaptadas ao escuro em duas áreas com salinidade diferentes (Rh1 e Lg1 - menor salinidade; Rh2 e Lg2 - maior salinidade). (A) Intensidade da fluorescência. (B) Fluorescência variável relativa [$V_{OP} = (F_t - F_0) / (F_M - F_0)$]. (C) Diferença cinética de VOP [$\Delta V_{OP} = (V_{OP}(\text{tratamento}) - V_{OP}(\text{controle}))$] em *R. mangle*. (D) Diferença cinética de VOP [$\Delta V_{OP} = (V_{OP}(\text{tratamento}) - V_{OP}(\text{controle}))$] em *L. racemosa*.36

Figura 3: Fluorescência relativa entre os pontos O (50 μ s) e K (300 μ s) apresentados como uma diferença cinética $\Delta V_{OK} = (V_{Ok}(\text{tratamento}) - V_{Ok}(\text{controle}))$, banda L. (A) Diferença cinética para a espécie *Rhizophora mangle* e (B) Diferença cinética em *Laguncularia racemosa*. Fluorescência relativa entre os passos O (50 μ s) e J (2 ms) apresentados como uma diferença cinética $\Delta V_{OJ} = (V_{OJ}(\text{tratamento}) - V_{OJ}(\text{controle}))$, banda K. (C) Diferença cinética em *R. mangle* e (D) Diferença cinética em *L. racemosa*.38

Figura 4: Fluorescência transiente da clorofila *a* de O a I, de folhas de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*. (A) Diferença cinética de $\Delta V_{OI} = (V_{OI}(\text{tratamento}) - V_{OI}(\text{controle}))$ em *R. mangle*. (B) Diferença cinética de $\Delta V_{OI} = (V_{OI}(\text{tratamento}) - V_{OI}(\text{controle}))$ em *L. racemosa*.39

Figura 5: Fluorescência transiente da clorofila *a* de I a P, de folhas de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*. (A) Diferença cinética de $\Delta V_{IP} = (V_{IP}(\text{tratamento}) - V_{IP}(\text{controle}))$ em *R. mangle*. (B) Diferença cinética de $\Delta V_{IP} = (V_{IP}(\text{tratamento}) - V_{IP}(\text{controle}))$ em *L. racemosa*.40

Lista de abreviaturas

- A = Taxa de assimilação líquida de carbono
- A1 = Área 1, Barreiras, menor salinidade
- A2 = Área 2, Pontal do Sul, maior salinidade
- ABS/RC = Fluxo de absorção por centro de reação
- ÁREA = Área complementar entre a curva de indução de fluorescência
- C_i = Concentração interna de carbono
- DI₀/RC = Dissipação de energia por centro de reação
- E = Transpiração
- ET₀/RC = Transporte de elétron por centro de reação ativos do fotossistema II
- F_m = Intensidade de fluorescência máxima
- F₀ = Fluorescência inicial
- FS I = Fotossistema I
- FS II = Fotossistema II
- F_v/F_m = Eficiência quântica do fotossistema II
- gs = Condutância estomática
- Lg 1 = *Laguncularia racemosa* em Barreiras
- Lg 2 = *Laguncularia racemosa* em Pontal do Sul
- PI_{ABS} = Índice de desempenho para conservação de energia para redução dos aceptores de elétrons do intersistema
- PI_{TOTAL} = Índice de desempenho desde a absorção da energia luminosa até a redução do acceptor final do FS I
- PQ = Plastoquinona
- PVC = Cloreto de polivinila
- Q_A = Quinona A
- Q_B = Quinona B
- RC = Centro de reação
- RC/CS₀ = Centro de reação ativo por sessão transversal
- Rh 1 = *Rhizophora mangle* em Barreiras
- Rh 2 = *Rhizophora mangle* em Pontal do Sul
- T_{folha} = Temperatura foliar
- TR₀/RC = Fluxo de energia capturada por centro de reação

Resumo

A salinidade constitui o principal tensor e regulador do desenvolvimento e da produtividade das florestas de mangue. No entanto, esta vegetação é bem adaptada, tanto morfológica quanto fisiologicamente, para sobreviver nestas condições. Devido à importância do ecossistema manguezal, este trabalho procurou avaliar o desempenho fotossintético e caracterização estrutural de *Rhizophora mangle* L. e *Laguncularia racemosa* (L.) Gaerth crescendo em bosques de franja de menor e maior salinidade. O estudo foi realizado no município de Conceição da Barra, em dois manguezais no estuário do Rio São Mateus: a primeira área (A1), com salinidade mais baixa e a segunda (A2) com maior salinidade, situada próxima à foz do rio São Mateus. A caracterização da vegetação foi obtida a partir das médias dos parâmetros DAP, altura e número de troncos por indivíduos. As medições de fluorescência da clorofila *a*, trocas gasosas e pigmentos cloroplastídeos foram obtidas a partir de cinco folhas jovens (6 indivíduos jovens para cada espécie), completamente expandidas escolhidas de forma aleatória. Na área de menor salinidade *L. racemosa* foi a espécie mais representativa, além da presença de *Avicennia germinans* (L.) Stearn e *R. mangle*. Na área de maior salinidade, *R. mangle* foi a espécie dominante, *L. racemosa* e *Avicennia schaueriana* Stapf & Lechman foram pouco representativas. Em maior salinidade, os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foram alterados, indicando que há um efeito de estresse salino sobre a atividade da cadeia transportadora de elétrons no lado acceptor do FS II, principalmente para *R. mangle*. Além disso, *R. mangle* apresentou reduzidos valores de F_v/F_m , fluxo de elétrons por centro de reação (ET_0/RC), dissipação de calor por centro de reação (DI_0/RC) e índice de desempenho para conservação de energia para redução dos aceptores finais do FSI (PI_{TOTAL}), em maior salinidade, comparada à *L. racemosa*. Os conteúdos de pigmentos cloroplastídeos também variaram em relação à salinidade, sendo que as clorofilas *a* e a razão clorofila *a/b* diminuíram e as clorofilas *b* e carotenoides aumentaram. Entretanto, *R. mangle* apresentou melhor taxa de assimilação de carbono e maior razão clorofila *a/b*, além de maior eficiência no uso da água, comparada a *L. racemosa*, na maior salinidade. Esse melhor desempenho fisiológico, além das questões relacionadas às suas adaptações com melhores condições de sustentação no solo e oxigenação dos tecidos que a privilegiam em relação à maior influência da inundação presente nos bosques de franja, proporcionou à espécie *R. mangle* melhor desempenho para dominar o bosque de franja, também quando adultas.

Palavras-chaves: Manguezal, fluorescência da clorofila *a*, fotossíntese, pigmentos cloroplastídeos, bosque de franja.

Abstract

The salinity constitutes the main developmental and productivity tensor and regulator of mangrove forests. However this vegetation is quite morphologically and physiologically adapted to survive under these conditions. Due to importance of the mangrove ecosystem, this study aimed to evaluate photosynthetic performance and structural features of *Rhizophora mangle* L. and *Laguncularia racemosa* (L.) Gaerth growing up on both low and high salinity area, at mangrove fringes. The analyses were conducted in two mangroves on River São Mateus estuary in Conceição da Barra city: The first area (A1) of lower salinity; and the second one (A2), located near River São Mateus mouth, of higher salinity. Vegetation characterization was obtained from DAP parameters, height and stem number by individual. Chlorophyll *a* fluorescence, gas exchange and chloroplast pigments content measurements were obtained from five fully expanded young leaves (six young individuals by each species) chosen randomly. At lower salinity area *L. racemosa* was the most representative specie and *Avicennia germinans* (L.) Stearn and *R. mangle* were also present. By the other hand, at higher salinity area *R. mangle* was the dominant specie while *L. racemosa* and *Avicennia schaueriana* Stapf & Lechman were less representing. Chlorophyll *a* fluorescence parameters were changed at higher salinity area indicating there be a stress salt effect over PSII transport electron activity, mainly on *R. mangle*. In addition, at this same area, *R. mangle* showed more reduced levels of Fv/Fm, electron flux by reaction center (ET₀/RC), heat dissipation by reaction center (DI₀/RC) and performance index for energy conservation for PSI end acceptors reduction (PI_{TOTAL}) than *L. racemosa*. Chloroplast pigments content also suffered variation by the salt level, since chlorophyll *a* content and chlorophyll *a/b* ratio decreased and chlorophyll *b* and carotenoids contents increased at higher salinity conditions. Nevertheless, *R. mangle* showed more carbon assimilation rate, chlorophyll *a/b* ratio and water use efficiency than *L. racemosa* at higher salinity area. The physiological performance improved of *R. mangle*, in addition to better adaptation features like soil support conditions and tissue oxygenation which favors it over flood conditions present in mangrove fringes, allowed it to have predominance over mangrove fringes, even in adulthood.

Keywords: Mangrove, Chlorophyll *a* fluorescence, Chloroplast pigments, Mangrove fringes

1- INTRODUÇÃO

O manguezal é um ecossistema costeiro sujeito ao regime de marés, que desenvolve-se em áreas abrigadas como estuários, baías e lagunas (TOMLINSON, 1986). Os manguezais são representados taxonomicamente por cerca de 54 espécies em 20 gêneros, pertencentes a 16 famílias, distribuídos ao longo da zona costeira intertropical de todo o mundo (DAS et al., 2002) formando um habitat complexo e dinâmico, caracterizado pela salinidade da água no solo, inundações das marés frequentes, alta temperatura e alta irradiação luminosa (NAIDOO et al., 2002). No Brasil, desde o Amapá os manguezais são encontrados ao longo de praticamente todo litoral, estando ausente apenas no Rio Grande do Sul (Schaeffer-Novelli et al., 2000), representado por sete espécies distribuídos em quatro gêneros, sendo elas, *Avicennia germinans* (L.) Stearn, *Avicennia schaueriana* Stapf & Lechman, *Conocarpus erecta* L., *Laguncularia racemosa* (L.) Gaerth, *Rhizophora harrisoni* Lechman e *Rhizophora mangle* L. (Schaeffer-Novelli e Cintron, 1986).

Esse ecossistema é altamente produtivo, cuja produção vai variar com a espécie vegetal, salinidade intersticial, grau de inundações das marés, disponibilidade de nutrientes e capacidade fotossintética (BALL e FARQUHAR, 1984; Sobrado, 1999; Sobrado e Ball, 1999). Tomlinson (1986) considera-o como ecossistema com alta produtividade, por situar-se principalmente na faixa tropical, onde há radiação solar intensa, recebendo nutrientes e matéria orgânica das drenagens continentais e do oceano. Segundo Walsh (1974), o manguezal se desenvolverá melhor quando apresentar as seguintes condições: (1) temperatura média do mês mais frio superior a 20 °C (sendo que a amplitude térmica anual não exceda 5 °C); (2) substratos predominantemente lodosos, constituídos de silte e argila e com alto teor de matéria orgânica; (3) áreas abrigadas, livres da ação de marés fortes; (4) presença de água salgada, pois as plantas de mangue são halófitas facultativas e dependem deste requisito para competir com as glicófitas que não toleram a salinidade; (5) elevada amplitude de marés.

Apesar dos fatores anteriormente descritos determinarem a ocorrência dos manguezais ao longo das regiões costeiras, as características dos mesmos, em termos estruturais e funcionais podem ser extremamente variáveis (SOARES et al., 2003). A partir do modelo de "assinatura energética" (LUGO e SNEDAKER, 1974), pode-se descrever que o manguezal possui seus processos funcionais e desenvolvimento estrutural controlados por

forças subsidiárias, como energia solar, aporte de água doce, nutrientes e energia das marés. Portanto, apesar de existirem fatores numa escala global que regem a ocorrência de manguezais em determinada região, os atributos estruturais e funcionais de cada manguezal são regidos pela interação de fatores em escala regional ("assinatura energética") e fatores em escala local (SOARES et al., 2003).

Primeiramente propostos por Lugo e Snedaker (1974) e, posteriormente, simplificados por Schaeffer-Novelli et al. (2000), os tipos fisiográficos classificam os bosques de mangue segundo as características ambientais, assumindo que estas refletem a assinatura energética da região. Schaeffer-Novelli et al. (2000) reduzem de seis para dois: bosques de franja e bosques de bacia.

Bosque de Franja

Segundo Schaeffer-Novelli et al. (2000), os bosques de franja ocorrem ao longo das margens de costas protegidas, em estuários e baías abrigadas, e em ilhas lavadas intensamente, anteriormente denominados como ilhote. Movimentos verticais da água induzidos pelas marés são típicos das franjas e estes auxiliam na ventilação das raízes e na retirada de substâncias tóxicas. Além disso, as franjas ocorrem desde ambientes com valores de salinidade superiores ao da água do mar (35) até regiões ribeirinhas com influência de água doce e elevados níveis de nutrientes. Em geral, há dominância do gênero *Rhizophora* L. (Rhizophoraceae), em função do seu sistema de raízes de apoio que lhe permite estabelecer-se sobre sedimentos não consolidados. Na porção interna deste tipo fisiográfico pode ocorrer substituição de *Rhizophora* por *Avicennia* L. (Acanthaceae) (CINTRON e SCHAEFFER-NOVELLI, 1983).

Bosque de Bacia

Os bosques de bacia se estabelecem nas partes mais interiores do manguezal, após as florestas de franja, onde a renovação das águas ocorre muito mais lentamente do que região frontal (franja), sendo o movimento das águas estacional e difícil de ser detectado (CINTRON e SCHAEFFER-NOVELLI, 1983). As espécies que dominam os bosques de bacias possuem adaptações para lidar com menor disponibilidade de oxigênio e tolerar salinidades mais elevadas do que aquelas observadas nas franjas (SCHAEFFER-NOVELLI et al., 2000). Os bosques de bacia requerem aporte de água doce proveniente da chuva para seu melhor desenvolvimento, sendo mais exuberantes onde a precipitação excede o potencial de evapotranspiração (CINTRÓN e SCHAEFFER-NOVELLI, 1992).

As espécies de mangue diferem no tipo de respostas morfológicas, fenológicas e fisiológicas relacionadas à salinidade, e as distinções observadas entre as espécies são consistentes com a zona particular que ocupam dentro do ecossistema (BALL, 1996).

1.1 - Mecanismos de Tolerância ao Sal

A vegetação de manguezal enfrenta condições de elevada salinidade com ampla variação da maré, deficiência de nutrientes, sedimento inconsolidado, entre outros fatores físico-químicos (TOMLINSON, 1986; WASLH, 1974). Somando-se a isto quando ocorrem condições de temperaturas ambientais altas o problema se agrava. Em situações de maré baixa há o superaquecimento da água do solo e, com isto, a desidratação foliar aumenta e acontece a evaporação da água que ainda permanece no solo, tornando-o altamente salino. Assim, a salinidade constitui o principal tensor e regulador do desenvolvimento e da produtividade das florestas de mangue (MEDINA et al., 1990; SOBRADO e BALL, 1999).

Para lidar com estas situações extremas, as espécies de mangue são tolerantes à salinidade e têm mecanismos, morfológicos e fisiológicos, para captação de água, apesar do baixo potencial hídrico do solo, para sobreviver em condições salinas (BALL, 1996; NAIDOO et al., 2002; SCHOLANDER 1968; SOBRADO e BALL, 1999). De acordo com suas características morfológicas, as espécies de mangue podem ser divididas em espécies secretoras de sal - aquelas que têm glândulas de sal ou pelos para remover o excesso de sal; e as espécies não secretoras - que não apresentam essas características morfológicas para a excreção do sal em excesso (PARIDA, 2010; TOMLINSON, 1986).

Espécies de mangue são bem adaptadas, tanto morfológica quanto fisiologicamente, para sobreviver em condições salinas (BALL, 1996; SOBRADO e BALL, 1999; NAIDOO et al., 2002) e o aumento da tolerância à salinidade está diretamente relacionado à melhoria da eficiência do uso da água (BALL et al., 1988; BALL, 1996). No entanto, melhor eficiência no uso da água (perda de água foliar) limitam as taxas de ganho de carbono, sendo que as espécies com ampla gama de tolerância à salinidade tendem a crescer mais lentamente do que aquelas menos tolerantes quando ocorre o aumento da salinidade (BALL et al., 1988; BALL e PIDSLEY, 1995). Desta forma, o aumento da tolerância ao sal leva ao prejuízo do crescimento e habilidades competitivas das plantas quando em baixa salinidade (BALL e PIDSLEY, 1995) permitindo que as espécies menos tolerantes se sobressaiam.

Uma elevada salinidade do solo pode provocar problemas de toxicidade e redução da absorção de água. As modificações no metabolismo, induzidas pela salinidade, tem como consequências várias respostas fisiológicas da planta como mudanças na abertura estomática e na eficiência fotossintética. A salinidade acarreta maior custo na aquisição de água e essa escassez hídrica leva ao fechamento estomático, como uma medida de economia hídrica

Nas membranas dos tilacóides dos cloroplastos, os fotossistemas I (FS I) e II (FS II), são responsáveis pela captura e conversão da energia radiante (fótons) em energia química (ATP e NADPH) sendo, neste processo, a água de fundamental importância para o funcionamento do FS II (TAIZ e ZEIGER, 2009). A atividade do FS II é, portanto, crucial para o fornecimento do poder redutor e do ATP usado nas reduções de carbono, nitrogênio, enxofre em tecidos vegetais em desenvolvimento (PIETERS e SOUKI, 2005). Em condições limitantes de estresses, os eventos ocorridos nos tilacoídes podem ser afetados, interferindo na eficiência da fotossíntese, inativando o FS II (P680) e a cadeia transportadora de elétrons (KRAUSE e WEISS, 1991).

1.2 - *Rhizophora mangle* L. e *Laguncularia racemosa* (L.) Gaerth

Neste trabalho foram estudadas duas espécies de mangue verdadeiro: *Rhizophora mangle*, espécie pertencente à Família Rhizophoraceae e *Laguncularia racemosa*, pertencente à Família Combretaceae (TOMLINSON, 1994). Na América do Sul, estas espécies frequentemente encontram melhor desenvolvimento em salinidades próximas ou abaixo à do nível da água do mar, 35. (CINTRÓN et al., 1978).

Rhizophora mangle é a espécie de mais ampla distribuição e até 1918 era considerada a única espécie na América (CINTRON e SCHAEFFER-NOVELLI, 1983). São árvores halófitas facultativas que, normalmente, crescem em zonas costeira salina de regiões tropicais e subtropicais, apesar de serem capazes de se desenvolver bem em água doce (HAO et al., 2009). Na região tropical *R. mangle* é caracterizada pela sua tolerância a condições ambientais extremas, incluindo alta temperatura, alta irradiância, salinidade elevada, baixo teor de nutrientes e períodos prolongados de inundação (PEARSE et al., 2005).

Denominada usualmente de mangue vermelho é, geralmente (mas não exclusivamente), a espécie que se encontra na parte exterior das franjas do manguezal e nas

bordas dos canais. Desenvolve-se melhor nas partes mais baixas do estuário (jusante), onde a água está sempre em movimento e inundação a partir das marés é mais frequente (JIMÉNEZ, 1985a).

A característica evidente desta espécie é seu complexo sistema de estruturas aéreas, os rizóforos e as raízes adventícias. Estes rizóforos partem de um mesmo tronco ou dos ramos laterais (raízes adventícias) e se fixam no solo. A rede de rizóforos e de raízes promove sustentação à árvore além de realizar funções vitais de aeração (CINTRON e SCHAEFFER-NOVELLI, 1983). A reprodução por viviparidade permite que os embriões permaneçam na árvore progenitora até se transformarem em propágulos e estejam aptos à dispersão (DUKE, 1992; TOMLINSON, 1986). Os embriões germinam e se encontram maduro em dois ou três meses após a fecundação (CINTRON e SCHAEFFER-NOVELLI, 1983).

Espécies de mangue apresentam diferentes adaptações à salinidade elevada, como a exclusão de sal durante a absorção de água, osmorregulação e compartimentação de íons na folha. *R. mangle* não apresenta estruturas anatômicas de extrusão de sal, como as glândulas de sal, mas mantém a seiva do xilema essencialmente livres de NaCl pelo processo de ultrafiltração, que ocorre nas membranas celulares de células corticais das raízes no solo (SCHOLANDER, 1968), processo considerado muito eficiente na exclusão de sal (SUÁREZ, 2003). Embora o mecanismo exato de ultrafiltração não esteja bem elucidado, sabe-se que o processo é físico. A pressão hidrostática negativa desenvolvida nas plantas a partir da transpiração é suficiente para superar a pressão osmótica negativa no ambiente das raízes, desta forma, íons e outras substâncias não desejados são excluídos (PARIDA e JHA, 2010)

Laguncularia racemosa usualmente denominada de mangue branco, é comumente uma árvore pequena, cujas folhas tem pecíolo vermelho com duas glândulas em sua parte superior (glândulas nectáricas vestigiais), junto à lâmina da folha. Produz grande quantidade de propágulos, formando verdadeiros cachos (rácemos) que pendem das partes terminais dos galhos.

Em *L. racemosa*, o sistema radicular desenvolve-se horizontalmente, a poucos centímetros abaixo do sedimento, destas raízes saem ramificações que crescem eretas (geotropimo negativo), expondo-os ao ar, os pneumatóforos. Por seus pneumatóforos não serem muito numerosos nem alcançarem grandes elevações, a espécie não tolera locais com grandes flutuações no nível da água (Schaeffer-Novelli e Cintron, 1986). Tanto em *R. mangle* como em *L. racemosa* a estrutura anatômica das raízes, apresentam numerosas lenticelas na

porção exposta e nos tecidos internos predomina o aerênquima que é extenso, aumentando a disponibilidade de oxigênio para as raízes que crescem em sedimentos com deficiência de oxigênio (TOMLINSON, 1986).

L. racemosa ocupa a zona média e alta entre marés das florestas de mangue (SOBRADO, 2005), sendo um componente importante das florestas presentes no continente americano (DUKE et al., 1998). A espécie pode crescer sob salinidades contrastantes, desde água doce até nos níveis de salinidade acima da do mar (LOVELOCK e FELLER, 2003; SOBRADO, 2004; SUÁREZ, 2003), em geral, desenvolve-se melhor em locais onde as inundações pelas marés são menos frequentes e intensas (JIMÉNEZ, 1985b).

A espécie, *L. racemosa*, apresenta glândulas foliares secretoras de sal, que são estruturas anatômicas de extrusão de sal que removem o excesso de sal a partir da seiva do xilema, possibilitando-a prosperar em ambientes salinos (TOMLINSON, 1986). McKee (1995) sugeriu que esta é a espécie mais sensível aos baixos níveis de nutrientes, no entanto pode superar outras espécies em bosques eutrofizados. *L. racemosa* também pode ampliar a espessura e o conteúdo de água na folha sob salinidade extrema, além de aumentar a osmolaridade de seus tecidos foliares, que permanecem constantes mesmo com o avanço da idade da folha (SOBRADO, 2005).

1.3 - Desenvolvimento Estrutural

O estudo da estrutura da vegetação fornece uma ideia do grau de desenvolvimento da floresta, possibilitando a identificação e a delimitação de florestas com características semelhantes, o que permite realizar comparações entre áreas diferentes (SCHAEFFER-NOVELLI e CINTRÓN, 1986). Além disso, a caracterização estrutural dos manguezais constitui uma valiosa ferramenta no que concerne à resposta desse ecossistema às condições ambientais existentes, bem como aos processos de alteração do meio ambiente, auxiliando assim, nos estudos e ações que objetivam a conservação do ecossistema (SOARES, 1999).

As características estruturais são determinadas pela interação dos diferentes fatores ambientais, tensores naturais e antrópicos que operam em escalas que variam no tempo e espaço (LUGO et al., 1980; SOARES et al., 2003). Em manguezais, a produtividade é amplamente correlacionada com a altura da floresta (SAENGER e SNEDAKER, 1993).

Em ambientes salinos as espécies tendem a economizar água. Tal economia hídrica tende a limitar o ganho de carbono, o que afeta negativamente o crescimento do mangue

(BALL et al., 1988; BALL e PIDSLEY, 1995). Assim, espécies de mangue normalmente têm taxas relativamente baixas de transpiração e alta eficiência de uso de água (BALL e FARQUHAR, 1984), que se torna cada vez mais conservador com o aumento da salinidade (BALL, 1988). Como o crescimento da planta representa a eficiência da fotossíntese, esperar-se que qualquer efeito da salinidade sobre este processo seja refletido no desenvolvimento estrutural da planta (TAKEMURA et al., 2000).

1.4 - Fluorescência da Clorofila α

A energia da luz absorvida pelas moléculas de clorofila numa folha pode ser submetida a um de três destinos: o processo fotoquímico, no qual a energia do estado excitado provoca a ocorrência de reações químicas; o excesso de energia pode ser dissipado na forma de calor (não fotoquímica), ou pode ser reemitida como fluorescência da clorofila α (MAXWELL e JOHNSON, 2000). Estes três processos de dissipação de energia luminosa pelas moléculas de clorofila α são competitivos, tal que qualquer aumento na eficiência de um vai resultar na redução do rendimento dos outros dois. Assim, alterações na fluorescência podem mostrar a ausência ou presença de mecanismos que comprometem o processo fotossintético (STRASSER et al., 2000).

KAUTSKY et al. (1960) observaram as mudanças no rendimento da fluorescência da clorofila α foram e descobriram que, após a transferência do material fotossintético do escuro para a luz, ocorria um aumento do rendimento da fluorescência da clorofila α ao longo de um curto período de tempo, cerca de 1 s. Este incremento foi posteriormente explicado como consequência da redução de aceptores de elétrons das quinonas, em particular a quinona A (Q_A), na via fotossintética do fotossistema II.

Quando o FS II absorve a luz e a Q_A recebe um elétron (agente oxidante) ela torna-se estável, não sendo capaz de aceitar outro elétron até que este tenha passado para um subsequente transportador secundário de elétrons (agente redutor), neste caso a quinona B (Q_B). Durante este período, define-se que o centro de reação encontra-se "fechado". A presença de uma proporção de centros de reação fechados conduz a uma redução na eficiência fotoquímica e, assim, um correspondente aumento no rendimento da fluorescência (MAXWELL e JOHNSON, 2000).

Quando uma folha é transferida do escuro para a luz, os centros de reação do FSII estão progressivamente fechados. Isto dá origem (durante o primeiro segundo de

iluminação) a um aumento do rendimento de fluorescência da clorofila α . Nesta sequência, no entanto, o nível de fluorescência começa a cair de novo, ao longo de uma escala de tempo de alguns segundos. Este fenômeno, chamado de 'quenching' (dissipadores) da fluorescência pode ocorrer de duas maneiras: por ativação induzida pela luz de enzimas que estão envolvidas no metabolismo do carbono e na abertura dos estômatos, fato chamado de "quenching fotoquímico" e, pelo aumento da eficiência com que a energia é convertida em calor, isto é, "quenching não-fotoquímico" (MAXWELL e JOHNSON, 2000).

A eficiência do FSII é determinada pela eficácia com que o fóton absorvido pode alcançar o centro de reação e pela proporção destes que estão ativos e capazes de transferir elétrons na cadeia transportadora (GENTY, 1989). Um dos principais parâmetros utilizados na avaliação dos danos ao sistema fotossintético é a razão F_v/F_m (eficiência máxima do FSII) onde a fluorescência variável (F_v) é calculada pela diferença entre a fluorescência inicial (F_0) e a fluorescência máxima (F_m). Normalmente, essa razão decresce em plantas submetidas a algum tipo de estresse (KRAUSE e WEISS, 1991). O F_0 representa a fluorescência quando todos os centros de reação estão "abertos" e refere-se à emissão de fluorescência pelas moléculas de clorofila α do complexo coletor de luz do FSII. Já a fluorescência máxima (F_m) sugere que os centros de reações estão "fechados", indicando a completa redução da quinona A (Q_A) a partir da incidência de um pulso de luz no centro de reação (RC).

A diferença entre F_m e F_0 , que resulta na F_v , representa o fluxo de elétrons do centro de reação do PSII (P680) até a plastoquinona (PQH_2) e o rendimento quântico máximo do FSII, dado pela razão F_v/F_m , simula a eficiência quântica do FSII (KRAUSE e WEISS, 1991; SILVA et al., 2006). As plantas quando se encontram em perfeito estado do seu aparato fotossintético, apresentam uma eficiência quântica do fotossistema com valores entre 0,75-0,85 (BOLHAR-NORDENKAMPF et al., 1989). Reduções no valor da razão F_v/F_m podem estar sendo influenciadas pela diminuição na fluorescência máxima (F_m) e por incrementos na fluorescência mínima (F_0), ambos fenômenos resultantes de danos ao aparelho fotossintético.

A absorção e o uso da energia luminosa pelos vegetais podem ser estimados a partir da fluorescência da clorofila α , pois esta técnica, além de não destrutiva, é altamente sensível e de fácil manuseio, permitindo informações qualitativas e quantitativas sobre a condição fisiológica do aparato fotossintético (FALQUETO et al., 2007). A fluorescência da clorofila α , mesmo correspondendo a uma fração muito pequena da energia dissipada do

aparelho fotossintético, é amplamente aceita como um mecanismo que vai fornecer acesso para a compreensão da sua estrutura e função (STRASSER et al., 2004), isto é, como alterações no cloroplasto e no aparelho fotossintético, principalmente do FSII, podem afetar as propriedades fotossintéticas e, conseqüentemente, o acúmulo de biomassa. Desta forma, a análise da fluorescência da clorofila *a* permite avaliar os efeitos, por exemplo, do estresse salino e luminoso ao aparelho fotossintético, principalmente, nas membranas dos tilacoídes, local onde ocorre a transferência de elétrons.

Outra ferramenta bastante utilizada para examinar as reações do FSII e, assim avaliar os possíveis danos no aparato fotossintético, é a análise dos transientes da fluorescência da clorofila *a*. Este transiente constitui um parâmetro avaliador da capacidade doadora de elétrons do FSII, pois em resposta a alta intensidade de luz actínica, a fluorescência produzida mostra uma curva polifásica elevada, a partir da fluorescência inicial F_0 , até a intensidade máxima de fluorescência F_m , chamada de transiente OJIP (STRASSER et al., 1995). O transiente OJIP é uma ferramenta que analisa a mudança na cinética da fluorescência da clorofila *a* fornecendo, dessa maneira, informações detalhadas do funcionamento do aparato fotossintético (GONÇALVES et al., 2010).

A indução de fluorescência nesse transiente apresenta forma típica sigmoideal sendo evidenciadas três fases principais: O-J, J-I e I-P. A primeira delas, mais rápida, O-J é determinada pelo evento fotoquímico que leva a redução do aceptor primário de elétrons, a Q_A (PIETRINI et al., 2005) e corresponde à etapa fotoquímica do transiente e sua cinética depende fortemente da intensidade de luz. As outras duas, mais lentas, J-I e I-P, correspondem à etapa térmica da fluorescência transiente (TÓTH et al., 2007).

O uso da fluorescência da clorofila *a* permite avaliar o efeito de vários tipos de estresses sobre a fotossíntese, entre eles a salinidade, que reduz a taxa fotossintética e o transporte de elétrons. A relação entre a fluorescência da clorofila *in vivo* e a atividade fotossintética pode ser usada para detectar efeitos na atividade fotossintética potencial de folhas e de estresses sobre plantas (ALLAHVERDIEV et al., 1998).

1.5 - Assimilação e Trocas Gasosas

A partir de aspectos fisiológicos, os efeitos da salinidade sobre a fotossíntese em espécies de mangue têm sido bem estudado, principalmente em relação aos fenômenos de transpiração e condutância estomática, cujas análises evidenciam que as taxas de

fotossíntese são afetadas pela salinidade (BALL e FARQUHAR, 1984a; TAKEMURA et al., 2000).

Ball e Farquhar (1984a) demonstraram que a diminuição da assimilação do carbono pode ser atribuída a redução da abertura estomática. Mudanças nas relações hídricas foliares associadas à acumulação de íons dentro do tecido fotossinteticamente ativo levam a implicações consideráveis na atividade fotossintética (BALL e FARQUHAR, 1984a; Sobrado, 1999).

Para manter a absorção de água, as plantas de mangue não apenas precisam restringir a perda desta por meio de adaptações morfológicas e fisiológicas (espessamento foliar, aumento do tempo de retenção do nitrogênio e eficiência no uso da água), mas também manter os potenciais hídricos suficientemente baixos (LOVELOCK e FELLER, 2003; KRAUSS et al., 2008) no interior das folhas. Estes aspectos fazem com que a eficiência de uso da água, isto é, a razão das taxas de ganho de carbono fotossintético e a perda de água, em algumas das espécies de mangue, seja considerada uma das mais altas de todas as plantas C₃ (BALL, 1986), uma vez que estas normalmente apresentam reduzidas taxas de transpiração e condutância estomática (BALL e FARQUHAR, 1984 a,b; Ball, 1988; LOVELOCK e BALL, 2002; SOBRADO, 2005).

As espécies menos tolerantes ao sal, como *Rhizophora mangle*, podem alcançar maiores taxas de ganho de carbono fotossintético e de crescimento em condições favoráveis (por exemplo, de manhã e na estação chuvosa). Enquanto que as espécies mais tolerantes ao sal, como *L. racemosa*, apresentam baixas, mas sustentadas taxas de fotossíntese e de crescimento sobre uma ampla condição de salinidade (LOVELOCK et al., 2006). Krauss e Allen (2003), estudando a influência da salinidade e da luminosidade sobre a fotossíntese e o crescimento de plântulas de *R. mangle* e de *Bruguiera sexangula* (Lour.) Poir, observaram que *R. mangle* apresentou melhor crescimento e maior assimilação de carbono em uma ampla gama de salinidade e luminosidade.

Sob alta salinidade, a capacidade fotossintética foliar é limitada pela habilidade de transporte de elétrons pelas proteínas do tilacóide e pela atividade da enzima Ribulose-1,5-Bisfosfato Carboxilase/Oxigenase, a Rubisco (SEARSON et al., 2004). O sal leva ao aumento da suculência foliar em *L. racemosa* e isto pode reduzir a resistência à absorção de CO₂ ampliando a taxa fotossintética, a partir do incremento da superfície foliar interna para as trocas gasosas (PARIDA e JHA, 2010). Sobrado (2005), estudando o efeito da salinidade nesta

espécie, observou que a salinidade influenciava negativamente a condutância estomática em condições de altas e moderadas irradiâncias, fato não observado em baixa irradiância.

1.6 - Pigmentos Cloroplastídeos

Os pigmentos envolvidos no processo de fotossíntese são as clorofilas *a* e *b* e os carotenoides. A clorofila *a* é o pigmento fotossintético primário, já a clorofila *b* e os carotenoides constituem os chamados pigmentos acessórios. A determinação da concentração dos pigmentos fotossintéticos representa uma importante ferramenta de validação em estudos ecofisiológicos (LAMBERS et al., 1998).

Todas as clorofilas possuem uma estrutura em anel, quimicamente relacionado ao grupo das porfirinas, contendo um Mg^{+2} no centro. As clorofilas *a* e *b* encontram-se numa proporção de 3:1, respectivamente, e diferem nos radicais substitutos de carbono C-3 (STREIT et al., 2005). Na clorofila *a*, o anel de porfirina contém um grupo metil (CH_3) e a clorofila *b* contém um grupo aldeído (CHO).

As clorofilas exercem um controle sobre a quantidade de radiação solar absorvida pelas plantas e, por esta razão, estão estreitamente relacionadas às taxas fotossintéticas e à produtividade primária (BLACKBURN, 2007). As clorofilas são pigmentos responsáveis pela conversão da radiação luminosa em energia, sob a forma de ATP e NADPH, estando vinculadas com a eficiência fotossintética das plantas, refletindo assim no seu crescimento e na sua adaptabilidade aos diferentes ambientes (TAIZ e ZEIGER, 2009). Em condições salinas, a síntese de clorofila nas folhas é afetada (NANDY et al., 2007).

Kathiresan e Kannan (1985) postularam a razão clorofila *a* / *b* como um índice para determinar a eficiência fotossintética em manguezais. Segundo Nandy et al. (2007), estes pigmentos controlam a transferência de energia e produção de energia através da assimilação fotossintética do carbono, assim, controla a eficiência fotossintética.

Os pigmentos carotenoides atuam como pigmento antena, melhorando a recepção de energia luminosa para os centros de reação e protegendo a clorofila, auxiliando no desempenho fotossintético e atuando como fotoprotetores (Gonçalves et al, 2001). A degradação do β -caroteno dá início ao ciclo da xantofila, resultando em um mecanismo de dissipação da energia em excesso, tratando-se de um mecanismo de proteção ao ambiente extremo.

A exposição prolongada de plantas ou organelas a condições de estresse como excesso de luz, estresse salino e altas temperaturas pode resultar na foto-destruição dos pigmentos fotossintetizantes, fenômeno normalmente denominado de foto oxidação, cuja consequência é a diminuição dos teores desses pigmentos, podendo levar à morte da célula ou do organismo (ARAÚJO e DEMINICIS, 2009). As clorofilas tendem a ser foto oxidadas sob alta irradiação e a presença dos carotenoides pode prevenir a foto-oxidação das clorofilas, desta forma, a relação entre as clorofilas e carotenoides pode ser usada como um indicador potencial de perdas foto oxidativas causadas por fortes irradiações (HENDRY e PRICE, 1993). Em manguezais, a fotoinibição ocorre sob alta irradiância nas copas das árvores (Kitao et al., 2003)

2 – JUSTIFICATIVA E HIPÓTESE

Devido à grande importância do ecossistema manguezal, o estudo proposto fornecerá informações ecofisiológicas que servirão de subsídio para estudos posteriores. Podendo também, ser empregado em atividades de manejo, devido à expansão urbana em torno do manguezal estudado. Além disso, há poucos estudos sobre as respostas ecofisiológicas desses gêneros em condições de campo, contribuindo assim, para melhor entendimento dos mecanismos de tolerância ao sal dessas espécies, frente às mudanças ambientais. Logo, o uso de parâmetros de fluorescência juntamente com o estudo de fotossíntese podem levar a possíveis relações entre a absorção e aproveitamento de energia luminosa pelo fotossistema II e a capacidade fotossintética de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*, com relação ao estresse salino.

Assim, o trabalho buscou responder à seguinte questão: Há relação entre o desenvolvimento estrutural e desempenho fotossintético para as espécies *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*, em relação à salinidade? Para responder a esta pergunta a seguinte hipótese foi testada: A salinidade interfere no desempenho fotossintético, sendo que a espécie mais tolerante, apresentará melhor desempenho fotossintético e será a espécie dominante no bosque adulto de franja.

3 – OBJETIVOS

3.1 - Objetivo Geral

Avaliar o desempenho fotossintético e definir a estrutura dos bosques de franja de maior salinidade comparando indivíduos de *Rhizophora mangle* e de *Laguncularia racemosa*.

3.2 - Objetivos Específicos

- Caracterizar a estrutura do bosque de franja na área de menor e maior salinidade;
- Analisar a fluorescência da clorofila *a* e determinar trocas gasosas de *R. mangle* e *L. racemosa* nos bosques de franja;
- Analisar a curva de fluorescência da clorofila *a* com relação aos dados obtidos com a salinidade e espécies.
- Analisar às concentrações de pigmentos fotossintéticos com a salinidade.
- Analisar o grau de desenvolvimento estrutural das florestas de mangue em relação à salinidade, fluorescência e trocas gasosas;

4 - MATERIAL E MÉTODOS

4.1- Área de Estudo

O estudo foi realizado em Conceição da Barra (18°35' S; 39°44' W), Norte do Espírito Santo, em dois manguezais de franja no estuário do Rio São Mateus, com salinidades distintas. O rio São Mateus é banhado pelos Rios Itaúnas e São Mateus, foco do estudo. A primeira área (A2) com maior salinidade, situada próxima à foz do rio Rio São Mateus, localiza-se na região denominada Pontal do Sul e a segunda (A1), situada rio acima, na comunidade denominada Barreiras, apresenta menor salinidade (Figura 1). Ambos os locais são comunidades tradicionais isoladas da sede do município de Conceição da Barra.

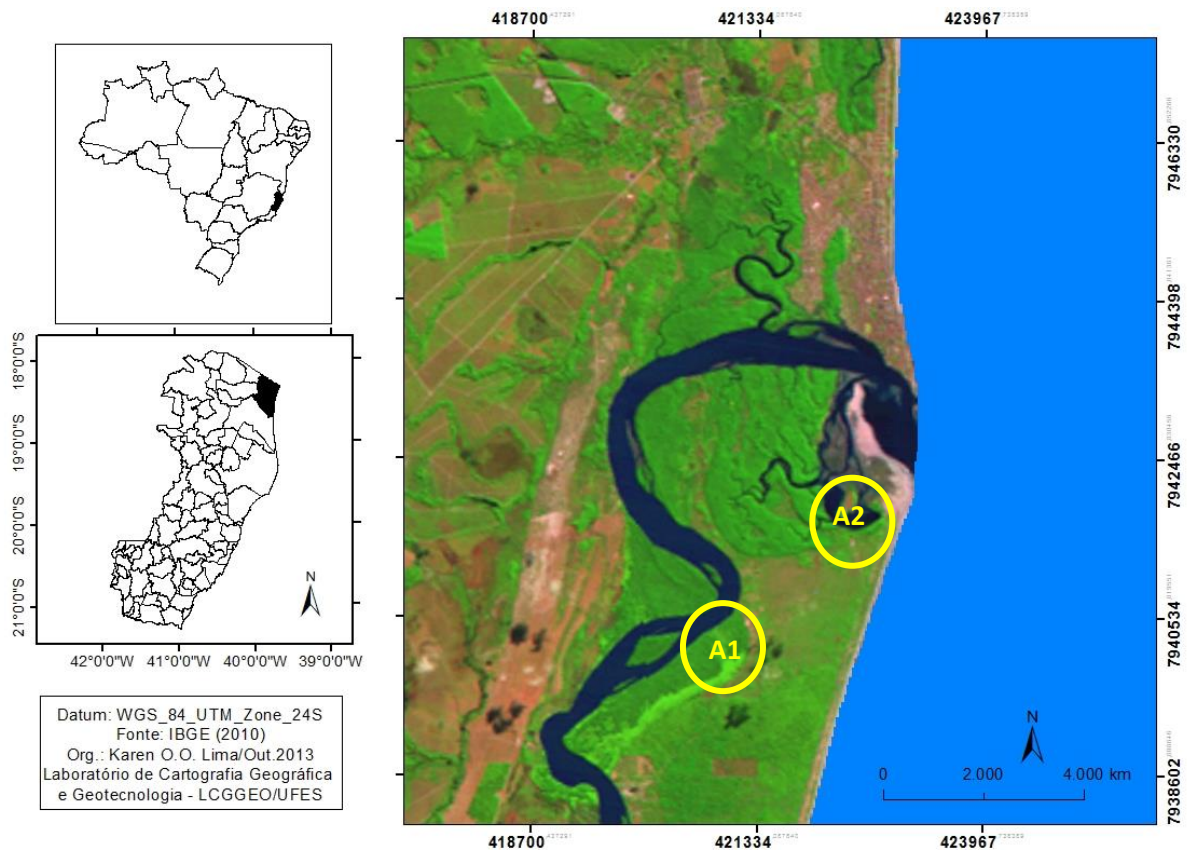


Figura 1: Localização geográfica do município de Conceição da Barra. Manguezal situado no estuário do rio São Mateus, A1 - área de menor salinidade, e A2 – área de maior salinidade, representam os locais onde foram realizados os estudos com as espécies *Rhizophora mangle* L. e *Laguncularia racemosa* (L.) Gaerth.

4.2- Caracterização Estrutural

O método empregado para as medidas estruturais das duas áreas de franja baseou-se em Schaeffer-Novelli e Cintron (1986). O tamanho de cada parcela foi definido de modo a garantir a representatividade dos pontos amostrais. Na área de menor salinidade o tamanho da parcela foi 100 m². No sítio de maior salinidade devido um pequeno caminho com cerca de 2 metros entre uma borda e outra do mangue, foi feita uma amostragem em cada lado, e os dados coletados foram unidos em uma só estrutura, já que a caracterização é referente aos locais das medidas de fluorescência e fotossíntese. Desta forma, a área total da parcela no sítio de maior salinidade foi de 840 m². A união não afetou no resultado final, visto que os dois lados apresentavam características estruturais bem parecidas.

Para a caracterização estrutural foram obtidos, em campo, os seguintes atributos estruturais: diâmetro do tronco à altura do peito (DAP), altura e número de troncos por indivíduos; sendo descrita a condição da árvore viva ou morta e verificada sua espécie.

Diâmetro à altura do peito (DAP): por convenção, o diâmetro é medido a 1,3 m do solo (altura do peito do observador), o valor foi obtido por meio de fita graduada em unidades de π (3,1416 cm) da marca Forestry Suppliers (Inc. 800-647-5368. Jackson, MS). Todas as árvores (vivas ou mortas) maiores que um (1) metro de altura foram medidas e divididas nas seguintes classes de tamanho: < 2,5cm, \geq 2,5cm e \geq 10,0cm.

Altura: a altura média foi calculada utilizando os dados de todas as árvores vivas encontradas em cada parcela, servindo como um dos parâmetros para o desenvolvimento das faixas dentro do bosque. Para obter a altura, utilizou-se um telêmetro óptico modelo (Ranging, Opti-Meter, USA).

Salinidade: a caracterização da salinidade da água do solo foi determinada em cada área a partir de três réplicas. Para amostragem da água intersticial foram feitos três buracos no sedimento, aproximadamente 30 cm de profundidade e inserido canos de cloreto de polivinila (PVC). Os canos apresentaram 50 cm de comprimento e 5 cm de diâmetro, sendo que em 20 cm de sua base foram feitos pequenos furos em sua volta, e colado com tampa de PVC. A parte de cima que ficou exposta foi apenas fechado por uma tampa de PVC. As amostras de água retidas no cano foram retiradas com o auxílio de uma pipeta e para a leitura da salinidade utilizamos refratômetro óptico com graduação máxima de 100 e precisão de uma unidade. A cada nova leitura, o aparelho e o material de amostragem foram lavados com água mineral. Desta forma, obteve-se os valores mínimos e máximos de

salinidade para cada ponto, mensurados a cada amostragem, seja na coleta dos dados de estrutura ou nas análises de desempenho fotossintético. De posse dos dados levantados em campo, foram realizados cálculos de parâmetros utilizados na descrição estrutural das florestas. Dessa forma, foram calculados: a altura média, o DAP médio, área basal (contribuição de madeira), densidade de indivíduos, além das dominâncias em área basal por espécie e por classes de DAP.

4.3- Material Vegetal

As medições de fluorescência da clorofila a , de trocas gasosas e as concentrações dos pigmentos fotossintéticos foram obtidas a partir de cinco folhas jovens completamente expandidas e sem indícios de herbivoria. As folhas do segundo par de folhas, a contar do ápice para a base do ramo foram escolhidas de forma de aleatória. Estas réplicas foram obtidas de seis indivíduos jovens de *R. mangle* e *L. racemosa*, também escolhidos aleatoriamente, totalizando 12 plantas, isto é, 30 leituras por espécie.

4.4- Fluorescência da Clorofila a

As medidas da fluorescência da clorofila a foram feitas em dias de céu claro, no período compreendido entre 08:00 e 10:00 horas. As coletas dos dados ocorreram nos meses de abril e setembro na área A1 (2013) e nos meses de fevereiro e setembro para o local A2 (2013), totalizando assim, duas coletas por área e espécie. Posteriormente, esses resultados foram unidos, já que não apresentaram diferenças significativas, produzindo valores médios por área e por espécie.

Utilizou-se um fluorímetro portátil Handy-PEA (Hanstech Instruments Ltd., King's Lynn, Norfolk, UK), conforme descrito por Strasser e Strasser (1995). Previamente às medidas de fluorescência, as folhas foram adaptadas ao escuro por 30 minutos, utilizando-se cliques foliares apropriados (Hansatech Instruments Ltd.) produzindo com isto a oxidação completa da cadeia de transporte de elétrons. Após este período de obscuridade, a amostra foi submetida a um pulso de luz saturante de $3.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 1 s e o transiente da fluorescência OJIP (10 μs a 1s) foi registrado pelo equipamento. Em seguida a indução da fluorescência, o aparelho forneceu os parâmetros de fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_m), fluorescência variável (F_v) e o rendimento quântico máximo do fotossistema II (FSII) por meio da relação F_v/F_m (STRASSER et al., 2004). Em laboratório, a fluorescência

relativa entre os passos O-K e O-J foram normalizados e apresentados como uma diferença cinética, utilizando-se como controle a curva apresentada pelas espécies na área de menor salinidade.

Para análise do transiente OJIP, vários parâmetros bioenergéticos foram derivados, de acordo com as equações do teste JIP usando o programa Biolizer HP3, fornecendo informações dos fluxos de energia através do FS II (STRASSER e STRASSER, 1995; STRASSER et al., 2004). Os fluxos específicos de energia por centros de reação ativos utilizados para análise foram o fluxo de absorção por centro de reação (ABS/RC), fluxo de energia capturada por centro de reação (TR_0/RC), fluxo de elétrons transportados por centro de reação (ET_0/RC) e dissipação de calor (DI_0/RC). Também foi obtido o parâmetro do fluxo fenomenológico, que consiste na análise da absorção por seção transversal (RC/CS). Além dos índices de desempenho, o índice de desempenho para conservação de energia para redução dos aceptores de elétrons do intersistema (PI_{ABS}) e índice de desempenho para conservação de energia para redução dos aceptores finais do FSI (PI_{TOTAL}).

4.5- Trocas gasosas

As medições de trocas gasosas foram feitas em um único dia, na área A2 no período entre 08:30 e 10:00 horas e na área A1, entre 10:30 - 12:30 horas.

Foi utilizado um medidor portátil de fotossíntese (IRGA) modelo LCi (ADC, Bio Scientific Ltd. Hoddesdon, England). As medições foram feitas em folhas de *R. mangle* e *L. racemosa* (conforme descrito em material vegetal). Os seguintes parâmetros foram analisados: temperatura foliar (T), concentração interna de CO_2 (C_i), transpiração (E), condutância estomática (gs), assimilação de CO_2 (A). A estimativa da eficiência do uso da água ($WUE \mu mol CO_2 / mmol H_2O$) foi determinada como: eficiência intrínseca no uso da água – $WUE_{int} (A/gs)$ e eficiência instantânea no uso da água – $WUE_{ins} (A/E)$.

4.6- Pigmentos Cloroplastídeos

As mesmas folhas utilizadas para as medidas da fluorescência da clorofila *a* foram coletadas, acondicionadas em bolsa térmica e imediatamente levadas para laboratório. Em laboratório, estas folhas foram usadas na extração e quantificação do conteúdo de clorofilas *a* e *b* e de pigmentos carotenoides.

Para a extração dos pigmentos cloroplastídeos, utilizou-se como extrator o dimetilsulfóxido (DMSO), conforme descrito por Hiscox e Israelstam (1979), com algumas modificações. Foram retiradas de cada folha cinco discos foliares (5 mm de diâmetro), os quais tiveram sua massa fresca aferida (valores médios de 0,045 g de massa fresca). Os discos foliares foram colocados em tubos de ensaios com 5 ml de DMSO, vedados com plástico filme pvc e envolvidos com papel alumínio. Em seguida, os tubos foram levados para o banho-maria, onde permaneceram por 24 horas em temperatura de 75° C.

Para a extração dos pigmentos em DMSO é necessário somente a imersão do material foliar em um conhecido volume do solvente, eliminando-se as etapas de maceração e centrifugação (BARNES et al., 1992). Mas, para isso são necessários alguns ajustes em relação a quantidade de material vegetal e no tempo de incubação, que varia de acordo com a espécie.

Após 24 horas, efetuou-se a leitura da absorbância de cada amostra nos comprimentos de 480 nm, 645 nm e 660 nm, (ARNON, 1949), utilizando o espectrofotômetro (Bel® Spectrophotometer Protonics SP 1105). Logo após a leitura, os discos foliares foram secos em estufa, por 72 horas em temperatura de 65° C, para obtenção da massa seca.

As equações para o cálculo das clorofilas *a*, *b* e totais foram baseadas em metodologia descrita por Arnon (1949) e para os carotenoides descrita por Lichtenthaler (1987), conforme segue:

$$\text{Clorofila } a = ((12,7 \times A_{660} - 2,69 \times A_{645}) / (1000 \times MS)) \times V$$

$$\text{Clorofila } b = ((22,9 \times A_{645} - 4,68 \times A_{660}) / (1000 \times MS)) \times V$$

$$\text{Clorofila total} = ((20,2 \times A_{660} - 2,69 \times A_{645}) / (1000 \times MS)) \times V$$

$$\text{Carotenoides} = ((1000 \times A_{480}) - (1,82 \times \text{Clor } a) - (85,02 \times \text{Clor } b)) / (198) \times V$$

Onde: A480 = absorbância em 480 nm; A645 = absorbância em 645 nm; A660 = absorbância em 660 nm; V = volume da amostra (mL); MS = massa seca da amostra (g).

A concentração de clorofila *a*, *b* e totais e dos pigmentos carotenoides foram expressos em mg.g⁻¹ de massa seca (MS).

4.7- Análise Estatística

O delineamento experimental foi feito com duas repetições, em esquema fatorial 2x2, com duas espécies de mangue (*R. mangle* e *L. racemosa*) e duas áreas com salinidades diferentes (Barreiras e Pontal do Sul). Os resultados foram analisados por análise de variância (ANOVA) seguida pelo teste de Tukey (P = 0,05), utilizando o software SAEG.

5 – RESULTADOS

5.1- Caracterização Estrutural da Vegetação

As características estruturais e composição da vegetação variaram entre os locais de estudo (Tabela 1). A densidade de troncos vivos por hectare foi muito menor na área de maior salinidade (A2). O tamanho da parcela em A1 foi de 100 m², com 3900 indivíduos representados por três espécies e em A2 a área total da parcela foi de 840 m², composto por 972 indivíduos de três espécies, os valores dos indivíduos são representados em hectare.

A partir da análise individual das espécies foco de estudo, na área de maior salinidade (A2) (intervalo de salinidade 20-30) nota-se maiores valores médios de DAP e altura em *R. mangle*, onde também indivíduos apresentaram valores de até 20 metros de altura e 38 cm de DAP, valores bem superiores ao encontrado em *L. racemosa* que registrou apenas uma árvore com 15 metros de altura e 22 cm de DAP, sendo a maioria árvores jovens. No local de menor salinidade (A1) (intervalo de salinidade 5-10) tanto *L. racemosa* quando *R. mangle* mostraram valores médios de DAP e altura bem inferiores aos observado na área de maior salinidade. Nessa área (A1), o maior indivíduo de *R. mangle* possuía 6,5 metros de altura e 6,1 cm de DAP, mas houve uma concentração em torno dos valores médios de 3,0 cm e 3,24 metros de DAP e altura, respectivamente. Já em *L. racemosa* a maior altura registrada foi de 7,5 metros e o maior DAP 20 cm, sendo a maioria dos indivíduos representados por indivíduos entre os valores médios de DAP e altura, respectivamente, 3,69 cm e 4,15 m.

Tabela 1: Parâmetros estruturais da vegetação de Barreiras (A1) e Pontal do Sul (A2). Variação da salinidade, densidade de troncos por hectare, DAP médio e altura de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*, em bosques de franja. Valores são médias e \pm desvio padrão.

Área	Salinidade (Mínima - máxima)	Densidade (tr. vivos.ha ⁻¹)	DAP médio (cm)			Altura média (m)		
			Bosque	<i>R. mangle</i>	<i>L. racemosa</i>	Bosque	<i>R. mangle</i>	<i>L. racemosa</i>
A1	5-10	4700	7,17	3,00	3,69	4,12 \pm 1,86	3,24 \pm 1,31	4,15 \pm 1,33
A2	20-30	1226	13,74	18,03	4,20	10,3 \pm 6,53	16,15 \pm 3,74	4,77 \pm 2,84

A tabela 2 apresenta a densidade relativa de troncos das espécies e a contribuição de madeira (área basal) em cada local de estudo por espécie e por classe de DAP. Nota-se a presença de duas espécies do gênero *Avicennia*, *A. germinans* no local de menor salinidade (A1) e *A. schaueriana* na maior salinidade (A2). A espécie que mais contribuiu em área basal viva em A1 foi *Laguncularia racemosa*, seguida de *A. germinans* e *Rhizophora mangle*. Sendo que a densidade relativa de troncos em *L. racemosa* ocorreu entre os indivíduos de até 10 cm de DAP. No local de maior salinidade a maior contribuição de área basal foi de *R. mangle*, seguida por *L. racemosa* e *A. schaueriana*. A espécie *R. mangle* apresentou maior densidade de troncos por área entre os indivíduos com DAP superior a 10 cm, em A2.

Em menor salinidade (A1) *Laguncularia racemosa* mostra-se dominante em relação a *Rhizophora mangle*, 58,61 e 6,62%, respectivamente, já na maior salinidade (A2) ocorreu o contrário, *R. mangle* apresentou dominância bem acentuada em relação a *L. racemosa*, 91,20 e 8,70%, respectivamente. Apenas na área de maior salinidade é observado uma pequena contribuição em área basal morta, atribuído a *L. racemosa* (0,06%).

Tabela 2: Contribuição em área basal (viva e morta) por espécies e área basal viva por metros quadrados de hectare, em classes de DAP.

Área	Espécie	Densidade relativa (%) de troncos vivos – por DAP			Contribuição em área basal (%)		Área basal viva (m ² .ha ⁻¹) Em classes de DAP			Total m ² .ha ⁻¹
		< 2.5 cm	> 2.5 cm	> 10.0 cm	Viva	Morta	< 2.5 cm	> 2.5 cm	> 10.0 cm	
A1	<i>A. germinans</i>	2,13	4,26	2,13	34,77	0,00	0,51	3,69	14,76	18,96
	<i>L. racemosa</i>	23,40	34,04	4,26	58,61	0,00				
	<i>R. mangle</i>	17,02	12,77	0,0	6,62	0,00				
A2	<i>A. schaueriana</i>	1,70	0,0	0	0,03	0,00	0,054	1,18	16,93	18,17
	<i>L. racemosa</i>	19,00	26,20	2,5	8,70	0,06				
	<i>R. mangle</i>	1,20	5,83	42,90	91,20	0,00				

Quando a análise de área basal viva de todas as espécies presentes (tabela 2) é feita por DAP nota-se que o bosque está sendo representado por árvores com DAP acima de 10 cm, em ambos locais de estudo.

5.2- Transientes da Fluorescência da Clorofila *a*

Os dados apresentados em escala logarítmica, entre F_0 (50 μ s) e F_m (1 s), são referentes à intensidade de fluorescência da clorofila *a* em folhas de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa* em duas áreas com salinidades diferentes – espécimes Rh1 e Lg1 em área de menor salinidade (5 – 10) e espécimes Rh2 e Lg2 em área de maior salinidade (20 – 30) (Figura 2A). Ambas as espécies registraram aumento nos sinais de fluorescência de um nível basal (F_0) até um nível máximo (F_m). Assim, as maiores intensidades de fluorescência foram observadas nas plantas crescendo na área de menor salinidade (3412 e 3243 u.r em Lg1 e Rh1, respectivamente). Logo, as menores intensidades de fluorescência ocorreram nas plantas crescendo em maior salinidade (3203 e 2983 em Lg2 e Rh2, respectivamente). Estas reduções na intensidade de fluorescência entre as espécies e tratamentos (menor e maior salinidade) foram de 5,97% em Lg2 e 7,42% em Rh2 em menor salinidade. A área acima da curva de indução da fluorescência entre O e P diminuiu com a salinidade nas duas espécies, sendo este declínio mais acentuado em *R. mangle*. Comparada a *L. racemosa*, *R. mangle* apresentou as menores área acima da curva de fluorescência tanto em menores quanto maiores condições de salinidade.

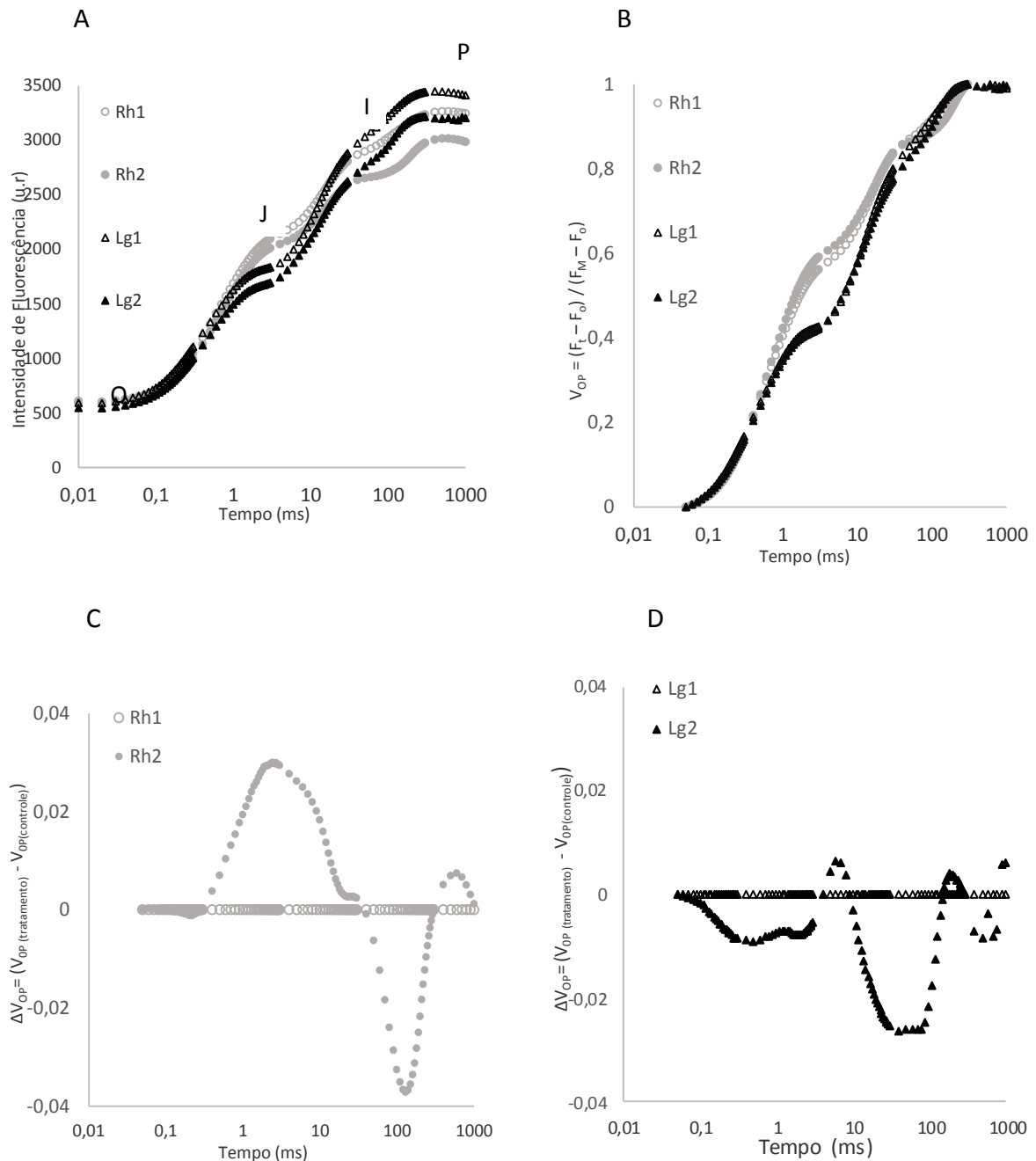


Figura 2: Fluorescência transiente da clorofila *a* de O a P entre os pontos F_0 e F_P de folhas de *Rhizophora mangle* (Rh) e *Laguncularia racemosa* (Lg) adaptadas ao escuro em duas áreas com salinidade diferentes (Rh1 e Lg1 - menor salinidade; Rh2 e Lg2 - maior salinidade). (A) Intensidade da fluorescência. (B) Fluorescência variável relativa [$V_{OP} = (F_t - F_0) / (F_M - F_0)$]. (C) Diferença cinética de VOP [$\Delta V_{OP} = (V_{OP}(\text{tratamento}) - V_{OP}(\text{controle}))$] em *R. mangle*. (D) Diferença cinética de VOP [$\Delta V_{OP} = (V_{OP}(\text{tratamento}) - V_{OP}(\text{controle}))$] em *L. racemosa*.

Analisando a fluorescência variável relativa (Figura 2B) entre os pontos O (50 μ s) e P (300 ms) $V_{OP} = (F_t - F_0) / (F_M - F_0)$ (Figura 2B), observa-se diferenças entre as espécies bem como entre os tratamentos (menor e maior salinidade) nos pontos J e I. Nestes pontos foi possível observar uma inclinação, mais acentuada em J, em espécimes de *Rhizophora*

mangle nas áreas de menor e maior salinidade, quando comparada àquelas de *Laguncularia racemosa* crescendo nos mesmos locais. Para evidenciar as diferenças entre cada ponto da curva V_{OP} , foram calculadas as curvas das diferenças cinéticas do transiente da fluorescência relativa ao controle, $\Delta V_{OP} = (V_{OP(\text{tratamento})} - V_{OP(\text{controle})})$. Deste modo, as curvas apresentaram aparência de banda positiva entre as fases O-J e J-I em *R. mangle* (Figura 2C). Em *L. racemosa* as curvas registraram aparência de banda negativa na fase O-J e, na fase J-I, houve ligeiro aumento seguido de declínio bem acentuado, evidenciando uma aparência de banda negativa no ponto I da curva.

A fluorescência relativa entre os pontos O (50 μ s) e K (0,3 ms) ($V_{OK} = [F_t - F_0]/[F_K - F_0]$) (dados não apresentados) foram normalizados e apresentados como uma diferença cinética em relação ao controle (menor salinidade) $\Delta V_{OK} = (V_{OK(\text{tratamento})} - V_{OK(\text{controle})})$, evidenciando a banda L (Figuras 3A e 3B para *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*, respectivamente). Em ambas as espécies observou-se uma aparência negativa para a banda L, sendo essa amplitude levemente maior em *R. mangle* (-0,0088), seguido de *L. racemosa* com uma amplitude de (-0,0068).

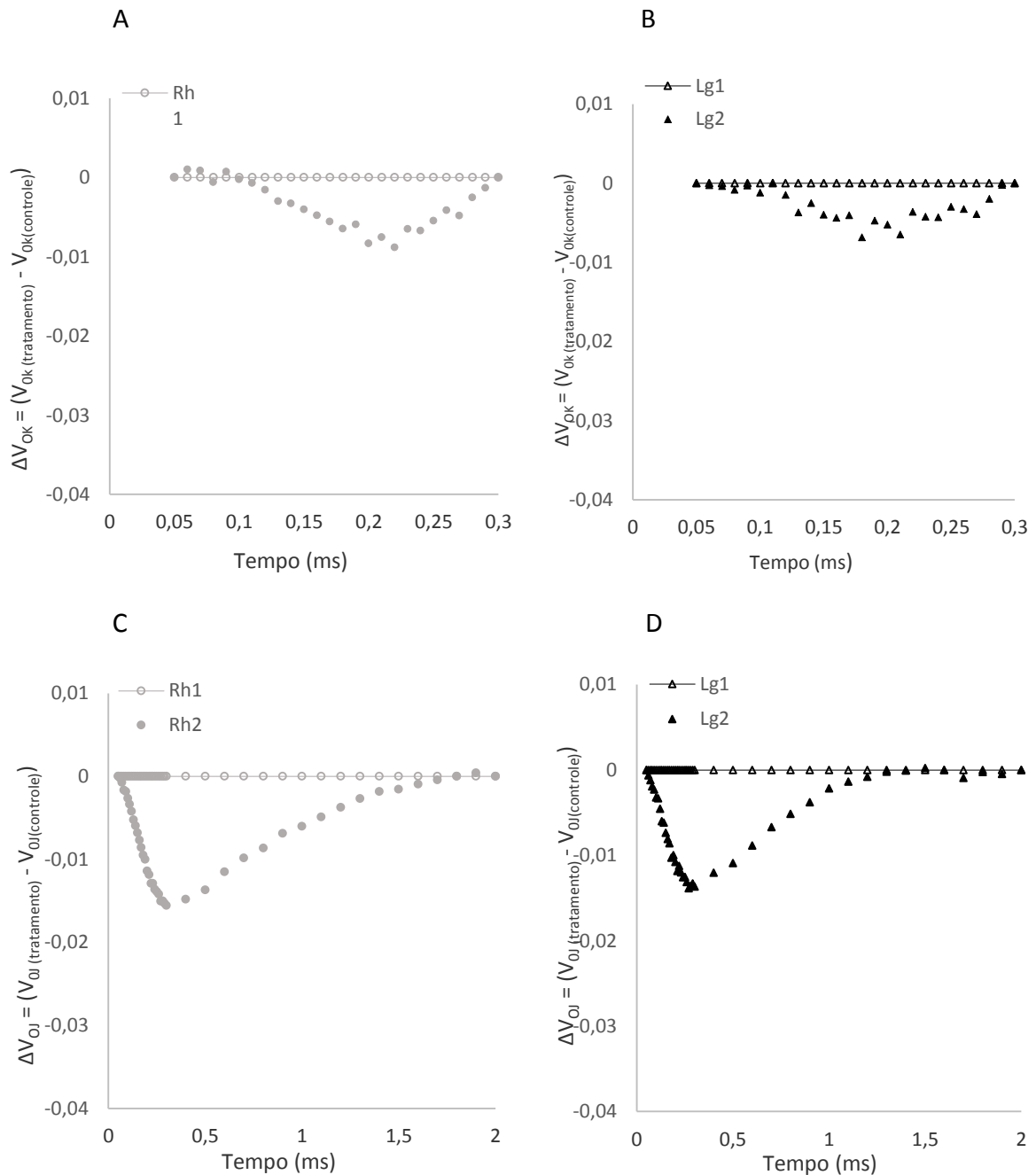


Figura 3: Fluorescência relativa entre os pontos O (50 μs) e K (300 μs) apresentados como uma diferença cinética $\Delta V_{OK} = (V_{OK(\text{tratamento})} - V_{OK(\text{controle})})$, banda L. (A) Diferença cinética para a espécie *Rhizophora mangle* e (B) Diferença cinética em *Laguncularia racemosa*. Fluorescência relativa entre os pontos O (50 μs) e J (2 ms) apresentados como uma diferença cinética $\Delta V_{OJ} = (V_{OJ(\text{tratamento})} - V_{OJ(\text{controle})})$, banda K. (C) Diferença cinética em *R. mangle* e (D) Diferença cinética em *L. racemosa*.

A fluorescência relativa entre os pontos O (50 μs) e J (2 ms) ($V_{OP} = [F_t - F_0]/[F_J - F_0]$) (dados não apresentados) também foram normalizados e apresentados como a diferença cinética em relação ao controle $\Delta V_{OJ} = (V_{OJ(\text{tratamento})} - V_{OJ(\text{controle})})$, evidenciando a aparência da banda K (Figuras 3C para *Rhizophora mangle* e Figura 3D para *Laguncularia racemosa*,

respectivamente). Analogamente aos resultados observados para a banda L, desvios negativos para a banda K foram registrados para as duas espécies avaliadas, sendo este desvio ligeiramente maior em *R. mangle* (-0,0155), seguido de *L. racemosa* (-0,0135).

A fluorescência da clorofila entre os pontos O (50 μ s) e I (30 ms) ($V_{OI} = [F_t - F_0]/[F_1 - F_0]$) (dados não apresentados) também foram normalizados e apresentados como a diferença cinética em relação ao controle $\Delta V_{OI} = (V_{OI}(\text{tratamento}) - V_{OI}(\text{controle}))$ (Figura 4). Nos primeiros milésimos de segundo (0,01 – 0,03 ms) observou-se um desvio negativo em ambas as espécies, correspondendo às bandas L descritas anteriormente (Figuras 3A e 3B), seguido por um desvio positivo. Em *R. mangle* o desvio positivo mostrou-se levemente mais acentuado (0,0336) que em *L. racemosa* (0,0284) (Figura 4).

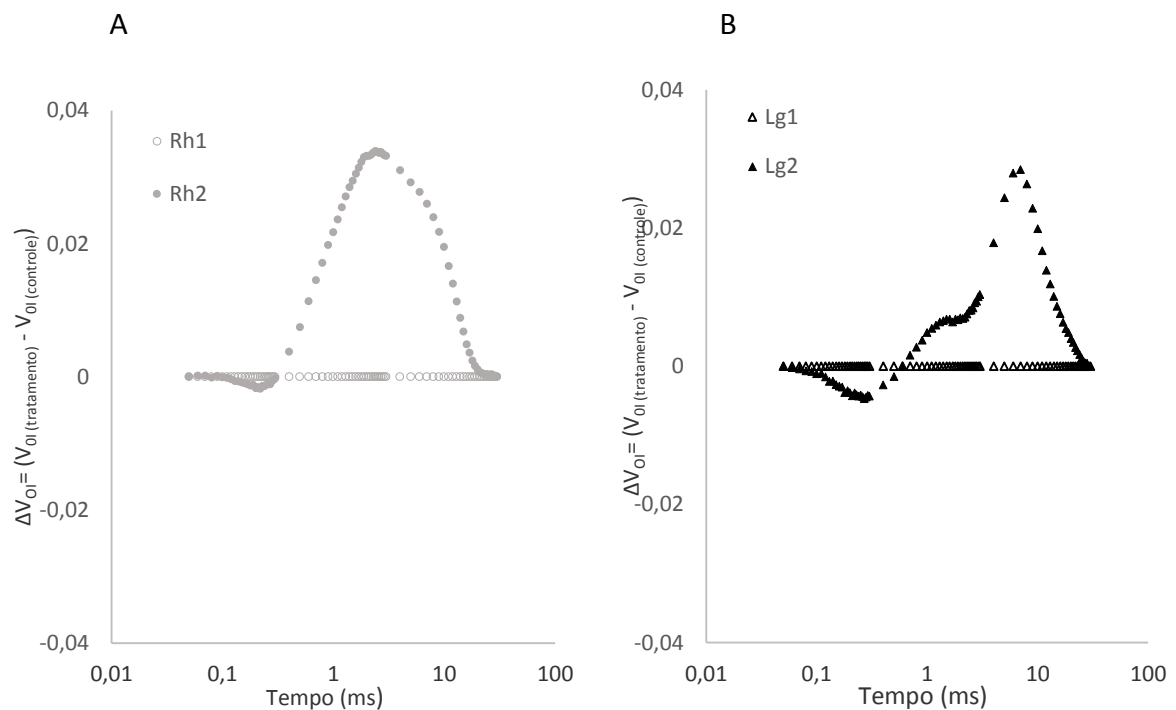


Figura 4: Fluorescência transiente da clorofila *a* de O a I, de folhas de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*. (A) Diferença cinética de $\Delta V_{OI} = (V_{OI}(\text{tratamento}) - V_{OI}(\text{controle}))$ em *R. mangle*. (B) Diferença cinética de $\Delta V_{OI} = (V_{OI}(\text{tratamento}) - V_{OI}(\text{controle}))$ em *L. racemosa*.

Para avaliar a fase I-P (30 ms e 300 ms), os dados da fluorescência da clorofila *a* foram normalizados entre 30 ms a 300 ms como $V_{IP} = [F_t - F_i]/[F_M - F_i]$ (dados não apresentados) e exibidos como uma diferença cinética $\Delta V_{IP} = (V_{IP}(\text{tratamento}) - V_{IP}(\text{controle}))$. Nesta fase, *R. mangle* mostrar-se com uma curva negativa mais acentuada (-0,2339) (Figura 5A) do

que em *L. racemosa*. Em *L. racemosa* observa-se um declínio menor (-0,0585) no início da curva, e a partir dos 140 ms ela eleva-se até um pico de 0,0269, logo em seguida, a curva volta a declinar até se igualar à reta controle, no ponto P (Figura 5B).

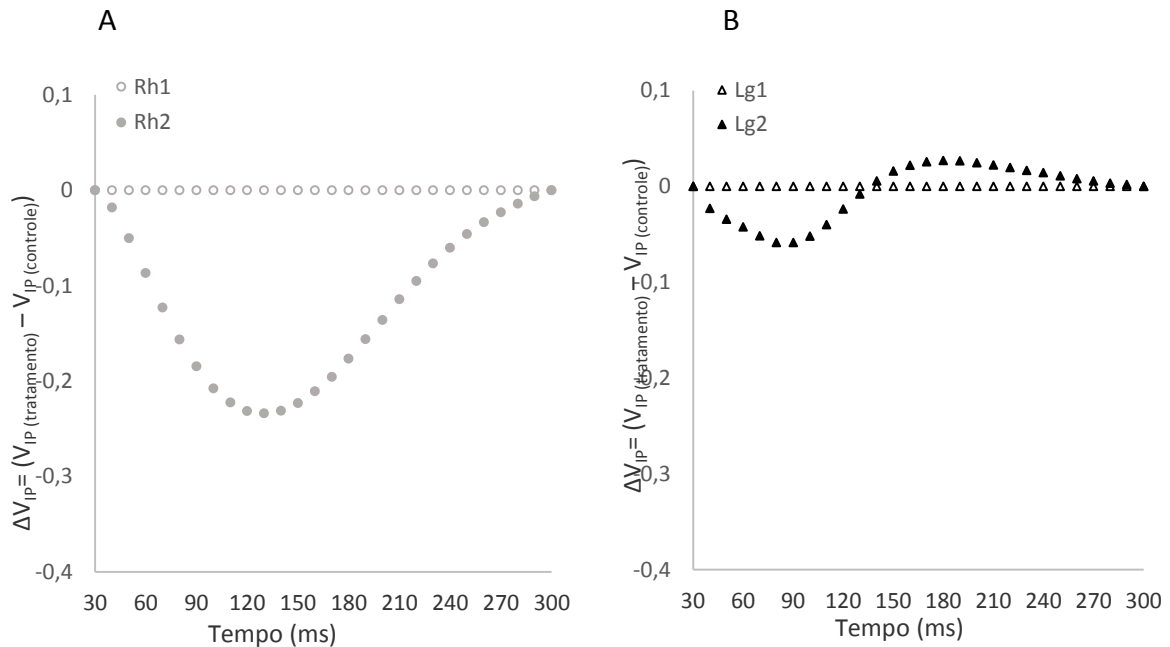


Figura 5: Fluorescência transiente da clorofila *a* de I a P, de folhas de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*. (A) Diferença cinética de $\Delta V_{IP} = (V_{IP(\text{tratamento})} - V_{IP(\text{controle})})$ em *R. mangle*. (B) Diferença cinética de $\Delta V_{IP} = (V_{IP(\text{tratamento})} - V_{IP(\text{controle})})$ em *L. racemosa*.

Os valores referentes à intensidade de fluorescência inicial (F_0), intensidade máxima de fluorescência (F_m), razão F_0/F_m , eficiência máxima do FSII (F_v/F_m) e a área complementar total entre a curva de indução de fluorescência (Área) são apresentados na tabela 3. Verificou-se redução significativa em F_m e F_v/F_m e aumento em F_0/F_m e na área complementar entre a curva de indução de fluorescência em *R. mangle* na área de maior salinidade. Nenhuma diferença significativa foi observada em F_0 para a espécie. Para *L. racemosa*, a maior salinidade resultou em reduzidos valores de F_0 e F_0/F_m e aumentos significativos para o parâmetro Área e F_v/F_m . Diferentemente de *R. mangle*, F_m não diferiu entre as salinidades para *L. racemosa*.

A comparação entre as espécies, mostra que ambas evidenciaram respostas fotoquímicas distintas na área mais salina. Enquanto a condição de elevada salinidade resultou em reduções significativas em F_0 e F_0/F_m em *L. racemosa*, para *R. mangle* foram observados menores valores de F_m , F_v/F_m e na área complementar entre a curva de indução

de fluorescência (Área). Resultados semelhantes foram obtidos quando o desempenho fotoquímico foi comparado entre as espécies na área de menor salinidade, exceto para o parâmetro Área, o qual não diferiu entre as espécies (Tabela 3).

Tabela 3: Intensidade de fluorescência inicial (F_0), intensidade máxima de fluorescência (F_m), razão F_0/F_m , eficiência fotoquímica máxima do FSII (F_v/F_m) e área complementar entre a curva de indução de fluorescência (Área) obtidos em *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*, em duas áreas, Barreiras (A1), menor salinidade e Pontal do Sul (A2), maior salinidade, no manguezal do estuário do Rio São Mateus.

Parâmetros	<i>R. mangle</i>		<i>L. racemosa</i>	
	A1	A2	A1	A2
Fo	554,12±36,55 ^{aA}	550,42±31,42 ^{aA}	534,62 ±41,38 ^{aB}	503,37±57,85 ^{bB}
Fm	3182,22 ±235,80 ^{aB}	3023,05±190,37 ^{bB}	3361,77 ±310,43 ^{aA}	3287,12±261,0 ^{aA}
Fo/Fm	0,197 ±0,01 ^{bA}	0,200±0,01 ^{aA}	0,188 ±0,01 ^{aB}	0,181 ±0,01 ^{bB}
Fv/Fm	0,802 ±0,01 ^{aB}	0,794 ±0,01 ^{bB}	0,811 ±0,01 ^{bA}	0,819±0,01 ^{aA}
Área	70969 ±11136 ^{bA}	81659 ±9295 ^{aB}	70553±8266 ^{bA}	104743 ±9733 ^{aA}

Médias seguidas de letra minúscula na horizontal, comparação da espécie entre áreas diferentes, e letra maiúscula na horizontal, comparações entre espécies em uma mesma área. Médias diferem estatisticamente pelo teste t , $p < 0,05$. Os valores são médias ($n=30$) ± desvio padrão.

Notou-se diferença significativa nos parâmetros que descrevem os fluxos específicos entre as espécies analisadas (Tabela 4). Reduções foram verificadas em TR_0/RC , ET_0/RC e no índice de desempenho (PI_{ABS}) em *R. mangle* na área de maior salinidade (A2). Os demais parâmetros não diferiram quando a espécie foi comparada entre as duas áreas de salinidade. Por outro lado, reduções significativas em ABS/RC , TR_0/RC , ET_0/RC e em DI_0/RC além de aumentos em PI_{ABS} e PI_{TOTAL} foram observados em *L. racemosa* em maior salinidade. Os demais parâmetros não diferiram entre as salinidades para a espécie.

Comparando as espécies por área, observou-se que tanto na menor quanto na maior salinidade, *L. racemosa* apresentou os maiores valores de ABS/RC , TR_0/RC , ET_0/RC e DI_0/RC , com exceção de RC/CS_0 , o qual foi maior para *R. mangle*.

Tabela 4: Fluxos específicos por centro de reação do FSII (RC): Fluxo de absorção (ABS), fluxo de energia capturada (TRo), fluxo de elétrons transportados (ETo) e Dissipação de calor (Dlo) por centro de reação (RC); parâmetro do fluxo fenomenológico, absorção por seção transversal (RC/CS₀), índice de desempenho para conservação de energia para redução dos aceptores de elétrons do intersistema (PI_{ABS}) e índice de desempenho para conservação de energia para redução dos aceptores finais do FSI (PI_{TOTAL}) de duas espécies (*Rhizophora mangle* e *Lagunularia racemosa*) de mangue em duas áreas de salinidades distintas.

Parâmetros	<i>R. mangle</i>		<i>L. racemosa</i>	
	A1	A2	A1	A2
ABS/RC	1,48±0,10 ^{ab}	1,44±0,11 ^{ab}	2,00 ±0,09 ^{aA}	1,90 ±0,13 ^{bA}
TRo/RC	1,18 ±0,07 ^{ab}	1,14 ±0,08 ^{bb}	1,62 ±0,06 ^{aA}	1,56 ±0,09 ^{bA}
ETo/RC	0,57 ±0,06 ^{ab}	0,51 ±0,05 ^{bb}	0,96 ±0,05 ^{aA}	0,92 ±0,09 ^{bA}
Dlo/RC	0,29 ±0,03 ^{ab}	0,29 ±0,03 ^{ab}	0,37±0,04 ^{aA}	0,34±0,04 ^{bA}
RC/CS₀	424,72 ±27,03 ^{aA}	430,84 ±22,17 ^{aA}	315,89 ±21,13 ^{ab}	311,56 ±26,90 ^{bB}
PI_{ABS}	27,02 ±8,09 ^{ab}	23,23 ±6,83 ^{bb}	32,76 ±7,04 ^{bA}	35,04±9,81 ^{aA}
PI_{TOTAL}	15,87 ±5,16 ^{ab}	14,74 ±3,97 ^{ab}	19,10 ±6,23 ^{bA}	23,57±12,11 ^{aA}

Médias seguidas de letra minúscula na horizontal, comparação da espécie entre áreas diferentes, e letra maiúscula na horizontal, comparações entre espécies em uma mesma área. Médias diferem estatisticamente pelo teste *t*, $p < 0,05$. Os valores são médias (n=30) ± desvio padrão.

Na área de maior salinidade, *R. mangle* apresentou redução em PI_{ABS}. Por outro lado, PI_{ABS} e PI_{TOTAL} aumentaram em *L. racemosa* com o aumento na salinidade. Não houve diferença significativa em PI_{TOTAL} entre menor e maior salinidade para *R. mangle*. Quando a comparação foi feita entre as espécies por área, o maior valor de PI_{ABS} e PI_{TOTAL} foi observado em *L. racemosa*, independentemente do nível de salinidade.

5.3- Assimilação de Carbono e Trocas Gasosas

A partir dos valores apresentados na tabela 5, observou-se diferenças entre as espécies na área de maior salinidade (A2). Nessa área, os valores de *E*, *g_s*, *A*, e WUE_{ins} aumentaram em *R. mangle*, havendo redução significativa apenas na temperatura foliar. Os demais parâmetros não diferiram entre a maior e menor salinidade. Também na maior salinidade, *L. racemosa* apresentou aumentos significativos em *C_i*, *g_s* e *A*, e similarmente à *R.*

mangle, reduções apenas na temperatura da folha (T_{folha}). Todos os demais parâmetros não diferiram entre as salinidades para as duas espécies.

Comparações entre as duas espécies na área de menor salinidade (A1) mostraram diferenças significativas apenas no valor de temperatura foliar, que foi maior em *R. mangle*. Todos os demais parâmetros não diferiram entre as espécies no sítio de menor salinidade. Enquanto comparações na área de maior salinidade mostraram diferenças significativas entre as espécies, como maior C_i em *L. racemosa* e maior A e WUE_{ins} em *R. mangle*, os demais parâmetros não diferiram.

Tabela 5: Temperatura foliar (T_{folha}) °C, Concentração interna de CO_2 (C_i) $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$, Transpiração (E) $mmol\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$, condutância estomática (gs) $mmol\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$, Assimilação de CO_2 (A) $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$, Eficiência intrínseca do uso da água (WUE_{int}) $\mu mol\ mol^{-1}$ e Eficiência instantânea do uso da água (WUE_{ins}) $\mu mol\ mol^{-1}$ de duas espécies de mangue, *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*, em duas áreas com salinidade distintas.

Parâmetros	<i>R. mangle</i>		<i>L. racemosa</i>	
	A1	A2	A1	A2
T_{folha}	31,19±0,54 ^{aA}	28,53 ±0,62 ^{bA}	30,77 ±0,31 ^{aB}	28,53 ±0,80 ^{bA}
C_i	284,82 ±42,46 ^{aA}	271,82 ±51,46 ^{aB}	297,75 ±51,65 ^{aA}	300,64±32,72 ^{aA}
E	0,92 ±0,36 ^{bA}	1,13 ±0,19 ^{aA}	0,906 ±0,38 ^{aA}	1,054 ±0,21 ^{aA}
gs	0,073 ±0,03 ^{bA}	0,137 ±0,03 ^{aA}	0,075 ±0,03 ^{bA}	0,132 ±0,03 ^{aA}
A	2,11 ±1,23 ^{bA}	5,14 ±2,92 ^{aA}	1,523 ±0,91 ^{bA}	3,30 ±2,11 ^{aB}
WUE_{int}	35,82 ±23,95 ^{aA}	39,92±26,06 ^{aA}	28,23 ±29,15 ^{aA}	25,89±16,38 ^{aA}
WUE_{ins}	2,65 ±1,79 ^{bA}	4,68 ±2,90 ^{aA}	2,28 ±2,29 ^{aA}	3,06 ±1,66 ^{aB}

Médias seguidas de letra minúscula na horizontal, comparação da espécie entre áreas diferentes, e letra maiúscula na horizontal, comparações entre espécies em uma mesma área. Médias diferem estatisticamente pelo teste t , $p < 0,05$. Os valores são médias ($n=30$) \pm desvio padrão.

5.4- Pigmentos Cloroplastídeos

Na área de maior salinidade (A2), as duas espécies apresentaram variações nos valores dos pigmentos foliares em relação à área de menor salinidade (A1) (Tabela 6). Na maior salinidade observou-se menor concentração de clorofila a , clorofila total e na razão clorofila a/b e aumento na concentração de pigmentos carotenoides em *R. mangle*

comparativamente à área de menor salinidade. Resultados semelhantes foram observados em *L. racemosa*, assim como os valores de clorofila *b*, que não diferiram com o aumento da salinidade em ambas as espécies.

Tabela 6: Clorofila *a*, *b* e total, pigmentos carotenoides e razão clorofila *a/b* (mg.g^{-1} de massa seca, por área foliar) de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa* em duas áreas de mangue com menor (A1) e maior (A2) salinidade, no estuário do rio São Mateus.

Parâmetros	<i>R. mangle</i>		<i>L. racemosa</i>	
	A1	A2	A1	A2
Clorofila <i>a</i>	5,66 \pm 1,46 ^{aA}	3,79 \pm 0,96 ^{bA}	5,82 \pm 1,52 ^{aA}	4,02 \pm 1,13 ^{bA}
Clorofila <i>b</i>	1,92 \pm 0,49 ^{aB}	2,18 \pm 0,95 ^{aB}	2,60 \pm 0,70 ^{aA}	2,81 \pm 0,88 ^{aA}
Clorofila total	9,30 \pm 2,37 ^{aA}	6,30 \pm 1,56 ^{bA}	9,61 \pm 2,50 ^{aA}	6,71 \pm 1,85 ^{bA}
Carotenoide	0,34 \pm 0,09 ^{bA}	0,41 \pm 0,11 ^{aA}	0,36 \pm 0,09 ^{bA}	0,45 \pm 0,12 ^{aA}
Clorofila <i>a/b</i>	3,07 \pm 0,97 ^{aA}	2,09 \pm 1,03 ^{bA}	2,28 \pm 0,47 ^{aB}	1,52 \pm 0,51 ^{bB}

Médias seguidas de letra minúscula na horizontal, comparação da espécie entre áreas diferentes, e letra maiúscula na horizontal, comparações entre espécies em uma mesma área. Médias diferem estatisticamente pelo teste *t*, $p < 0,05$. Os valores são médias ($n=30$) \pm desvio padrão.

Comparando-se as duas espécies por área, observou-se que na área de menor salinidade (A1) houve apenas aumento na concentração de clorofila *b* em *L. racemosa* e na razão clorofila *a/b* em *R. mangle*, sem variações significativas para os demais parâmetros. Na área de maior salinidade (A2), *L. racemosa* também apresentou maior concentração de clorofila *b* e *R. mangue* maior razão clorofila *a/b*.

6 – DISCUSSÃO

6.1- Caracterização Estrutural da Vegetação

Das seis espécies típicas de mangue encontradas no Brasil, quatro foram identificadas no estuário do rio São Mateus. *Avicennia germinans* foi encontrada apenas na área de menor salinidade e *Avicennia schaueriana* em maior salinidade, *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle* estiveram presentes nos dois locais de estudo, as quais também foram registradas por Silva et al. (2005) no mesmo estuário.

Em condições de menor salinidade, *Laguncularia racemosa* foi a que mais contribuiu em área basal viva, o que não ocorreu para maior salinidade. Porém, essa participação diferenciada por espécie e por bosque não se verificou para as mesmas classes de DAP. Para *L. racemosa*, a maior densidade de troncos ocorreu entre DAP inferiores a 10 cm. Entretanto, para *Rhizophora mangle* ocorreu o contrário, sendo que a maioria das árvores apresentaram DAP superiores a 10 cm. Estes resultados evidenciam o elevado grau estrutural observado para as árvores de *R. mangle*, onde no bosque esta espécie registrava as árvores maiores e mais altas. Este aspecto é evidenciado e comprovam a maturidade do bosque, uma vez que florestas mais jovens apresentam maior densidade de troncos por unidade de área, sendo naqueles mais desenvolvidos o contrário.

A área mais salina é aquela que também apresenta a maior flutuação de inundação provocada pelas marés diárias, já o outro ponto amostral, por estar em ponto mais à montante, registra frequência de inundação menor que a primeira. Estes fatos, também podem estar contribuído para o domínio de *R. mangle* em maior salinidade, já que o impacto direto provocado pelas marés e seu efeito no solo, tornando-o mais lamoso, faz com que a espécie com suas grandes raízes de sustentação, consiga maior sucesso em relação as demais espécies presentes.

Alguns estudos demonstram uma relação inversa entre a altura do bosque e a salinidade do sedimento (CINTRON et al., 1978), onde árvores mais baixas estão associadas às salinidades mais elevadas. No entanto esta relação não foi observada no presente estudo, sugerindo que a salinidade na área de estudo não seja suficientemente elevada para afetar o desenvolvimento estrutural da vegetação, principalmente de *R. mangle*. Um aspecto que pode explicar os resultados observados é a seleção da área escolhida como controle (menor salinidade), que corresponde a uma pequena faixa de mangue cortada por um canal do rio,

além do fato de estar muito próxima de uma área habitada, cercada por lixo e alguns indícios de corte da vegetação. No entanto, do outro lado do canal encontra-se uma grande faixa de mangue, onde é evidente a presença de árvores de grande porte, mas que não faz parte da área de estudo. Além disso, como o objeto do estudo era referente a eficiência fotossintética em indivíduos jovens, a escolha de um bosque menos maduro, com maior presença de indivíduos de menor porte foi mais apropriada.

A presença das espécies *Avicennia germinans* e *A. schaueriana* em locais diferentes corroboram com a distinção de salinidade existente. Mesmo o gênero sendo considerado um dos mais tolerantes a salinidade (JIMENEZ et al., 1985a), a primeira apresenta melhor desenvolvimento e normalmente só é encontrada em ambientes menos salinos. Já a segunda considerada mais tolerante é encontrada em locais de maior salinidade.

O bosque na área de menor salinidade (A1) foi caracterizado como mais jovem, com presença de poucas árvores de maior porte de *A. germinans* e presença marcante de *L. racemosa* com indivíduos de pequeno porte. *R. mangle* está presente em menor densidade e é representada por indivíduos de pequeno porte. No entanto, vale ressaltar que é marcante a presença de indivíduos de *R. mangle* menores que 1 metro de altura, porém não foram contabilizados. Devido a metodologia utilizada só foram considerados os indivíduos maiores de 1 metro de altura. O bosque na área mais salina (A2) foi caracterizado como apresentando maior grau de desenvolvimento e, praticamente, dominado por *R. mangle* com suas árvores de grande porte. *L. racemosa* está presente com maioria dos indivíduos possuindo menor desenvolvimento estrutural e *A. schaueriana* pouco representativa.

6.2- Transientes da Fluorescência da Clorofila α

A fluorescência da clorofila α tem sido utilizada como uma ferramenta eficaz e não destrutiva para elucidar vários aspectos relacionados ao desempenho fotossintético em folhas intactas de plantas superiores (KRAUSE e WEIS, 1991; BAKER e ROSENQVIST, 2004). A partir dos resultados obtidos neste estudo, foi observado o aumento polifásico característico das curvas OJIP evidenciando os pontos intermediários J e I, para as duas espécies (STRASSER et al., 1995). A fase O-J (50 μ s – 2 ms) refere-se aos primeiros 2 ms da curva e corresponde à fase fotoquímica primária da fotossíntese, representando a redução do lado acceptor do fotossistema II (Q_A para Q_A^-) (STRASSER et al., 1995; TÓTH et al., 2007). A fase J-I (2 ms – 30 ms) corresponde à redução do *pool* de plastoquinonas (PQ) (TÓTH et al., 2007) e,

finalmente, a fase I-P (30 ms – 300 ms) refere-se às sequências dos eventos de redução dos aceptores finais do lado acceptor do fotossistema I, desde a transferência de elétrons do FSII a partir da plastoquinona reduzida (PQH₂) aos aceptores de elétrons finais do FSI (YUSUF et al., 2010). Esse aumento polifásico representa o transporte de elétrons ao longo da cadeia transportadora de elétrons, evidenciando que as amostras foram fotossinteticamente ativas (SCHANKER et al., 2005; YUSUF et al., 2010).

As fases O-J e J-I exibidos pela fluorescência transiente são correlacionados com a redução do *pool* de PQ e o ponto J da curva OJIP, permite calcular a probabilidade que um elétron, a partir da Q_A reduzida, tem de se mover adiante na cadeia transportadora de elétrons (STRASSER et al., 1995). Neste sentido, uma vez observado desvio positivo mais pronunciado na fase J, pode-se inferir que o transporte de elétrons pode estar sendo alterado pela maior salinidade em *Rhizophora mangle*. Entretanto, este desvio também foi observado na condição de menor salinidade. Quando os valores de V_{OP} foram normalizados e apresentados como diferenças cinéticas do transiente da fluorescência relativa (ΔV_{OP}), utilizando os dados obtidos na área de menor salinidade como referência, observou-se que o transporte de elétron em *R. mangle* continuou sendo alterado pela salinidade, uma vez que a forma do transiente na fase J continuou com o desvio positivo. Em *Laguncularia racemosa*, ficou evidente a melhor eficiência no transporte de elétrons nas plantas crescendo na área mais salina, devido à presença de desvio negativo em relação ao controle (menor salinidade). Assim, o transporte de elétrons ao longo da cadeia transportadora é mais eficiente em *L. racemosa*, independentemente da influência da salinidade.

A salinidade não comprometeu o transporte de elétrons, dada a invariabilidade dos desvios da curva ΔV_{OP} em *L. racemosa*. Este resultado permite sugerir, maior resistência à salinidade com maior acúmulo de Q_A no estado oxidado (desvio negativo da curva no ponto J, Figura 2D) e conseqüentemente, maior eficiência no transporte de elétrons ao longo da cadeia fotossintética para *L. racemosa*. Em *R. mangle*, a salinidade produziu maiores perturbações na curva ΔV_{OP} , com grande desvio negativo no ponto J da curva, representando o acúmulo de Q_A no estado reduzido, comprometendo o transporte de elétrons no lado acceptor do fotossistema II. No entanto, o mesmo desvio negativo também foi observado em plantas de *R. mangle* na área de menor salinidade, sugerindo que não apenas a salinidade, mas outros fatores abióticos como a temperatura, o déficit hídrico ou o

aumento da incidência luminosa, também possam estar maximizando os efeitos da salinidade.

O resultado da diferença cinética ΔV_{OK} mostrou uma banda L visível e de amplitude negativa em ambas as espécies comparadas ao controle. Curvas negativas na banda L representam uma alta energia de conectividade entre as unidades do FSII (YUSUF et al., 2010). O aumento na conectividade resulta em melhor utilização da energia de excitação e melhor estabilidade do sistema fotossintético (STRASSER et al., 2004), sendo este desvio negativo, ligeiramente maior em *R. mangle*. A banda L é influenciada pela transferência de energia entre as unidades do FS II (STRASSER & STIRBET, 1998) e este agrupamento (conectividade) é muito sensível ao empilhamento ou desempilhamento dos tilacóides (OUKARROUM et al., 2009). A energia de conectividade entre as unidades do FS II parece melhor em *R. mangle*, mesmo mostrando-se menos eficiente que *L. racemosa*, em relação ao acúmulo de Q_A no estado reduzido, o que leva a um comprometimento no transporte de elétron no lado acceptor do FS II.

A diferença cinética ΔV_{OK} evidenciou a presença da banda K, a qual, assim como a banda L, apresentou uma aparência negativa nas duas espécies. A banda K reflete os distúrbios no complexo evolutivo do oxigênio (CEO) coincidindo com a limitação do lado doador do FS II (SRIVASTAVA et al., 1997; TOMEK et al., 2001; STRASSER et al., 2004; OUKARROUM et al., 2007; YUSUF et al., 2010). No entanto, nas duas espécies foi possível identificar desvio negativo para a banda K, que pode sugerir melhor eficiência na transferência de elétrons entre o lado doador e acceptor do FSII, ou seja, a ausência de inibição na velocidade de transferência de elétrons do complexo evolutivo do oxigênio (CEO) para o lado acceptor do fotossistema II (SRIVASTAVA et al., 1997; STRASSER, 1997; TOMEK et al., 2001). Vários mecanismos podem explicar as diferenças na estabilidade do CEO entre diferentes espécies e condições abióticas, como os osmólitos prolina e glicina-betaína que demonstraram proteção ao CEO também sob condições de salinidade (PAPAGEORGIOU e MURATA, 1995; DE RONDE et al., 2004). Os osmólitos glicina-betaína e prolina são produzidas por espécies de mangue para manter o menor potencial hídrico nos tecidos (POOP et al., 1985), além de estar atuando como um mecanismo de proteção ao complexo evolutivo do oxigênio. *R. mangle*, também apresentou uma banda K com desvio negativo levemente maior que *L. racemosa*, sugerindo que a espécie apresente melhor estabilidade

na transferência de elétrons entre o lado doador e receptor do FS II (STRASSER, 1997; STRASSER et al., 2004).

A aparência da banda K e da banda L são bons indicadores dos distúrbios fisiológicos antes que os danos visuais sejam manifestados (OUKARROUM et al., 2009). Conseqüentemente, pode-se concluir que a espécie *R. mangle* apresentou melhor energia de conectividade entre as unidades do FS II, assim como maior estabilidade para transferência de elétrons entre o lado doador e receptor do FSII. No entanto, a espécie apresentou maior acúmulo de Q_A no estado reduzido, como observado pelos maiores desvios no ponto J da curva, comprometendo o transporte de elétrons no lado receptor do fotossistema II. Já *L. racemosa* exibiu menor desvio da banda K e banda L, porém com maior acúmulo de Q_A na forma oxidada mostrando maior eficiência no transporte de elétrons ao longo da cadeia transportadora de elétrons.

A aparência positiva da curva ΔV_{01} observada nas duas espécies sugere perturbações na redução do *pool* de plastoquinonas (PQ), sendo mais acentuada em *R. mangle*, sugerindo um maior acúmulo de formas reduzida do *pool* de quinonas (Q_A e Q_B) e no lado receptor do FS I, como a ferredoxina, causando danos às duas unidades fotossintéticas.

A fase I-P refere-se ao *pool* de aceptores de elétrons finais no lado receptor do fotossistema I (TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008; YUSUF et al., 2010). O desvio positivo nesta fase observado aos 140 ms em *L. racemosa* pode estar associado com a inativação da Ferredoxina (Fd) e na redução das atividades de re-oxidação de aceptores finais da cadeia transportadora de elétrons no lado receptor do FS I (TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008; YUSUF et al., 2010), no entanto, houve uma recuperação no final da fase, e a curva aproximou-se da curva controle sugerindo que a transferência de elétrons no lado receptor do FS I não foi influenciada pela salinidade.

Assim, a partir dos resultados da curva OJIP, *L. racemosa* e *R. mangle* mostraram respostas bem similares ao aumento da salinidade. Ambas apresentaram aumento da conectividade entre as unidades do FSII e estabilidade na transferência de elétrons entre o lado doador e receptor do FS II, além de redução dos aceptores finais no fotossistema I. No entanto, o maior acúmulo de aceptores quinonas na forma reduzida em *R. mangle*, sugere que esta condição não comprometeu o transporte de elétrons ao longo da cadeia transportadora.

Os parâmetros do teste JIP abordados, mostraram algumas relações à influência da salinidade.

A fluorescência inicial (F_0) representa a emissão de luz pelas moléculas de clorofila a excitadas, antes de a energia ser dissipada para o centro de reação do fotossistema II (KRAUSE e WEIS, 1991). O valor do F_0 pode ser alterado por estresses que causem alterações estruturais nos pigmentos fotossintéticos do Fotossistema II. As condições ambientais da planta podem, direta ou indiretamente, provocar mudanças das características de indução da fluorescência através da alteração do *pool* metabólico associado ao metabolismo fotossintético (XU e WU, 1996; BAKER e ROSENQVIST, 2004). A partir da análise dos dados do teste JIP observou-se aumento de F_0 em *R. mangle* sob maior influência da salinidade, quando comparado com *L. racemosa*, na mesma área. Este aumento pode estar relacionado com a inativação do FS II, podendo resultar em dano à proteína D1 interferindo no transporte de elétron ao longo da cadeia fotossintética (ARO et al., 1993; LONG et al., 1994) e fotoinibição (ZLATEV e YORDANOV, 2004), possivelmente devido à redução de aceptores Q_A , que devido ao retardo do fluxo de elétrons através do FS II são incapazes de serem completamente oxidados (KRAUSE e WEIS, 1991). Panda et al. (2006) estudando duas espécies de mangue crescendo em ambientes com salinidades diferentes, observaram em *Avicennia officinales* L. e *Heritiera fomes* Buch Ham aumento de F_0 em área sob maior influência da salinidade.

A diminuição em F_m , também observado em *R. mangle*, comparado a *L. racemosana* área de maior salinidade, pode estar relacionada com a diminuição na atividade do complexo enzimático de separação da água (ARO et al., 1993) e à inter-conversão fotoprotetora da violaxantina em zeaxantina, no ciclo da xantofila, que leva à dissipação não fotoquímica da energia. Ainda, maiores concentrações de pigmentos carotenoides observados em *R. mangle*, na área de maior salinidade, sugerem resistência à foto-oxidação, como medida de fotoproteção. Panda et al. (2006) também encontrou redução em F_m em *A. officinales* e *H. fomes* na maior salinidade.

Em *R. mangle* ocorreu redução significativa na razão F_v/F_m na área de maior salinidade, concomitantemente à redução em F_m e aumento em F_0 , podem sugerir danos foto inibitórios (LIN et al., 2009). Hong e Xu (1999), sugeriram que aumentos em F_0 e reduções em F_v/F_m poderiam estar atuando como um eficiente mecanismo de dissipação da energia, devido à inativação reversível do FS II, atuando como um mecanismo de proteção

aos centros de reação. A redução da eficiência fotoquímica (F_v/F_m) em resposta à maior salinidade foi também observado em espécies de mangue *Avicennia marina* (Forsk) Vierh, *Bruguiera parviflora* (Roxb.) Wight & Arn. ex Griff. e *Rhizophora mucronata* Lam. (PARIDA et al., 2003; HOPPE-SPEER et al., 2011; NAIDOO et al., 2011).

Em plantas de muitas espécies em bom estado fisiológico, a razão F_m/F_0 tem um valor constante (5-6) sob várias condições fisiológicas (BJORKMAN e DEMMING, 1987) e os valores do máximo rendimento quântico do FS II F_v/F_m , a razão tem valores entre (0,78 – 0,84) (GENTY et al., 1989; GOVINDJEE, 1995). *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*, nas duas áreas, apresentaram valores de F_m/F_0 e F_v/F_m entre os valores considerados ótimos para o bom funcionamento fisiológico das plantas, sendo na área de menor salinidade os valores de F_m/F_0 foram de 5,74 e 6,28, e na maior salinidade 5,49 e 6,53, em *R. mangle* e *L. racemosa*, respectivamente. Esses valores indicam bom rendimento quântico do FS II independente da salinidade. Porém, *R. mangle* foi a mais sensível a variação da salinidade.

A área complementar entre a curva de indução de fluorescência (Área) é proporcional ao *pool* de aceptores Q_A no lado redutor do FS II. O aumento da Área indica maior estoque de aceptores de elétrons no FS II, para o fluxo de elétrons do lado doador (Yz) para o RC e o fluxo de elétrons do RC para o lado acceptor (Q_A) (YUSUF et al., 2010). A redução dessa Área, tem como consequência diminuição da fluorescência máxima (STRASSER, 1997), que deve-se à queda na concentração de aceptores Q_A . Se a transferência de elétrons a partir do centro de reação para o *pool* de quinona é bloqueado, essa área será drasticamente reduzida (MEHTA et al., 2010). As duas espécies apresentaram aumento da Área em maior salinidade, indicando que a transferência de elétrons dos centros de reação para as quinonas não está sendo afetado pela salinidade. Contudo, em *L. racemosa* esse aumento foi significativamente maior, indicando que nesta espécie a transferência está ocorrendo mais eficientemente, principalmente o fluxo de elétrons do RC para o lado acceptor do FS II, comparada a *R. mangle* na mesma área.

ABS/RC representa o tamanho efetivo da antena de um RC ativo e é calculado pelo número total de fótons absorvidos por moléculas de clorofila, de todos os centros de reação, dividido pelo número total de centros de reação ativos (MEHTA et al., 2010). Esse parâmetro foi maior em *L. racemosa* em maior e menor salinidade, indicando que o tamanho da antena dos centros RCs ativos foram menores nessas áreas. Este parâmetro é influenciado pela proporção de centros de reação ativos/inativos. Em *R. mangle*, também, houve redução no

tamanho da antena, mas não foi significativa, mostrando que o tamanho da antena e a absorção de fótons não foi afetada pela salinidade. Existem duas interpretações possíveis para o maior ABS/RC em *L. racemosa*: (1) a antena que fornece energia de excitação para os RCs ativos refletindo no maior tamanho ou (2) o RC ativo ou os centros redutores de Q_A foram afetados pelo estresse (GOMES et al., 2012). Os mesmos autores sugerem a segunda interpretação para a explicação do aumento de ABS/RC, que é atribuído à conectividade energética entre as unidades do FSII observadas na banda L. No entanto, no presente estudo não foram observadas mudanças significativas na banda L, entre *L. racemosa* e *R. mangle*.

O aumento em DI_0/RC observado em *L. racemosa* em maior salinidade, comparado a *R. mangle*, sugere uma estratégia da dissipação da energia em excesso dos FS II, sendo um indicador da capacidade das plantas lidarem com a exposição à alta luminosidade por meio da prevenção de danos ao aparato fotossintético (ÖQUIST et al., 1992). No entanto, maiores valores de DI_0/RC também indicam que grande parte da energia absorvida está sendo dissipada na forma de calor ou de fluorescência, o que pode levar assim a perda da produtividade fotossintética. A redução desse parâmetro até um certo ponto indica que parte dos centros de reação do FS II está inativada, podendo induzir à degradação da proteína D1 (HONG e XU, 1999), comprometendo toda a cadeia transportadora de elétrons. Contudo, *L. racemosa* mostrou-se eficiente na captura e no transporte de elétrons ao longo de toda a cadeia, evidenciados pelos maiores valores observados em TR_0/RC e ET_0/RC , respectivamente. Desta forma pode-se sugerir que a espécie está apresentando uma maior eficiência em dissipar a energia luminosa em excesso, sendo a inativação do FS II reversível.

PI_{ABS} relaciona a eficiência de absorção, captura e transferência de energia de excitação pelo FS II, proporcionando uma visão maior do grau do efeito do estresse (GONÇALVES e SANTOS JR, 2005). Maiores valores de PI_{ABS} encontrados em *L. racemosa* sob maior influência da salinidade indicam que a espécie está sendo mais eficiente na captura e transporte de energia que *R. mangle*, na mesma área. Menores valores de PI_{ABS} bem como em F_v/F_m observados em *R. mangle* em maior salinidade, podem indicar efeito de fotoinibição (THACH et al., 2007) e tais mudanças podem levar à perda de eficiência fotoquímica.

O índice de desempenho para conservação de energia e redução dos aceptores finais do FS I (PI_{TOTAL}) está intimamente relacionado com o resultado final da atividade da planta, tais como o crescimento ou a sobrevivência em condições de estresse (YUSUF et al., 2010).

Esse parâmetro mede o desempenho fotoquímico desde os fótons absorvidos pelo FS II até a redução dos aceptores finais do FS I e tem sido considerado o parâmetro mais sensível para medir a eficiência quântica do FS II (SMIT et al., 2009). *L. racemosa* apresentou aumento de PI_{TOTAL} em maior salinidade, sugerindo maior eficiência na formação de ATP e NADPH. Em *L. racemosa*, a salinidade não comprometeu o desempenho fotossintético, já em *R. mangle*, a salinidade alterou o transporte de elétrons.

A maior salinidade elevou os valores de ABS/RC , TR_0/RC e ET_0/RC em *L. racemosa*, no entanto, parte desta energia acabou sendo dissipada na forma de calor (DI_0/RC). Por outro lado, *R. mangle* apresentou menores valores de ABS/RC , TR_0/RC e ET_0/RC , mas dissipou menos energia e apresentou baixos valores de F_v/F_m , mas esses valores ainda encontram-se dentro do padrão de bom funcionamento do aparato fotossintético. Já os maiores valores de F_v/F_m , PI_{ABS} e PI_{TOTAL} observados em *L. racemosa*, mostram que a espécie está absorvendo energia em excesso e essa dissipação é uma medida de proteção ao fotossistema, não acarretando comprometimento ao desempenho fotoquímico. Assim, em *L. racemosa* haverá maior produção de NADPH e ATP, que serão usados na fase bioquímica da fotossíntese. No entanto, deve-se considerar que nem todos os elétrons que atingem a ferredoxina resultam na formação de NADPH, como na cadeia cíclica de elétrons há aumento a produção de ATP em detrimento do NADPH (TAIZ e ZEIGER, 2009).

6.3- Assimilação e Trocas Gasosas

Os resultados de assimilação e trocas gasosa não pôde ser abordado comparando-se áreas (menor e maior salinidade). A coleta dos dados foi feita em apenas um dia, começando às 8:30 horas e terminando às 12:30 horas, podendo levar a interpretações erradas da condição da planta, em relação ao aumento da salinidade. Uma vez que a coleta foi feita a partir da área de maior salinidade em direção à menor salinidade. Desta forma, a discussão foi baseada principalmente em relação a comparações entre as espécies.

Os resultados da assimilação e trocas gasosas mostraram-se controversos àqueles observados para a fluorescência da clorofila *a*. Nas duas áreas estudadas, *R. mangle* apresentou melhor eficiência na assimilação de carbono do que *L. racemosa*, que mostrou melhores desempenhos na fase fotoquímica, como melhor eficiência no transporte de elétrons (maior absorção, captura e transporte de energia) e consequente maiores valores de F_v/F_m e PI_{TOTAL} . No entanto, essa melhor performance não foi observada na fase

fotoquímica, uma vez que, os produtos da fase anterior, não estão sendo aproveitados, ou estão sendo aproveitados de uma maneira menos eficiente.

Em condições naturais, com o aumento da salinidade, as folhas de mangue tendem a ter menores taxas de assimilação de carbono, condutância estomática e concentrações intercelulares de CO₂ (*C_i*) (MARTIN et al., 2010). Ball e Farquhar (1984a) afirmam existir uma estreita correlação entre a taxa de fotossíntese líquida e a condutância estomática em plantas de manguezal. Enquanto baixas taxas de condutância restringem a perda de água, também limitam o influxo de CO₂ restringindo as taxas de assimilação, porém, aumentam a eficiência do uso da água. A menor assimilação de carbono é atribuída a redução na abertura estomática, que leva a diminuição na concentração intracelular de CO₂, levando, conseqüentemente, ao arrefecimento da fotossíntese. Porém, esta relação não foi observada no presente estudo. Na área de maior salinidade, as duas espécies aumentaram suas taxas de assimilação, condutância estomática e *C_i*. Suárez, (2003) não encontrou diferenças nas taxas fotossintéticas e na condutância estomática entre *R. mangle* e *L. racemosa*, quando comparadas a diferentes salinidades em condições naturais de campo, no entanto os valores de *C_i* também foram maiores em *L. racemosa*.

Na área de maior salinidade a condutância estomática foi igual para as duas espécies. No entanto, *L. racemosa* apresentou maior *C_i*, indicando que a disponibilidade de CO₂ não foi diretamente correlacionada com o comportamento estomático, mas às folhas menores e suculentas, que provavelmente diminui a capacidade de difusão de CO₂ e a concentração de clorofilas (NAIDOO, 2010). Essas características abrandam a capacidade de carboxilação da Rubisco (LAWLOR e CORNIC, 2002) e, conseqüentemente, a capacidade fotossintética em *L. racemosa*. Outra possível explicação para a diminuição da taxa de fotossíntese em *L. racemosa*, pode estar relacionada com a baixa luminosidade, uma vez que sob a luz limitante, não seria suficiente o influxo de CO₂ para corresponder ao fluxo de fótons. Ou mesmo, devido à menor taxa de assimilação de carbono, o consumo do CO₂ interno ocorre mais lentamente que em *R. mangle*, onde a taxa de assimilação de carbono foi mais intensa.

A capacidade das plantas em tolerar o sal depende fortemente do estado de sua nutrição por K⁺ (MAATHUIS e AMTMANN, 1999) e suas concentrações ótimas na planta tendem a diminuir com a salinidade (MARSCHNER, 1995). Assim, sob condições salinas, a capacidade fotossintética das plantas de mangue é primeiramente afetada pela deficiência de K⁺, alterando os movimentos de abertura estomática (BALL e FARQUHAR 1984). Estes

fatos podem explicar a maior assimilação de carbono observado em *R. mangle* que estaria tendo maior sucesso na absorção de K^+ , requeridos nos processos fotossintéticos, já que conforme descrito por McKee (1995), plântulas de *L. racemosa* apresentaram melhor desempenho de crescimento e compartimentação de biomassa quando os níveis de luminosidade e nutrientes foram altos e a intensidade de tensores baixa. Porém, quando as condições ambientais são desfavoráveis (como baixos teores de nutrientes e a intensidade luminosa muito intensa) apresentaram menores taxas de crescimento, reflexos da menor atividade fotossintética.

Estudando espécies de *R. mangle*, em um manguezal da Flórida, Barr et al. (2009) encontraram que em situações onde a temperatura do ar excedeu os 30 °C houve desativação fotossintética induzida pelo incremento na temperatura foliar, o que contribuiu para reduzir a taxa de assimilação de carbono. Desta forma, o aumento da temperatura foliar nas duas espécies do presente estudo, também levou à diminuição da *gs* e da assimilação de carbono na área de menor salinidade. A explicação provável do aumento da temperatura foliar e fechamento estomático, com conseqüente redução da taxa de assimilação de carbono, deve-se à coleta. Como foi discorrido anteriormente, as coletas iniciaram-se da área de maior salinidade para a de menor salinidade, evidenciando o fato da área de maior salinidade apresentar maiores valores de assimilação e condutância em ambas as espécies. Como a coleta na área de menor salinidade começou a partir de 10:30 horas, os estômatos estavam começando a fechar, levando à diminuição de condutância estomática e assimilação de carbono. Esses fatos evidenciam o mecanismo C_3 da via fotossintética para as espécies estudadas.

Devido aos fatos acima, não podemos chegar a uma conclusão que *R. mangle* apresenta melhor desempenho fotossintético em maior salinidade do que na menor. Mas, podemos concluir que ela é sim mais eficiente ou mais tolerante que *L. racemosa*, tanto em maior quanto em menor salinidade. Segundo Sobrado (2004), a condutância estomática de *L. racemosa* é muito sensível as mudanças na umidade relativa do ar e da salinidade da água do solo, fato também comprovado neste estudo. Wei et al. (2008) estudando três espécies de mangue, *Aegiceras corniculatum* (L.) Blanco, *Avicennia marina* e *Kandelia candel* (L.) Druce, em condições de campo, observaram que com o aumento da salinidade ocorreu redução da assimilação de carbono. A assimilação variou com a espécie: *K. candel* > *A.*

marina > *A. corniculatum*, refletindo assim, que a tolerância à salinidade é dependente da espécie.

Plantas de manguezal geralmente possuem baixa condutância estomática e alta taxa de transpiração (BALL, 1988). Não foi observada alteração significativa na transpiração, embora ela tenha aumentado com a salinidade nas duas espécies, sendo maior em *R. mangle* que em *L. racemosa*. Hofman et al. (2007) observaram que houve redução na transpiração em *R. mangle*, em condições de laboratório. Já Takemura et al. (2000) estudando indivíduos jovens de *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lam observaram um aumento imediato da transpiração quando essas plantas foram transportadas para um meio mais salino. Assim, esse aumento da transpiração observado nas duas espécies, seria uma resposta osmótica ao aumento da concentração externa de sais, fazendo com que a planta absorva sais para tornar o balanço negativo. Tal resposta fisiológica é provável que seja de grande vantagem ecológica sob os regimes de salinidade flutuantes comuns em comunidades de mangue que diariamente ficam expostas às interações das marés, foi mais acentuado na área de maior salinidade, que são típicos dos bosques de franja (TAKEMURA et al., 2000). A relação linear entre as taxas de transpiração e fotossíntese, sendo o primeiro um bom indicador para a abertura estomática, foi encontrado nas duas espécies estudadas.

Com relação ao uso conservativo da água, *R. mangle* apresentou aumento no WUE_{ins} em relação a *L. racemosa*, em maior salinidade. Porém, esse aumento não foi consistente com a redução da condutância estomática, conforme observado por (BALL et al. 1988; LIN e STERNBERG, 1992 a,b; SOBRADO, 2005). Em outro trabalho, Lovelock e Feller (2003) não observaram alteração em WUE_{ins} , em plântulas de *L. racemosa* cultivadas em diferentes concentrações de salinidade, assim como também foi observado no presente estudo. Em outro estudo, também em condições controladas em laboratório, Sobrado (2005) observou aumento da WUE_{ins} , em *L. racemosa*, nas maiores salinidades. O WUE_{int} , eficiência do uso da água a longo prazo, foi maior em *R. mangle* com o aumento da salinidade, fato que também foi observado, mas para *L. racemosa* por (MEDINA e FRANCISCO 1997) em salinidade de até 40.

Esta maior eficiência de *R. mangle* na assimilação de carbono, condutância estomática e no uso conservativo da água é também refletida no bosque adulto, principalmente na área de maior salinidade, onde ela é dominante com árvores de grande

porte. Outros estudos também reportaram o melhor desenvolvimento de espécies da Família Rhizophoraceae em salinidade de até 30 (KRAUSS e ALLEN 2003; PARIDA et al. 2003).

6.4 Pigmentos Cloroplastídeos

Os resultados sugerem que em *Laguncularia racemosa* e *Rhizophora mangle* as concentrações de pigmentos fotossintetizantes foram bastante influenciadas pela salinidade. A concentração de clorofila *a*, diminuiu nas duas espécies. No entanto, a salinidade alterou de maneira diferente as concentrações de clorofila *b* e a razão clorofila *a/b*, que foram maiores e menores, respectivamente em *L. racemosa*, comparado a *R. mangle*. Estes resultados sugerem que *L. racemosa* é a espécie que apresenta a menor capacidade fotossintética, já que o menor conteúdo na razão clorofila *a/b* pode representar uma estratégia de fotoproteção. Diferentemente, Sobrado (2005) observou aumento na concentração de clorofila *a* e *b*, totais e nos pigmentos carotenoides em *L. racemosa*, o que indica tolerância às condições impostas pela concentração de sais que, no experimento, não foram superiores a 30.

A menor razão clorofila *a/b* observada nas plantas de *L. racemosa*, quando comparada a *R. mangle*, pode estar relacionado com o aumento de clorofilas associadas ao complexo coletor de luz (LHC), do que com os fotossistemas, que é evidenciado por meio da maior razão de clorofila *b* (LAMBERS et al., 2008). Este aumento de LHC juntamente com a redução de RC ativos, podem estar contribuindo com a baixa transferência de energia dos centros coletores para os centros de reação, elevando a dissipação de luz absorvida na forma de calor ou fluorescência (KALAJI et al., 2011), confirmado pelos maiores valores de Dl_0/RC em *L. racemosa*. Essa espécie apresentou as menores taxas de assimilação de carbono, além do aumento da dissipação da energia luminosa (Dl_0/RC), em que parte dos fótons que estão sendo absorvidos em excesso, são dissipados na forma de calor ou de fluorescência, ocorrendo assim um mecanismo de proteção em relação fotodano. Resultados semelhantes foram encontrados em folhas iluminadas de *Xylocarpus granatum* Koen crescendo em condições naturais (KITAO et al., 2003).

Normalmente, o aumento da salinidade vem acompanhado pela redução na concentração de clorofila devido à fotoinibição crônica, pois o teor salino é superior ao tolerado para muitas espécies, como visto nos trabalhos de Sobrado (1999), Naidoo et al. (2002, 2011) e Parida et al. (2003) e também no presente estudo. A diminuição na

concentração de clorofila pode acarretar redução da capacidade fotossintética (NAIDOO et al., 2002). No entanto, menores conteúdos de clorofila também podem reduzir a absorvência foliar, evitando que a temperatura da folha aumente quando a condutância estiver baixa (HAVAUX e TARDY, 1999).

Nandy et al. (2007) estudando espécies de mangue *Bruguiera gymnorrhiza*, *Excoecaria agallocha* e *Heritiera fomes* crescendo em diferentes salinidades, observaram que em menor salinidade o conteúdo de clorofila total foi maior, assim como no presente estudo. Este aumento no conteúdo de clorofila total está relacionado à melhoria na eficiência na taxa de transferência de energia e produção de energia, aumentando assim a taxa de assimilação, o que não foi encontrado no presente estudo, já que na área de maior salinidade a taxa de assimilação foi muito maior. Novas medições de trocas gasosas e assimilação de carbono torna-se necessária para uma discussão mais aprofundada.

Por fim, a maior concentração de pigmentos carotenoides na maior salinidade, apresentado pelas duas espécies, principalmente em *R. mangle*, representa capacidade de resistência à foto-oxidação. Os Carotenos são pigmentos importantes, que fornecem um mecanismo de proteção para as plantas sob condições estressantes, incluindo o estresse salino (FRANK et al., 1999). Porém esse aumento da concentração de carotenoides nas folhas pode diminuir a quantidade de fótons disponíveis para a absorção pelas clorofilas α , e assim, a irradiância pode atuar como um fator de estresse secundário (SUDHIR e MURTHY, 2004).

7- CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em maior salinidade os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foram alterados, indicando um efeito de estresse salino sobre a atividade fotossintética, principalmente em *R. mangle*. Os conteúdos de pigmentos fotossintetizantes também variaram em relação à salinidade, com reduções no conteúdo de clorofilas e aumento naqueles de carotenoides. Estes resultados refletem mecanismos de tolerância das plantas ao ambiente salino.

Em *L. racemosa*, os maiores valores de F_v/F_m e PI_{TOTAL} indicaram que a espécie apresentou maior eficiência no transporte de elétrons, desde o transporte de elétrons no lado doador do FS II até a redução dos aceptores finais do FS I, o que indica maior eficiência na formação de ATP e NADPH. A espécie mostrou também maior eficiência no transporte de elétrons no lado receptor do FS II, maior acúmulo de Q_A na forma oxidada, sendo esse transporte mais rápido do que em *R. mangle*. No entanto, mesmo tendo uma maior eficiência na fase fotoquímica da fotossíntese, esta espécie apresentou menores taxas de assimilação em maior salinidade, comparada a *R. mangle*. Estes resultados sugerem que a fase fotoquímica esteja ocorrendo normalmente, e que, provavelmente, limitações das menores taxas fotossintéticas por fatores bioquímicos, provavelmente desvios em alguma etapa do ciclo de Calvin estejam ocorrendo, impossibilitando a assimilação do carbono.

Além disso, *L. racemosa* apresentou as menores razão de clorofila *a/b* e maiores concentrações de clorofila *b*, e conseqüentemente, menores centros de reações ativos RC/CS_0 , evidenciando menor eficiência fotossintética. Ainda, a maior concentração de pigmentos carotenoides e o aumento da dissipação de energia (DI_0/RC) na forma de calor ou fluorescência, sugerem que a espécie esteja apresentando maiores medidas de fotoproteção.

Por outro lado, *R. mangle* apresentou menor eficiência no transporte de elétrons, principalmente na área de maior salinidade. Os resultados de fluorescência mostraram, através da curva J, que a espécie exibiu maior acúmulo de Q_A no estado reduzido, com aumento do número de centros de reações ativos, o que pode ter favorecido o maior tempo gasto para as reações de oxidação no lado receptor do FS II, induzindo a redução da eficiência quântica do FS II (F_v/F_m) comparada a *L. racemosa* na área de maior salinidade. No entanto, houve um aumento significativo da assimilação de carbono em *R. mangle*. Este aumento deve estar associado à maior concentração da razão clorofila *a/b*. Além disso, a espécie

apresentou menores valores de DI_0/RC , indicando menor dissipação de energia na forma de calor ou fluorescência, uma vez que ela apresentou menores taxas de absorção (ABS/RC), captura (TR_0/RC) e transporte (ET_0/RC) de energia por centros de reação.

Assim, *R. mangle* foi mais eficiente que *L. racemosa*, com melhores taxas de assimilação de carbono e maiores concentrações de pigmentos fotossintetizantes, além de maior eficiência no uso da água. Esse melhor desempenho fisiológico, somados às melhores condições de sustentação no solo e oxigenação dos tecidos, devido à maior influência da inundação presente nos bosques de franja, proporcionou à espécie *R. mangle* melhores condições para dominar o bosque também quando adultas.

Este domínio de *R. mangle* em relação à *L. racemosa* foi muito maior na área de maior salinidade, mesmo a última sendo considerada mais tolerante ao sal. *R. mangle* possui menor eficiência na exclusão do sal, uma vez que o sal em excesso é armazenado nos vacúolos foliares, até serem descartados junto com a folha, processo muito custoso para a espécie, acarretando gasto de energia. Desta forma, quando o local apresenta concentrações de sal muito elevadas *R. mangle* perde espaço para outras espécies mais tolerantes, como *A. schaueriana* e *L. racemosa*, as quais apresentam formas mais eficientes de exclusão do sal, como estruturas glandulares ou análoga às glândulas de sal, respectivamente. Neste caso, o domínio de *R. mangle* na área de maior salinidade está sendo possível porque a salinidade ainda não é suficientemente elevada, a ponto de excluí-la do local, e posteriormente ser dominada por outras espécies. *L. racemosa* está ali se mantendo e possivelmente poderia vir a dominar o bosque, caso a salinidade aumente e haja alteração na granulometria do sedimento, ou quem sabe, também possa ser substituída por *A. schaueriana*, que também está presente no bosque.

Com relação a área de menor salinidade, o bosque adulto foi dominado por *Avicennia germinans*, que não esteve presente nas nossas análises (como o objetivo do trabalho foi comparar espécies de franja em maior e menor salinidade, a espécie ficou de fora, porque não estava presente na área de maior salinidade). Então não houve uma correlação, nesse caso, a respeito da influência da eficiência fotossintética com a estrutura da vegetação do bosque na área de menor. Assim, uma posterior análise incluindo *A. germinans* seria adequada.

Assim, pode-se concluir, a partir de todos os dados coletados desde a fluorescência transiente, fotossíntese e pigmentos fotossintetizantes, que *R. mangle* foi a espécie que

apresentou a melhor eficiência fotossintética (lembrando que a coleta foi feita em árvores jovens) foi também aquela que dominou o bosque de maior desenvolvimento.

8- CONCLUSÕES

- *Laguncularia racemosa* apresentou melhores desempenhos fotossintéticos na fase fotoquímica.
- *Rhizophora mangle* exibiu melhores desempenhos na fase bioquímica da fotossíntese.
- As clorofilas *a* e a razão clorofila *a/b* diminuíram com a salinidade, em ambas as espécies.
- As concentrações dos pigmentos carotenoides aumentaram com a salinidade, nas duas espécies.
- O bosque de franja, na área de maior salinidade, foi dominado por árvores adultas de *R. mangle*.
- *R. mangle* apresentou a melhor eficiência bioquímica e foi também a que dominou o bosque adulto.

8- REFERÊNCIAS

- ALLAHVERDIEV, S.R.; MAVITUNA, M.; GANIEVA, R. Effects of salt stress and synthetic hormone polystimuline K on photosynthetic activity of *Trianea bogotensis* Karst. **Journal of Botany**, v. 22, p. 19-23, 1998.
- ARAUJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da Fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 7, n. 4, p. 463-472, 2009.
- ARNON, D.I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, v.24, p. 1-15, 1949.
- ARO, E.M.; VIRGIN, I.; ANDERSSON, B. Photo inhibition of photo system II. Inactivation Protein damage and turnover. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1143, p. 113-134, 1993.
- BAKER N.R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, p. 1607-1621, 2004.
- BALL, M.C. Photosynthesis in mangroves. **Wetlands**, v. 6, n. 1, p. 12-22, 1986.
- BALL, M.C. Ecophysiology of mangroves. **Trees**, v. 2, p. 129-142, 1988.
- BALL M. C. Comparative ecophysiology of mangrove forest and tropical lowland moist forest. In: **Tropical Forest Plant Ecophysiology**, Chapman and Hall, New York, pp 461–496, 1996.
- BALL, M.C.; COWAN, I.R.; FARQUHAR, G.D. Maintenance of leaf temperature and the optimization of carbon gain in relation to water-loss in a tropical mangrove forest. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p. 263–276, 1988.
- BALL M.C.; COWAN I.R.; FARQUHAR, C.D. Maintenance of leaf temperature and the optimization of carbon gain in relation to water loss in a tropical mangrove forest. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p. 263–276, 1988.
- BALL, M.C.; S.M. PIDSLEY. 1995. Growth responses to salinity in relation to distribution of two mangrove species, *Sonneratia alba* and *S. lanceolata*, in northern Australia. **Functional Ecology**, v. 9, p. 77-85, 1995.
- BALL, M. C.; FARQUHAR, G. F. Photosynthetic and stomatal responses of the grey mangrove, *Avicennia marina*, to transient salinity conditions. **Plant Physiology**, v. 74, p. 7-11, 1984a.
- BALL, M.C.; FARQUHAR, G.D. Photosynthetic and stomatal responses of 2 mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long-term salinity and humidity conditions. **Plant Physiology**, v. 74, p. 1–6, 1984b.

BARR, J. G.; FUENTES, J. D.; ENGEL, V.; ZIEMAN, J. C. Physiological responses of red mangroves to the climate in the Florida Everglades. **Journal of Geophysical Research**, v. 114, p. 1-13, 2009.

BARNES, J.D.; BALAGUER, L.; MANRIQUE, E.; ELVIRA, S.; DAVISON, A.W. 1992. A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls *a* and *b* in lichens and higher plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 32, p. 85-100, 1992.

BJÖRKMAN, O.; DEMMIG, B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, v. 170, n. 04, p. 489–504, 1987.

BLACKBURN, G.A. Hyperspectral remote sensing of plant pigments. **Journal of Experimental Botany**, v.58, n. 4, p. 855-867, 2007.

BOLHÀR-NORDENKAMPF, H.R.; LONG, S.P.; BAKER, N.R. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. **Functional Ecology**, v. 3, p. 497-514, 1989.

CINTRON, G.; LUGO, A.E.; POOL, D.J.; MORRIS, G. Mangroves of Arid Environments in Puerto Rico and Adjacent Islands. **Biotropica**, v. 10, n. 2, p. 110-121, 1978.

CINTRON, G; SCHAEFFER-NOVELLI, Y. **Introduccion a la ecologia del manglar**. Oficina Regional de Ciencia y tecnologia de la UNESCO Para América Latina y el Caribe - ROSTLAC. Montevideo. 109 p. 1983.

CINTRON-MOLERO, G.; SCHAEFFER-NOVELLI, Y. Ecology and management of New World mangroves. In: Coastal Plant Communities of Latin America. U. Seeliger (ed.). **Academic Press**, California, p. 233-258, 1992.

DAS, A.B; PARIDA, E.U.C; DAS, E.P. Studies on pigments, proteins and photosynthetic rates in some mangroves and mangrove associates from Bhitarkanika, Orissa. **Marine Biology**, v. 141, p. 415–422, 2002.

DE RONDE, J.A.; CRESS, W.A.; KRÜGER, G.H.J.; STRASSER, R.J.; VAN STADEN, J. Photosynthetic response of transgenic soybean plants, containing an *Arabidopsis P5CR* gene, during heat and drought stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, p. 1211–1224, 2004.

DUKE, N.C. Mangrove floristics and biogeography. In: Robertson, A.I.; Alongi, D.M. Tropical mangrove ecosystems. **Coastal and Estuarinos Studies**, p. 7-41, 1992.

DUKE, N.C.; BALL, M.C.; ELLISON, J.C. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. **Global Ecology and Biogeography Letters**, v. 7, p. 27–47, 1998.

FALQUETO, A.R.; CASSOL, D.; MAGALHÃES JUNIOR, A.M.; OLIVEIRA, A.C.; BACARIN, M.A. Características da fluorescência da clorofila em cultivares de arroz com ciclo precoce, médio

e tardio. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, supl. 2, p. 579-581, jul. 2007.

FRANK, H.A.; YOUNG, A.J.; BRITTON, G.; COGDELL, R.J. The Photochemistry of Carotenoids. **Kluwer Academic Publishers**, Dordrecht, The Netherlands, 1999.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence, **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 990, p. 87–92, 1989.

GOMES, M.T.G.; LUZ, A.C.; SANTOS, M.R.; BATITUCCI, M.C.P.; SILVA, D.M.; FALQUETO, A.R. Drought tolerance of passion fruit plants assessed by the OJIP chlorophyll a fluorescence transient. **Scientia Horticulturae**, v. 142, p. 49–56, 2012.

GONÇALVES, J.F.C.; SANTOS JR., U.M. Utilization of the chlorophyll a fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environments of high irradiance. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 17, p. 307-313, 2005.

GONÇALVES, J.F.C.; SILVA, C.E.; GUIMARÃES, D.G.; BERNARDES, R.S. Análise dos transientes da fluorescência da clorofila *a* de plantas jovens de *Carapa guianensis* e de *Dipteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. **Acta Amazonica**, v. 40, n. 1, p. 89 – 98, 2010.

GOVINDJEE. Sixty-three Years since Kautsky: Chlorophyll a Fluorescence. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 22, p. 131-160, 1995.

HAO, G.; JONES, T.J.; LUTON, C.; ZHANG, Y-J.; MANZANE, E.; SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S.J.; CAO, K-F.; GOLDSTEIN, G. Hydraulic redistribution in dwarf *Rhizophora mangle* trees driven by interstitial soil water salinity gradients: impacts on hydraulic architecture and gas exchange. **Tree Physiology**, v. 29, p. 697 – 705, 2009.

HAVAUX, M.; TARDY, F. Loss of chlorophyll with limited reduction of photosynthesis as an adaptive response of Syrian barley landraces to high-light and heat stress. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 26, p. 569-578, 1999.

HENDRY, G.A.F.; PRICE, A.H. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. **Methods in Comparative Plant Ecology**, p.148-152, 1993.

HISCOX, J.D.; ISRAELSTAM, G.F. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Canadian Journal of Botany.**, v. 57, p. 1332-1334, 1979.

HONG, S.S.; XU, D.Q. Light-induced increase in initial chlorophyll fluorescence F_0 level and the reversible inactivation of PS II reaction centers in soybean leaves. **Photosynthesis Research**, v. 61, p. 269-280, 1999.

HOPPE-SPEER, C.L.; ADAMS, J.B.; RAJKARAN, A.; BAILEY, D. The response of the red mangrove *Rhizophora mucronata* Lam. to salinity and inundation in South Africa. **Aquatic Botany**, v. 95, p. 71-76, 2011.

JIMENEZ, J.A.; MARTINEZ R.; ENCARNACION, L. Massive tree mortality in a Puerto Rican mangrove forest. **Caribbean Journal of Science**, v. 21, p. 75-78, 1985a.

JIMENEZ, J.A.; MARTINEZ, R.; ENCARNACION, L. Massive tree mortality in Puerto Rican mangrove forest. **Caribbean Journal of Science**, v. 21 (1-2), p. 75-78, 1985b.

KALAJI, H.M.; GOVINDJEE, BOSA, K.; KOSCIELNIAK J.; ZUK-GOŁASZEWSKAE, K. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. **Environmental and Experimental Botany**, v. 73, p. 64-72, 2011.

KATHIRESAN, K.; KANNAN, L. Photosynthetic productivity in species of *Rhizophora*. In: *The Mangroves*. Proc. Natl. Symp. Biol. Util. Cons. Mangroves Shivaji University, Kolhapur, India. p 262–265, 1985.

KAUSTSKY, H.; APPEL, W.; AMANN, H. 1960. Chlorophyllfluorescenz und kohlenstoffassimilation. In: MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51 n. 345, p. 659 – 668, 2000.

KITAO, M., UTSUGI, H., KURAMOTO, S., TABUCHI, R., FUJIMOTO, K., LIHPAI, S. Light-dependent photosynthetic characteristics indicated by fluorescence in five mangrove species native to Pohnpei Island, Micronesia. **Physiologia Plantarum**, v. 117, p. 376-382, 2003.

KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence: the basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 42, p. 313–349, 1991.

KRAUSS, K.W.; ALLEN, J.A. Influence of salinity and shade on seedling photosynthesis and growth of two mangrove species *Rhizophora mangle* and *Bruguiera sexangula*, introduced to Hawaii. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 77, n. 4, p. 311–324, 2003.

KRAUSS, K. W.; LOVELOCK, C. E.; MCKEE, K. L.; LÓPEZ-HOFFMAN, L.; EWE, S. M. L.; SOUSA, W. P. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: a review. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 89, p.105–127, 2008.

LAMBERS, J.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. 1998. **Plant Physiological Ecology**. New York: -Verlag, 540p.

LAMBERS, J.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. 2008. **Plant Physiological Ecology**. New York: Springer, 2 ed. 604p.

LAWLOR D.W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant Cell Environ**, v. 25, p. 275–294, 2002.

LICHTENTHALER, H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, v. 148, p. 350-382, 1987.

LIN, G.H.; STERNBERG, L.D.L. Effect of growth form, salinity, nutrient and sulfide on photosynthesis, carbon isotope discrimination and growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L). **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 19, p. 509–517, 1992a.

LIN, G.H.; STERNBERG, L.D.L. Comparative study of water-uptake and photosynthetic gas-exchange between scrub and fringe red mangroves, *Rhizophora mangle* L. **Oecologia**, New York, v.90, p.399–403, 1992b.

LIN, Z.H.; CHEN, L.S.; CHEN, R.B.; ZHANG, F.Z.; JIANG, H.X.; TANG, N. CO₂ assimilation, ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of tea leaves in response to phosphorus supply. **BMC Plant Biology**, v. 9, p. 1-12, 2009.

LONG, S.P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 45, p. 633-662, 1994.

LÓPEZ-HOFFMAN, L.; ANTEN, N.P.D.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; ACKERLY, D.D. Salinity and light interactively affect neotropical mangrove seedlings at the leaf and whole plant levels. **Oecologia**, v. 150, p. 545–556, 2007.

LOVELOCK, C.E.; BALL, M.C. Influence of salinity on photosynthesis of halophytes. *In* A Läuchli, U Lüttge, eds, Salinity: Environment—Plants—Molecules. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, **The Netherlands**, p. 315–339, 2002.

LOVELOCK, C. E.; FELLER, I. C. Photosynthetic performance and resource utilization of two mangrove species coexisting in a hypersaline scrub forest. **Oecologia**, New York, v. 134, p. 455-46, 2003.

LOVELOCK, C. E.; BALL, M. C.; FELLER, I. C.; ENGELBRECHT, B. M. J.; EWE, M. L. Variation in hydraulic conductivity of mangroves: influence of species, salinity, and nitrogen and phosphorus availability. **Physiologia Plantarum**, Malden, v. 127, p. 457-464, 2006.

LUGO, A.E. Mangrove Ecosystems: Successional or Steady State? **Biotropica**, v. 12, n. 2, p. 65-72, 1980.

LUGO, A.E.; SNEDAKER, S.C. The ecology of mangroves. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 5, p. 39-64, 1974.

MAATHUIS, F.J.M.; AMTMANN, A. K⁺ nutrition and Na⁺ toxicity: the basis of cellular ratios. **Ann Bot**, v. 84, p. 123–133, 1999.

MARSCHNER, H. Mineral nutrition of higher plants. **London: Academic Press**, 1995.

MARTIN, K. C.; BRUHN, D.; LOVELOCK, C. E.; FELLER, I. C.; EVANS, J. R.; BALL, M. C. Nitrogen fertilization enhances water-use efficiency in a saline environment. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, p. 344-357, 2010.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 345, p. 659 – 668, 2000.

MCKEE, K.L. Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of establishment ability and physico-chemical factors. **Oecologia**, New York, v. 101, p. 448 – 460, 1995.

MEDINA E.; GARCÍA, V.; CUEVAS, E. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content and drought resistance in tropical rain forests of the upper Río Negro Region. **Biotropica**, v. 22, p. 51–64, 1990.

MEDINA, E.; FRANCISCO, M. Osmolality and ^{13}C of leaf tissues of mangrove species from environments of contrasting rainfall and salinity. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 45, p. 337-344, 1997.

MEHTA, P.; JAJOO, A.; MATHUR, S.; BHARTI, S. Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on Photosystem II in wheat leaves. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, p. 16-20, 2010.

NAIDOO, G.; TUFFERS, A.V.; VON WILLERT, D.J. Changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of two mangroves and a mangrove associate in response to salinity in the natural environment. **Trees**, v. 16, p. 140-146, 2002.

NAIDOO, G. Ecophysiological differences between fringe and dwarf *Avicennia marina* mangroves. **Trees**, v. 24, p. 667-673, 2010.

NAIDOO, G.; HIRALAL, O.; NAIDOO Y. Hypersalinity effects on leaf ultrastructure and physiology in the mangrove *Avicennia marina*. **Flora**, Philadelphia, v. 206, p. 814-820, 2011.

NANDY, P.; DAS, S.; GHOSE, M.; SPOONER-HART, R.; Effects of salinity on photosynthesis, leaf anatomy, ion accumulation and photosynthetic nitrogen use efficiency in five Indian mangroves. **Wetlands Ecology Manage**, v. 15, p. 347–357, 2007.

ÖQUIST, G.; CHOW, W.S.; ANDERSON, J.M. Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II. **Planta**, v. 186, p. 450-460, 1992.

OUKARROUMA, A.; EL MADIDI, S.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R.J. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll *a* fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 438–446, 2007.

OUKARROUM, A.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R.J. Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using chl *a* fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. **Physiology Plant**, v. 137, p. 188-199, 2009.

PANDA, D.; DASH, P.K.; DHAL, N.K.; ROUT, N.C. Chlorophyll fluorescence parameters and chlorophyll content in mangrove species grown in different salinity. **General and Applied Plant Physiology**, v. 32, n. 3-4, p. 175-180, 2006.

PAPAGEORGIU, G.C.; MURATA, N. The unusually strong stabilizing effects of glycine betaine on the structure and function of the oxygen-evolving Photosystem II complex. **Photosynthesis Research**, v. 44, p. 243–252, 1995.

PARIDA, A. K.; DAS, A. B.; MITTRA, B. Effects of NaCl stress on the structure, pigment complex, composition, and photosynthetic activity of mangrove *Bruguiera parviflora* chloroplasts. **Photosynthetica**, New York, v. 41, n. 2, p. 191-200, 2003.

PARIDA A. K.; DAS A. B.; MOHANTY P. Defense potentials to NaCl in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: differential changes of isoforms of some antioxidative enzymes. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, p. 531–542, 2004.

PARIDA, A. K.; JHA, B. Salt tolerance mechanisms in mangroves: a review. **Trees**, New York, v. 24, p. 199-217, 2004.

PEARSE, I.S.; HEATH, K. D., CHEESEMAN, J.M. Biochemical and ecological characterization of two peroxidase isoenzymes from the mangrove, *Rhizophora mangle*. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, p. 612–622, 2005.

PIETERS A.J.; SOUKI E.S. Effects of drought during grain filling on PSII activity in rice. **Journal of Plant Physiology**, v. 162, p. 903 - 911, 2005.

PIETRINI, F.; CHAUDHURI, D.; THAPLIYAL, A.P.; MASSACCI, A. Analysis of chlorophyll fluorescence transients in mandarin leaves during a photo-oxidative cold shock and recovery. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 106, p. 189-198, 2005.

POPP, M.; LARHER, F.; WEIGEL, P. Osmotic adaptation in Australian mangroves. **Vegetatio**, v. 61, p. 247–253, 1985.

SAENGER, P.; SNEDAKER, S.C. Pantropical trends in mangrove aboveground biomass and annual litterfall. **Oecologia**, New York, v. 96, n. 3, p. 293 – 299, 1993.

SCHAEFFER-NOVELLI, Y., CINTRON, G. **Guia para estudo de áreas de manguezal e estrutura, função e flora**. Caribbean Ecological Research, São Paulo, 150 p, 1986.

SCHAEFFER-NOVELLIA, Y.; CINTRO-MOLERO, G.; SOARES, M.L.G.; DE-ROSA, M.T. Brazilian mangroves. **Aquatic Ecosystem Health and Management**, v. 3, p. 561-570, 2000.

SCHANSKER, G.; TÓTH, S.Z.; STRASSER, R.J. Methylviologen and dibromothymoquinone treatments of pea leaves reveal the role of photosystem I in the Chl a fluorescence rise OJIP. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1706, p. 250– 261, 2005.

SCHOLANDER, P.F. How mangroves desalinate seawater. **Physiology Plant**, v. 21, p. 251–26, 1968.

SEARSON, M.G.; THOMAS D.S.; MONTAGU K.D.; CONROY J.P. Leaf water use efficiency differs between Eucalyptus seedlings from contrasting rainfall environments. **Functional Plant Biology**, v. 31, p. 441–450, 2004.

SILVA, M.A.B.; BERNINI, E.; CARMO, T.M.S. Características estruturais de bosques de mangue dos estuário do rio São Mateus, ES, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, v. 19, n. 3, p. 465-471, 2005.

SILVA, M. DE A.; JIFON, J. L.; SILVA, J. A. G. DA; SHARMA, V. Use of physiological parameters as fast tools to screen for drought tolerance in sugarcane. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.19, n.3, p.193-201, 2007.

SOARES, M.L.G. Estrutura vegetal e grau de perturbação dos manguezais da lagoa da Tijuca, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, n. 3, p. 503-515, 1999.

SOARES, M.L.G.; CHAVES, F.O.; CORREA, F.M.; SILVA JR.; C.M.G. Diversidade Estrutural de Bosques de Mangue e sua Relação com Distúrbios de Origem Antrópica: o caso da Baía de Guanabara (Rio de Janeiro). **Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ**, v. 26, p. 101 – 116, 2003.

SOBRADO, M.A. Leaf photosynthesis of the mangrove *Avicennia germinans* as affected by NaCl. **Photosynthetica**, v. 36, n. 4, p. 547-555, 1999.

SOBRADO, M.A.: Influence of external salinity on the osmolality of xylem sap, leaf tissue and leaf gland secretion of the mangrove *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. **Trees**, v. 18, p. 422-427, 2004.

SOBRADO, M.A. Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as affected by salinity. **Photosynthetica**, New York, v. 43, n. 2, p. 217-221, 2005.

SOBRADO, M.A; BALL, M.C. Light use in relation to carbon gain in the mangrove, *Avicennia marina*, under hypersaline conditions. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 26, p. 245–251, 1999.

SMIT, M. F.; VAN HEERDEN, P. D. R; PIENAAR, J. J.; WEISSFLOG, L.; STRASSER, R. J.; KRÜGER, G. H. J. Effect of trifluoroacetate, a persistent degradation product of fluorinated hydrocarbons, on *Phaseolus vulgaris* and *Zea mays*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 47, p. 623-634, 2009.

SRIVASTAVA, A.; GUISSÉ, B.; GREPPIN, H.; STRASSER, R.J. Regulation of antenna structure and electron transport in photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probe by fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1320, p. 95-106, 1997.

STRASSER, B. Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll *a* fluorescence transients. **Photosynthesis Research**, v. 52, p. 147-155, 1997.

STRASSER, R.J.; STRASSER, B.J. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP test. In: Mathis, P. (Ed.), *Photosynthesis: From Light to Biosphere*, V. **Kluwer Academic Publishers**, Dordrecht, NL, pp. 977–980, 1995.

STRASSER, R.J.; SRIVASATAVA, A.; GOVINDJEE. Polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient in plants and cyanobacteria, **Photochemistry and Photobiology**, v. 61, p. 32-34, 1995.

STRASSER, R.J., STIRBET, A.D. Heterogeneity of photosystem II probed by the numerically simulated chlorophyll *a* fluorescence rise (O–J–I–P). **Mathematical and Computer in Simulation**, v. 48, p. 3–9 1998.

STRASSER R.J.; SRIVASTAVA, A.; TSIMILLI-MICHAEL, M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus M (ed) *Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation*. **Taylor and Francis**, London, pp 445–483, 2000.

STRASSER, A., TSIMILLI-MICHAEL, M., SRIVASTAVA, A. Analysis of the fluorescence transient, in: Papageorgiou, G. C.; Govindjee (eds.), *Chlorophyll fluorescence: A signature of photosynthesis*. *Advances in Photosynthesis and Respiration Series*. **Springer**, Dordrecht, p. 32-362, 2004.

STREIT, N.M.; CANTERLE, L.P.; CANTO, M.W.; HECKTHEUER, L.H.H. As Clorofilas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.35, n.3, p.748-755, mai-jun, 2005.

SUÁREZ, N. Leaf longevity, construction, and maintenance costs of three mangrove species under field conditions. **Photosynthetica**, v. 41, n. 3, p. 373-381, 2003.

SUDHIR, P.; MURTHY, S.D.S. Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis. **Photosynthetica**, v. 42, n. 4, p. 481-486, 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. 2009. **Fisiologia vegetal**. São Paulo: Artmed, 4 ed. 2009. 848 p.

TAKEMURA, T.; HANAGATA, N.; SUGIHARA, K.; BABA, S.; KARUBE, I.; DUBINSKY, Z. Physiological and biochemical responses to salt stress in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza*. **Aquatic Botany**, v. 68, p. 15–28, 2000.

THACH, L.B.; SHAPCOTT, A.; SCHMIDT, S.; CRITCHLEY, C. The OJIP fast fluorescence rise characterizes Graptophyllum species and their stress responses. **Photosynthesis Research**, v. 94, p. 423-436, 2007.

TOMEK, P.; LAZÁR, D.; ILÍK, P; NAUS, J. On intermediate steps between the O and P steps in chlorophyll *a* fluorescence rise measure at different intensities of exciting light. **Australian Journal Plant Physiology**, v. 28, p. 115-1160, 2001.

TOMLINSON, P.B. **The botany of mangroves**. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. 419p.

TOMLINSON, P.B. **The botany of mangroves**. Cambridge: Cambridge Tropical Biology Series. 1998. 419p.

TÓTH, S.Z.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R.J. A non-invasive assay of the plastoquinone pool redox state based on the OJIP-transient. **Photosynthesis Research**, v. 93, p. 193–203, 2007.

TSIMILLI-MICHAEL M.; STRASSER R.J. In vivo assessment of plants' vitality: applications in detecting and evaluating the impact of Mycorrhization on host plants. In: Varma A, editor. Mycorrhiza: state of the art, genetics and molecular biology, ecofunction, biotechnology, eco-physiology, structure and systematics. **Dordrecht Springer**, p. 679–703, 2008.

WALSH, G.E. Mangroves: a review. In: Reimold, R. J., Queen, W. H. (Ed.). Ecology of halophytes. **New York: Academic Press**, p. 51-174, 1974.

WEI, L.; YAN, C.; BINBIN Ye, B.; GUO, X. Effects of Salinity on Leaf $\delta^{13}C$ in Three Dominant Mangrove Species along Salinity Gradients in an Estuarine Wetland, Southeast China. **Journal of Coastal Research**, v. 24, n. 1, p. 267–272, 2008.

XU, D.Q.; WU, S. Three phases of dark-recovery course from photoinhibition resolved by the chlorophyll fluorescence analysis in soybean leaves under field conditions. **Photosynthetica**, v.32, p.417-423, 1996.

YUSUF, M.A.; KUMAR, D.; RAJWANSHI, R.; STRASSER, R.J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; GOVINDJEE; SARIN, N.B. Overexpression of γ -tocopherol methyl transferase gene in transgenic Brassica juncea plants alleviates abiotic stress: Physiological and chlorophyll a fluorescence measurements. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1797, p. 1428–1438, 2010.

ZLATEV, Z.S.; YORDANOV, I.T. Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. Bulg. **Journal of Plant Physiology**, v. 30, n. 3-4, p. 3-18, 2004.