



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA AMBIENTAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA AMBIENTAL

KAREN OTONI DE OLIVEIRA LIMA

DINÂMICA POPULACIONAL DE PLÂNTULAS DE *RHIZOPHORA MANGLE* L. NO
SUDESTE DO BRASIL

VITÓRIA

2018

KAREN OTONI DE OLIVEIRA LIMA

DINÂMICA POPULACIONAL DE PLÂNTULAS DE *RHIZOPHORA MANGLE* L. NO
SUDESTE DO BRASIL

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Ambiental, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Oceanografia Ambiental.

Orientadora: Dra. Mônica Maria Pereira Tognella

Co-orientadores: Dra. Simone Rabelo da Cunha

Dr. Humber Agreli de Andrade

VITÓRIA

2018

KAREN OTONI DE OLIVEIRA LIMA

DINÂMICA POPULACIONAL DE PLÂNTULAS DE *RHIZOPHORA MANGLE* L. NO
SUDESTE DO BRASIL

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Ambiental da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Oceanografia Ambiental.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. Agnaldo Silva Martins – Examinador Interno UFES

Prof. Dr. Renato David Ghisolfi – Examinador Interno UFES

Profa. Dra . Leila de Lourdes Longo – Examinador Externo UFRB

Profa. Dra. Viviane Fernandez Cavalcanti– Examinador Externo UFF

Dedico este trabalho aos meus pais, que sempre me mostraram o caminho da persistência e que a educação é o nosso bem maior.

Agradecimentos

À Deus, por todas as bênçãos concedidas em minha vida, pela força e sabedoria proporcionada a cada dia, por permitir superar todos os desafios ao longo da minha vida acadêmica e por mais uma grande conquista.

À prof^a. Dra. Mônica Maria Pereira Tognella, pela orientação, dedicação à minha formação durante todos esses anos, afinal foram 8 anos e meio desde a graduação, por compartilhar comigo todo o seu conhecimento e pela confiança. Pelos puxões de orelha, questionamentos e por todos os ensinamentos proporcionados que foram essenciais para minha formação e crescimento profissional. Obrigada por me permitir caminhar ao lado de uma pessoa tão ética e determinada como você.

Aos meus co-orientadores, prof^a. Dra. Simone Rabelo e prof. Dr. Humber Andrade, por aceitarem me acompanhar durante essa jornada, pela orientação e todo o conhecimento transmitido.

Aos professores do programa de Pós-Graduação em Oceanografia Ambiental, pelas excelentes disciplinas ministradas, em especial ao Renato Ghisolfi, Agnaldo Martins e aos demais professores pelas contribuições que me deram por ocasião dos seminários realizados no programa ao longo do doutorado.

Aos meus queridos pais, Lúcia e Dijalma, por todo amor, carinho, apoio e confiança. Por tudo que tem feito por mim a todo o momento e, mais uma vez, tudo que busco em minha vida é para vocês.

À minha grande família e as minhas companheiras de apartamento pela paz do nosso convívio durante os últimos anos, pelo carinho e por todos os momentos de desabafo, risadas, e todo apoio de sempre, vocês me ajudaram e muito.

À MSc. Sávia Pascoalini, amiga sempre presente, pelo ombro amigo, pela leveza que transmite todos ao seu redor, pela amizade e pelas sugestões e discussões que foram sempre produtivas.

À Bruna Viana, pelo ombro amigo e pelas palavras de conforto quando necessárias, e inclusive pelas traduções sempre solicitadas na última hora.

Ao Marcos, companheiro e amigo, que acompanhou de perto toda esta jornada, sempre me apoiando e incentivando, e por repetir inúmeras vezes que eu seria capaz.

Aos meus grandes amigos, próximos e distantes, por torcerem pelo meu sucesso e por mantermos um sentimento tão maravilhoso, que é o da amizade.

À todos os queridos membros do Laboratório de Gestão em Manguezal (GEMA), uma equipe nota dez, que foi parte fundamental para o desenvolvimento do meu trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Espírito Santo (FAPES) pelo financiamento do projeto de pesquisa (Processo N° 36286770/07) referente ao Edital N° 019/2006 (PPP) intitulado “Programa de avaliação dos manguezais na região norte do Espírito Santo (São Mateus e Conceição da Barra)”, que permitiu o desenvolvimento inicial deste estudo.

Ao Instituto Estadual de Meio Ambiente (IEMA) pela Autorização de Pesquisa GRN N° 013-2013 (Processo N°59484527) do projeto intitulado “Sobrevivência do banco de plântulas em diferentes bosques de mangue na foz do rio Itaúnas, Conceição da Barra, Espírito Santo, Brasil”.

Ao Parque Estadual de Itaúnas (PEI) pela permissão da realização do presente estudo nos manguezais do estuário do rio Itaúnas.

Gratidão!

RESUMO

A análise do padrão de crescimento e o conhecimento da dinâmica populacional de plântulas são utilizados como subsídios para o entendimento ecológico dos manguezais. Essa tese teve como objetivo selecionar e comparar modelos de regressão que melhor descrevam as curvas de crescimento das plântulas de *Rhizophora mangle* com base nas variáveis: altura (cm) e tempo (dias) e compreender a sua dinâmica populacional. Três parcelas foram estabelecidas em bosques de franja no manguezal do rio Itaúnas, situado no Atlântico Sul (Conceição da Barra, Espírito Santo). As plântulas presentes e os novos recrutas foram marcados e monitorados entre 2008 e 2014. Os modelos Linear, Exponencial, Power Law, Monomolecular, Logístico e Gompertz foram ajustados com formulações não lineares e minimização da soma dos quadrados dos resíduos. Os modelos Monomolecular, Logístico de 3 parâmetros e Gompertz apresentaram o melhor desempenho para descrever o crescimento das plântulas, tornando-se as melhores opções para os estudos em longo prazo. As diferentes curvas refletem a complexidade do crescimento caulinar nesta fase para a espécie. A análise da distribuição conjunta dos parâmetros (H_0 , r e K) possibilitou o estudo dos atributos ecológicos e permitiu observar a sua variabilidade entre os indivíduos em cada modelo. A dinâmica populacional foi avaliada por meio da construção da tabela de vida das coortes anuais e ajuste de modelo exponencial para os dados de sobrevivência. Os resultados mostraram variabilidade no recrutamento e elevadas taxas de mortalidade nos dois primeiros anos de todas as coortes. Estas exibiram curva de sobrevivência do Tipo III, correspondendo a uma função de decaimento exponencial e evidenciando o padrão de mortalidade no estágio de plântulas independente da escala temporal avaliada e da estrutura do bosque na qual estão submetidas. Os valores de b , inclinação das curvas, das coortes foram diferentes mostrando que a intensidade no declínio do número de plântulas varia entre as gerações. Os resultados apresentados reforçam a importância de estudos em longo prazo em manguezais e como o crescimento de plântulas e a sobrevivência das coortes são variáveis ao longo do tempo, onde poucos indivíduos conseguem alcançar efetivamente o estágio jovem. Por outro lado, estas características reforçam a resiliência do ecossistema.

Palavras-chave: Manguezal, modelos, tabela de vida, coortes e crescimento.

ABSTRACT

The analysis of the growth pattern and the knowledge of the population dynamics of seedlings are used as subsidies for the ecological understanding of mangroves. This thesis aimed to select and compare regression models that best describe the growth curves of *Rhizophora mangle* seedlings based on the variables: height (cm) and time (days) and to understand their population dynamics. Three plots were established in fringe mangrove forests in the Itaúnas river, located in the South Atlantic (Conceição da Barra, Espírito Santo). The present seedlings and the new recruits were tagged and monitored between 2008 and 2014. The Linear, Exponential, Power Law, Monomolecular, Logistic and Gompertz models were adjusted with non-linear formulations and minimization of the sum of the squares of the residues. The Monomolecular, Logistic of 3 parameters and Gompertz models presented the best performance to describe the growth of the seedlings, becoming the best options for the long-term studies. The different curves reflect the complexity of stem growth at this stage for species. The analysis of the joint distribution of the parameters (H_0 , r and K) allowed the study of the ecological attributes and allowed to observe their variability among the individuals in each model. Population dynamics were evaluated by constructing the life table of the annual cohorts and adjusting the Exponential model for the survival data. The results showed variability in recruitment and high mortality rates in the first two years of all cohorts. They showed Type III survival curve, corresponding to an exponential decay function and evidencing the mortality pattern at the seedling stage regardless of the evaluated temporal scale and the forest structure in which they are submitted. The values of b , slope of the curves, of the cohorts were different showing that the intensity in the decline of the number of seedlings varies between generations. The results presented reinforce the importance of long-term studies in mangroves and how seedling growth and cohort survival are variable over time, where few individuals can effectively reach the young stage. On the other hand, these characteristics reinforce the resilience of the ecosystem.

Keywords: Mangrove, models, life table, cohorts and growth.

LISTA DE TABELA

Tabela 1.1. Descrição dos modelos de crescimento (em altura) utilizados neste trabalho para descrever a altura das plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> , conforme Paine et al. (2012). Os modelos estimam a variação de altura (H), ao longo do tempo (t). Os parâmetros dos modelos são: altura inicial (H_0), taxa de crescimento (r), tamanho assintótico (K), coeficiente de atenuação da taxa de crescimento (β). No modelo de 4 parâmetros, L representa a assíntota inferior e K representa a assíntota superior da curva.....	52
Tabela 2.1. Precipitação mensal entre 2007 e 2014 no município de Conceição da Barra, Espírito Santo. Ppt_oco: precipitação ocorrida (mm); Ppt_esp: precipitação esperada (mm). Dados extraídos de: www.incaper.es.gov.br . Acesso em: Nov/2017.....	95
Tabela 2.2. Variáveis ambientais e informações de déficit hídrico (dh) ao longo do período amostral (2007 – 2014). Sal: salinidade; Ppt: precipitação (mm); Ppt média esp. (mm): precipitação média esperada; UR: umidade relativa (%); T°C mín.: temperatura mínima; T°C máx.: temperatura máxima. Dados extraídos de: www.incaper.es.gov.br . Acesso em: Nov/2017.....	97
Tabela 2.3. Tabela de vida para plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> das coortes 2008 - 2013. n_x : número de indivíduos vivos no início de cada classe etária; l_x : Sobrevivência/Proporção da coorte original sobrevivente no início de cada ano x ; d_x : Número de indivíduos mortos entre x e $x+1$; q_x : a probabilidade de morrer entre x e $x+1$; p_x : a probabilidade de sobreviver entre x e $x+1$	98
Tabela 2.4. Coeficiente de determinação (R^2), estimativas e intervalos de confiança dos parâmetros (N_0 , b) das curvas de sobrevivência (N_x) em função da classe etária, e as estimativas da taxa de mortalidade (q) e da meia vida (anos) das coortes anuais das plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> . L: Linear; Exp: Exponencial.....	103
Tabela 2.5. Coeficiente de correlação de Spearman e p -valor entre a longevidade (meses) e a altura inicial e final (cm) das plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> de cada coorte.....	107
Tabela 2.6. Coeficiente de correlação de Spearman (R) e p -valor entre o recrutamento mensal de plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> , por ano, e as variáveis ambientais: precipitação acumulada no mês do recrutamento (Ppt (0)); 1 mês antes (Ppt (1)); 2 meses antes (Ppt (2)); 3 meses antes (Ppt (3)); no ano anterior (Ppt_4);	

umidade relativa do ar (UR_0); umidade relativa do ar no mês anterior ao recrutamento (UR_1); T° C Máx.: temperatura máxima; T° C Min.: temperatura mínima; e salinidade.....109

Tabela 2.7. Coeficiente de correlação (R) e p -valor entre o número de plântulas de *Rhizophora mangle* mortas por mês, em cada ano, e as variáveis ambientais: precipitação acumulada no mês do evento de interesse (morte) (Ppt (0)); 1 mês antes (Ppt (1)); umidade relativa do ar (UR_0); umidade relativa do ar no mês anterior ao evento (UR_1); T° C Máx.: temperatura máxima; T° C Min.: temperatura mínima; e salinidade..... 109

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização geográfica da área de estudo (Parcelas A, B e C) no estuário do rio Itaúnas, sudeste do Brasil.....	30
Figura 1.1. Bosque monoespecífico de <i>Rhizophora mangle</i> da área de estudo no estuário do rio Itaúnas, sudeste do Brasil.....	48
Figura 1.2. Avaliação do crescimento (cm) das plântulas de <i>Rhizophora mangle in situ</i>	49
Figura 1.3. Frequência absoluta e relativa com que os diferentes modelos foram selecionados como mais adequados para descrever o crescimento das plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> avaliadas. Modelos: Monomolecular (M), Logístico (LG), Gompertz (G) Logístico de 4 parâmetros (LG4), Linear (L), Exponencial (E) e Power Law (P).....	56
Figura 1.4. Frequência absoluta e relativa com que os diferentes modelos foram selecionados como mais adequados para descrever o crescimento das plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> avaliadas. Modelos: Monomolecular (M), Logístico (LG), Gompertz (G) Logístico de 4 parâmetros (LG4), Linear (L), Exponencial (E) e Power Law (P).....	57
Figura 1.5. Frequência da longevidade das plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> para cada modelo avaliado: A) Monomolecular, B) Logístico, C) Gompertz, D) Logístico de 4 parâmetros, E) Linear e F) Exponencial.....	58
Figura 1.6. Frequência do tamanho inicial das plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> para cada modelo avaliado: A) Monomolecular, B) Logístico, C) Gompertz, D) Logístico de 4 parâmetros, E) Linear e F) Exponencial.....	59
Figura 1.7. Frequência do tamanho final das plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> para cada modelo avaliado: A) Monomolecular, B) Logístico, C) Gompertz, D) Logístico de 4 parâmetros, E) Linear e F) Exponencial.....	60
Figura 1.8. Curvas de crescimento individuais das plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> em cinza, utilizando o modelo vencedor para cada planta. A média e os limites do intervalo de 95% de confiança estão representados pelas linhas em preto sólida e tracejadas, respectivamente. Plantas para as quais o modelo vencedor foi: (A) Monomolecular, (B) Logístico, (C) Gompertz, (D) Logístico de 4 parâmetros, (E) Linear, (F) Exponencial e (G) Power Law (Potencial).....	62

Figura 1.9. Taxas relativas de crescimento em função da altura (RGR: Relative Growth Rate), aumento de altura em cm, por cm, por dia ($\text{cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$) das plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> , utilizando o modelo vencedor para cada planta. Plantas para as quais o modelo vencedor foi: (A) Monomolecular, (B) Logístico, (C) Gompertz, (D) Logístico de 4 parâmetros, (E) Linear, (F) Exponencial e (G) Power Law (Potencial).....	64
Figura 1.10. Distribuição conjunta de parâmetros para os três modelos mais representativos do crescimento de plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> . Modelo Monomolecular: (A) K e H_0 ; (B) K e r , (C) r e H_0 . Logístico: (D) K e H_0 ; (E) K e r , (F) r e H_0 . Gompertz: (G) K e H_0 ; (H) K e r , (I) r e H_0 . H_0 : altura inicial, r : taxa de crescimento, K : tamanho assintótico.....	66
Figura 2.1. Descrição do número de plântulas recrutadas de <i>Rhizophora mangle</i> por mês ao longo dos anos para as coortes de 2008 a 2014.....	101
Figura 2.2. Curva de sobrevivência (N_x) das coortes anuais das plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> (2008 – 2013) em função da idade. a) Coorte 2008, b) Coorte 2009, c) Coorte 2010, d) Coorte 2011, e) Coorte 2012, f) Coorte 2013. N : número de sobreviventes no início de cada ano.....	104
Figura 2.3. Distribuição conjunta dos parâmetros N_0 e b para as coortes de plântulas de <i>Rhizophora mangle</i> . N_0 : número de indivíduos recrutados. b : coeficiente de mortalidade.....	105
Figura 2.4. Estimativas dos parâmetros N_0 (a) e b (b) para cada coorte de plântulas de <i>Rhizophora mangle</i>	106

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	16
OBJETIVOS	28
ÁREA DE ESTUDO	29
REFERÊNCIAS	32
CAPÍTULO 1.....	40
GROWTH MODELS OF <i>RHIZOPHORA MANGLE</i> L. SEEDLINGS IN TROPICAL SOUTHWESTERN ATLANTIC	40
MODELOS DE CRESCIMENTO DE PLÂNTULAS DE <i>RHIZOPHORA MANGLE</i> L. NO SUDOESTE DO ATLÂNTICO TROPICAL	40
1.1 INTRODUÇÃO	42
1.2 MATERIAL E MÉTODOS	46
1.2.1 Área de estudo.....	46
1.2.2 Desenho amostral	47
1.3 RESULTADOS.....	55
1.4. DISCUSSÃO	67
1.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	76
1.6 REFERÊNCIAS.....	77
CAPÍTULO 2.....	84
TABELA DE VIDA PARA PLÂNTULAS DE <i>RHIZOPHORA MANGLE</i> L. NO SUDOESTE DO ATLÂNTICO TROPICAL	84
LIFE TABLE OF ANNUAL COHORTS OF <i>RHIZOPHORA MANGLE</i> L. SEEDLINGS IN TROPICAL SOUTHWESTERN ATLANTIC	84
2.1 INTRODUÇÃO	87
2.2 MATERIAL E MÉTODOS	89
2.2.1 Área de estudo.....	89
2.2.2 Coleta dos dados.....	90

2.2.3 Tabela de vida.....	91
2.2.4 Análises das variáveis bióticas e abióticas.....	92
2.3 RESULTADOS.....	94
2.3.1 Dados abióticos.....	94
2.3.2 Tabela de vida e curvas de sobrevivência.....	98
2.3.3 Variáveis populacionais e variáveis abióticas.....	107
2.4 DISCUSSÃO.....	110
2.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	120
2.6 REFERÊNCIAS.....	121
CONCLUSÕES GERAIS.....	128
APÊNDICE A.....	130

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA AMBIENTAL

INTRODUÇÃO GERAL

VITÓRIA

2018

INTRODUÇÃO GERAL

Os manguezais ocorrem em regiões tropicais e subtropicais, ocupando zonas intertidais e margens estuarinas em diferentes regimes climáticos (Schaeffer-Novelli, 1990; Duke e Allen, 2006). São as únicas florestas situadas na confluência do ambiente marinho e terrestre nessas regiões (Alongi, 2002).

Reguladores ambientais típicos desse ecossistema, como salinidade, geomorfologia e regime de marés vão impor restrições estruturais e funcionais às espécies chave do ecossistema. Tais fatores, ao longo do processo evolutivo, promoveram o desenvolvimento de características morfológicas, anatômicas e fisiológicas. Tais características são, por exemplo, desenvolvimento de raízes e rizóforos, embriões vivíparos e mecanismos eficientes de retenção de nutrientes bem como processos fisiológicos que permitem que essas espécies persistam em solos salinos e alagados (Alongi, 2014).

Florestas de manguezais proveêm uma ampla variedade de bens e serviços que beneficiam direta e indiretamente as populações costeiras e ecossistemas costeiros e marinhos adjacentes (Walters et al., 2008; Giri et al., 2011). Estão entre as florestas mais produtivas no ecossistema marinho (Alongi, 2005). Elas auxiliam na retenção de sedimentos e proteção das zonas costeiras contra a erosão e apresentam grau elevado de sequestro de carbono, o que as colocam entre as mais ricas neste elemento químico nas regiões tropicais (Donato et al., 2011).

O Brasil, após a Indonésia, apresenta a segunda maior área de manguezal com 1300000 hectares, o que corresponde a 8,5% do total global (Spalding et al., 2010). Os manguezais brasileiros ocorrem ao longo de 6786 km da linha de costa, que tem 7408 km de extensão (Schaeffer-Novelli et al., 2000). De acordo Cintron e Schaeffer-Novelli (1983) ao longo dessa extensão são encontradas as espécies de mangue: *Rhizophora mangle* Linnaeus (Rhizophoraceae), *R. harrisonii* L. (Rhizophoraceae), *R. racemosa* G. Mey. (Rhizophoraceae), *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm. Ex Moldenke (Acanthaceae), *A. germinans* (L.) L. (Acanthaceae), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. (Combretaceae) e *Conocarpus erectus* L. (Combretaceae). Há presença de manguezais desde o rio Oiapoque, no extremo

norte do litoral do Amapá, até o sul do estado de Santa Catarina, tendo como limite sul a latitude de 028°30'S no município de Laguna (Soares et al., 2012).

O desvio dos cursos de água doce, a deterioração da qualidade da água por emissão de poluentes e por excesso de nutrientes, e a destruição de áreas de mangue para o desenvolvimento de atividades como agricultura, aquicultura (principalmente fazendas de camarão), extração de sal e urbanização são os maiores problemas dos manguezais o que contribui para sua degradação e ameaçam o seu futuro no território brasileiro (Magris e Barreto, 2010). A sua resiliência depende da capacidade de regeneração dos bosques a partir do desenvolvimento das plântulas e recrutamento dos jovens. A densidade de plântulas é diretamente proporcional ao potencial reprodutivo e de recuperação dos bosques (Ventura e Lana, 2014), e um indicador chave da vulnerabilidade dos bosques.

Rhizophora mangle é uma espécie da família Rhizophoraceae que se desenvolve em regiões tropicais e subtropicais no Novo Mundo. Sua distribuição vai desde a África Ocidental até a costa Pacífica da América tropical. Nas Américas, ela apresenta ampla distribuição no lado do Oceano Atlântico com limite próximo aos 25°N na Flórida até o sul do Brasil, e no lado Pacífico, ocorre desde o México até o norte do Chile (Tomlinson, 1986).

Esta espécie possui capacidade de manter taxas de assimilação de carbono em níveis adequados em diferentes condições de salinidade e temperatura, propiciando a colonização em locais com temperaturas ambientais médias de aproximadamente 18°C no inverno e 27°C no verão (Soares et al., 2015). *R. mangle* apresenta dominância na costa brasileira, com ampla distribuição latitudinal (Schaeffer-Novelli et al., 1990; Duke e Allen, 2006).

O hipocótilo das espécies de *Rhizophora* contém abundância em amido e foi certificado que essas plântulas vivíparas evoluíram com grande fonte de carboidratos que é utilizado durante o seu desenvolvimento logo após a abscisão (Lin e Sternberg, 1995). Smith e Snedaker (2000) consideram que a ausência da dependência completa das reservas do hipocótilo ou da fotossíntese durante a fase de desenvolvimento inicial pode ser uma característica de adaptação permitindo maior sobrevivência no ambiente, podendo ajudar a explicar a distribuição pantropical e abundância das espécies.

As espécies de *Rhizophora* possuem floração contínua, ou seja, em qualquer época do ano podem ser observadas estruturas reprodutivas em diferentes estágios de desenvolvimento, no entanto, ocorrem flutuações quantitativamente acentuadas (Gill e Tomlinson, 1971). O período chuvoso é onde ocorrem maior produção e dispersão dos propágulos (dados não publicados; Fernandes, 1999; Mehlig, 2006; Fernandes et al., 2007), pois o ambiente oferece melhores condições para o seu estabelecimento (Mehlig, 2006).

O estabelecimento de plântulas ocorre geralmente após o período de dormência do embrião. Algumas espécies de mangue caracterizam por não apresentarem esse período e o embrião se desenvolve ainda preso a planta-mãe, sendo dependente dela por alguns meses, como ocorre em Rhizophoraceae (Clarke e Allaway, 1993). As espécies desta família apresentam sementes vivíparas, caracterizadas por ser intolerante a dessecação e por possuir germinação precoce. A assimilação de carbono, tanto pela fonte materna e (possivelmente) atmosférica, e crescimento antes da dispersão são algumas das vantagens dessa característica (Farnsworth, 2000). Isto permite as espécies colonizarem ambientes favoráveis e rapidamente tornarem-se estabelecidas (Tomlinson e Cox, 2000) escapando de condições desfavoráveis para o seu desenvolvimento. Este fenômeno é típico de espécies vivíparas, e que apresentam como agente de dispersão o propágulo (Tomlinson, 1986). Tomlinson e Cox (2000) sugerem, portanto, que a viviparidade, pelo menos nas espécies de Rhizophoraceae, está relacionada com uma estratégia de estabelecimento com sucesso em habitats influenciados pelas marés. Esta colocação é devido à produção do propágulo alongado que também é capaz de dispersar por longa distância.

A ausência do período de dormência e o crescimento contínuo permitem que o estabelecimento e a sobrevivência da população de plântulas de mangue possam ser estudados mais facilmente em relação àquelas que possuem um período de dormência após a sua dispersão (Clarke e Allaway, 1993; Clarke, 1995a). Clarke e Allaway (1993) atribuem essa facilidade ao fato da ausência de um banco de sementes no solo e dos propágulos serem facilmente observados no ambiente espacial após a sua liberação.

O período compreendido entre a germinação da semente e o estabelecimento da plântula, a partir daqui considerada como um indivíduo independente, isto é, não tendo mais influência da planta-mãe, constitui a fase mais crucial no ciclo de vida da planta. Durante esta etapa, a plântula, em geral, está mais susceptível a danos causados por pragas, insetos, entre outros grupos de organismos, além disso, o estresse hídrico pode, rapidamente, mostrar-se prejudicial (Raven et al., 2014).

Alguns estudos avaliaram os danos dos propágulos e plântulas causados pela predação por caranguejos sobre a distribuição e densidade das espécies de mangue (Smith III, 1987; Clarke e Kerrigan, 2002; Dangremond et al., 2015a). Para o Brasil, Souza e Sampaio (2011) avaliaram a predação de propágulos e plântulas de *R. mangle*, *A. schaueriana* e *L. racemosa*, onde encontraram maior consumo dos propágulos do que plântulas. Aquelas que foram predadas conseguiram sobreviver no ambiente, mostrando que a herbivoria não é o principal determinante da composição das espécies na área de estudo. Bosire et al. (2005) propuseram que a predação é elevada durante a fase de encalhe dos propágulos, podendo desempenhar um papel crítico no estabelecimento das plântulas limitando o recrutamento subsequente.

A fase de desenvolvimento plântula é a mais sensível ao ambiente do solo, onde as flutuações diárias de salinidade afetam a sua fisiologia, e é considerada ser crítica em termos de dinâmica florestal (Bompy et al., 2014). Esta fase é crítica no ciclo de vida de todas as espécies de plantas, mas é crucial para aquelas dos manguezais devido às condições no habitat intertidal. No manguezal não somente enfrentam o estresse típico de florestas (sombreamento e herbivoria, por exemplo) como também resistem ao substrato anaeróbico e instável, aos períodos de submersão pelas marés e elevada salinidade em relação ao ótimo fisiológico para cada espécie (Mckee, 1995). Uma vez estabelecidas, elas devem se fixar firmemente ao substrato para resistir às forças periódicas e sazonais impostas pelo vento, correntes e ondas. O sucesso da colonização depende do rápido desenvolvimento da raiz juntamente com a habilidade do propágulo em inclinar-se sob forças extremas causadas pela energia das ondas e dos ventos (Boizard e Mitchell, 2011).

A denominação de plântulas para as espécies de mangue apresenta definições distintas, variando de acordo com diferentes pesquisadores, sendo na sua maioria determinada com base em critérios fenotípicos e no tamanho. Farnsworth e Ellison (1996) classificaram as plântulas de *R. mangle* como indivíduos sem ramificações e raízes aéreas com hipocótilo visivelmente sem lignificação secundária. Proffit e Devlin (2005) definem como sendo indivíduos enraizados e com ausência de ramificações. Diferentemente dos autores anteriores, Kock (1997) usou o tamanho como critério de classificação, indivíduos menores que 85 cm foram classificados como plântulas. Krauss et al. (2008), Thornton e Johnstone (2015) e Asaeda et al. (2016) definiram plântulas das espécies de *Rhizophora* como indivíduos menores que 1 metro de altura. No presente estudo, consideraram-se plântulas como indivíduos com altura entre 12 cm (e com os primeiros pares foliares) até 1 metro.

Além dos fatores externos que podem influenciar o desempenho das plântulas (salinidade, luminosidade, temperatura, frequência de inundação, geomorfologia entre outros), o seu sucesso no ambiente também será influenciado pelas diferenças nas inerentes características de crescimento (Mckee, 1995). A estrutura das árvores de mangue é influenciada por fatores ambientais regionais e locais, combinando características locais específicas com suas formas de crescimento (Duke e Pinzon, 1992).

A utilização do compartimento plântulas nos processos de modelagem permite obter resultados em curto prazo. Com isto, tornam-se mais viáveis devido a facilidade de estabelecer estudos de monitoramento e permitir o acompanhamento das alterações das suas estruturas em curto prazo. A análise do desenvolvimento desse compartimento, que é importante componente da regeneração natural e por apresentar rápido crescimento inicial, fornece informações concisas e essenciais para avaliar como ocorre o padrão de crescimento e a sua dinâmica no ambiente. As variações na demografia das plântulas, onde são encontradas as maiores taxas de mortalidade devido às pressões seletivas do ambiente, é um grande impulsionador da dinâmica e da estrutura da floresta (Krauss et al., 2008).

Análise de crescimento

Em relação ao crescimento das plântulas, este parâmetro pode ser analisado por meio de equações, gerando as taxas de crescimento relativo e absoluto. Essas abordagens são amplamente utilizadas na literatura (Mckee, 1995; Padilla et al., 2004; Ye et al., 2005; Balke et al., 2013; Dangremond et al., 2015b; Riascos et al., 2018) permitindo avaliar o desenvolvimento dos indivíduos em intervalo de tempo e suas variações entre espécies e indutores do crescimento.

O método apresentado acima é classificado por Hunt (2003) como abordagem clássica de análise de crescimento. Nesta abordagem, a coleta dos dados quantitativos é realizada de forma periódica e uniformemente espaçada no tempo. Normalmente, as funções são derivadas das médias dos valores no período entre duas amostragens consecutivas.

Diferentemente da abordagem clássica, na funcional, a análise de crescimento é feita pelo ajustamento de curvas a partir dos dados de amostragem dos indivíduos. Uma das vantagens desta forma é que os valores instantâneos da velocidade de crescimento podem ser determinados a partir das curvas ajustadas (Hunt, 2003).

O termo crescimento, no contexto da planta individual, significa uma mudança irreversível com o tempo. Tais mudanças são principalmente no tamanho (no entanto, medidas), comumente na forma e às vezes no número (Hunt, 2003). A análise de crescimento é uma ferramenta que auxilia no conhecimento do desenvolvimento da plântula, em médio e longo prazo, permitindo avaliar o seu padrão de crescimento frente às condições ambientais.

Modelo de regressão linear ou não linear é uma ferramenta útil na análise de dados, considerada uma abordagem funcional, apresentando ampla aplicação em diversas áreas de conhecimento (Regazzi, 2003; Mischán e Pinho, 2014), inclusive para análise do crescimento dos indivíduos. O modelo de regressão linear pode ser utilizado para representar fenômenos biológicos de organismos vivos, como o crescimento na etapa inicial do ciclo de vida. Quando este fenômeno é avaliado por período de tempo maior, modelos de regressão não linear podem ser mais adequados para explicar o processo de crescimento (Regazzi, 2003).

Os modelos são definidos como representações abstratas ou físicas da estrutura e do funcionamento dos sistemas reais (Odum, 2001). Para Angeline (1999), os modelos são construídos para organizar a compreensão dos sistemas e

de ideias, avaliar os dados observados, fornecer o entendimento das ligações entre os componentes, definir os problemas e fazer previsões.

Gomes e Varriale (2001) classificam os modelos de acordo com as variáveis envolvidas em: contínuos, quando as variáveis são funções contínuas no tempo; ou discretos, quando as mudanças nas variáveis ocorrem periodicamente em intervalos discretos. Outra definição baseia-se em como as variáveis estão envolvidas nas equações que descrevem o sistema, modelo linear, a equação contém apenas uma variável em cada termo e cada variável aparece elevada a potência um, caso contrário, é denominado não linear. Classificados de acordo com o envolvimento de um valor estocástico ou aleatório. Estocástico é definido quando alguma probabilidade está associada com umas das variáveis do modelo e, em determinístico, quando as variáveis de estado ou suas mudanças são bem definidas.

Além das classificações acima propostas por Gomes e Varriale (2001), Fragoso Jr et al. (2009) apresentam as classificações mais comuns de modelos matemáticos, com definições e características específicas. São eles: estático, quando o sistema apresenta um estado estável (permanente) e dinâmico, quando é dependente do tempo, ou seja, o comportamento da variável de estado muda a cada intervalo de tempo; concentrado, quando não considera a heterogeneidade espacial, conseqüentemente, a variabilidade nos parâmetros físicos, químicos e biológicos; distribuído, quando considera a heterogeneidade espacial; conceitual, as funções utilizadas na elaboração de um modelo consideram os processos físicos; e, empírico, quando os valores calculados e dados observados são ajustados por meio de funções que não tem nenhuma relação com os processos físicos envolvidos.

Os modelos de regressão se enquadram na categoria de modelos matemáticos empíricos. Os modelos de regressão permitem determinar possível relação entre uma variável dependente com uma ou mais variáveis independentes (Mazucheli e Achcar, 2002). Eles se dividem em duas classes distintas: os lineares e os não lineares. Os modelos lineares são definidos como modelo estatístico no qual a relação entre a variável preditora e a resposta pode ser representada por uma linha reta. É dito linear porque seus parâmetros são constantes e afetam a variável preditora de forma aditiva ou multiplicativa. Nos não lineares, a relação entre as

variáveis explicativas e resposta não é uma linha reta e aquelas variáveis afetam estas de forma não aditiva ou não multiplicativa (Gotelli e Ellison, 2011).

O método de regressão pode fornecer informações e estimativas de parâmetros que permitem interpretações de fenômenos biológicos, importante critério na avaliação dos modelos de curva de crescimento (Freitas, 2005). O modelo de crescimento, categoria dos modelos de regressão, é amplamente utilizado e descreve o crescimento com mudanças na variável explicativa, frequentemente sendo esta a idade ou o tempo (Regazzi, 2003).

As curvas dos modelos de regressão permitem avaliar as características de crescimento da população por meio dos seus parâmetros bióticos como a altura inicial e sua taxa de crescimento. Além disso, possibilitam a identificação do perfil de crescimento em um determinado período ou em uma fase de desenvolvimento e distinguir quais indivíduos dentro da população ou coorte que apresentam as maiores taxas. Os parâmetros estimados das curvas (tamanho inicial e taxa de crescimento) podem ser comparados entre diferentes populações (Kaufmann, 1981).

Há vários modelos convencionais para ajuste de curvas que são utilizados na literatura para diferentes fins e áreas científicas. São utilizados para descrever desde o crescimento de animais, plantas, populações até de espécies durante a evolução nas ciências biológicas. Aplicados na economia para avaliação do capital; em saúde pública para diagnósticos de desenvolvimento de tumores e reações de produtos químicos. São diferenciados em modelos: exponencial, potencial, Gompertz, Logístico e Von Bertalanffy (Kauffman, 1981). O processo de crescimento de animais e plantas também pode ser descrito pelos modelos Monomolecular e Richards (Mischan e Pinho, 2014).

A utilização dos diferentes modelos para análises de crescimento vai depender do objetivo do autor, das características do modelo, do número de parâmetros que se quer estimar, dos significados específicos de cada um e da qualidade do ajuste. A aplicação da equação do modelo em uma análise vai depender se as suas constantes (parâmetros) produzem facilmente as informações de interesse biológico (Richards, 1959).

Ellison e Farnsworth (1993) utilizaram o modelo de regressão linear para avaliar o crescimento de plântulas de *R. mangle* plantadas, *in situ*, durante um ano

ao longo do gradiente de inundação. Os resultados apresentaram maior crescimento na zona intertidal inferior em relação à mesotidal, com a reta da equação sendo mais inclinada. Ellison e Farnsworth (1997) usaram o modelo de regressão quadrática para descrever o crescimento de plântulas desta espécie em casa de vegetação durante 30 meses também ao longo do gradiente de inundação. A curva de crescimento apresentou inclinação mais acentuada na zona intertidal inferior e média, mostrando que houve maior crescimento em relação às plântulas da intertidal superior.

Dinâmica populacional

Estudos relacionados com a dinâmica populacional dos manguezais são fundamentais para compreender o comportamento ecológico das espécies frente às mudanças ambientais, bem como avaliar o seu padrão de crescimento. Diferentes abordagens têm sido utilizadas para avaliar a dinâmica dos manguezais.

O termo dinâmica populacional apresenta diferentes conceitos na literatura. Gurevitch et al. (2009) definem como “*o estudo das mudanças no número, na composição e na variação espacial dentro das populações*”. Os autores acrescentam que no estudo das populações, deve examinar as propriedades estruturais da mesma, avaliar as taxas de germinação (nascimento) e/ou de mortalidade. Townsend et al. (2010) conceituam como natalidade, mortalidade e os deslocamentos para dentro e para fora dos limites populacionais sendo os processos modificadores do tamanho populacional.

Watanabe et al. (1997) estabelecem como o “*estudo das mudanças no número de organismos em populações e dos fatores que as causam e as influenciam*”. Estes autores ao incluírem os estudos dos fatores que influenciam a mudança no número de organismos em uma população tornam o conceito mais complexo. Essa complexidade vem da possibilidade de compreender como uma população se comporta frente a uma determinada condição ambiental uma vez que se detalham quais são os fatores bióticos ou abióticos que a condicionam. Diversos fatores atuam no desenvolvimento estrutural dos manguezais e podem ser compreendidos em

diferentes escalas: globais (e.g. temperatura), regionais (e.g. aporte de água doce) e locais (e.g. frequência de inundação pelas marés) (Soares et al., 2003).

O conhecimento da dinâmica da população demanda a compreensão dos padrões de ingresso dos indivíduos, densidade, taxa de sobrevivência e taxa de mortalidade. As duas variáveis demográficas básicas necessárias para caracterizar a dinâmica de qualquer população e para estimar sua capacidade de recuperação após algum distúrbio são as taxas de recrutamento e mortalidade específica (Padilla et al., 2004). O acompanhamento destas taxas em longo prazo pode auxiliar na interpretação da história de vida de um local ou da população.

O emprego de amostragens regulares da densidade da população de plântulas vai permitir a obtenção de dados que podem identificar as alterações no tamanho populacional. Além disto, estas observações periódicas permitem estimar dentro da vida útil deste compartimento quais são as etapas críticas e com quanto tempo a plântula alcança o estágio jovem, os quais estarão disponíveis para nova colonização no bosque maduro e, conseqüentemente, manutenção do mesmo.

Jimenez e Sauter (1991) compararam o estabelecimento, a sobrevivência e o crescimento de espécies de *A. bicolor* e *R. racemosa* na costa do Pacífico. Concluíram que o zoneamento das espécies foi regulado principalmente pela altura da inundação da maré e pela capacidade diferencial do estabelecimento dos propágulos. Ha et al. (2003) avaliaram o crescimento e a dinâmica populacional nos estágios iniciais de *Kandelia candel* na baía Halong (Vietnã) ao longo de um ano. Esses autores sugerem que os bosques desta espécie devem ser mantidos por poucos anos pelo elevado recrutamento para compensar a ampla taxa de mortalidade. Padilla et al. (2004) estimaram a taxa específica (i.e., per capita) de recrutamento e mortalidade, e a taxa de crescimento de plântulas de *Rhizophora* na Baía Ulugan (Filipinas). Os seus resultados mostraram que o recrutamento e a mortalidade em populações naturais de plântulas desta espécie variam no espaço e no tempo, com a mortalidade excedendo a taxa de recrutamento.

Berger e Hildenbrandt (2000) avaliaram a dinâmica populacional sob outra perspectiva. Apresentaram a modelagem espacial de árvores de mangue e avaliaram os efeitos da competição sobre a dinâmica da floresta, considerando fatores abióticos, espaçamento entre as árvores e a competição intra e

interespécies. Berger et al. (2006) modelaram a sucessão secundária em manguezais, com base em dados de campo e utilização do modelo Kiwi, simulando o desenvolvimento de bosques mistos de *L. racemosa*, *A. germinans* e *R. mangle* sob diferentes condições de nutrientes e de salinidade. Outros estudos também avaliaram a dinâmica de indivíduos adultos (Clarke e Allaway, 1993; Clarke, 1995b) e utilizaram imagens de satélite (Cunha-Lignon et al., 2009; Giri et al., 2014) para entender os processos sucessionais na floresta.

Asaeda e Kalibbala (2009) aplicaram uma série de relações matemáticas com base em processos fisiológicos (fotossíntese e respiração) e morfológicos para descrever o padrão e a dinâmica de crescimento dos indivíduos de bosques de *R. apiculata*. As variáveis: diâmetro inicial a altura do peito (DAP), área foliar, radiação solar e temperatura média do ar foram utilizados para calcular a biomassa e os parâmetros demográficos do bosque, usando intervalos de tempo diário, e assim estimar a produtividade primária. Para os autores, o modelo desenvolvido pode ser satisfatório para realizar previsões da dinâmica dos bosques dessa espécie em latitudes mais altas, não sendo útil para as mais baixas provavelmente devido as diferentes condições ambientais (e.g. temperatura, precipitação).

Entre as ferramentas utilizadas para avaliar o comportamento das populações pode-se destacar a elaboração da tabela-de-vida. Esta pode ser usada para modelar o ingresso e a remoção de indivíduos na população local (na ausência de imigração e emigração) permitindo determinar a taxa de mortalidade e de sobrevivência, entre outras variáveis que vão compor a estrutura da população (Ricklefs, 2001). Quando se avalia numa população o destino de um grupo de indivíduos originados no mesmo tempo, isto é, desde o nascimento até a morte do último, denomina-se tabela de vida de coorte. O método é muito aplicado em populações de plantas e animais sésseis, pois retrata a estatística de mortalidade de diversas formas (Ricklefs, 2001) e é muito utilizado em ecologia vegetal (Gurevitch et al., 2009).

Dentro desta abordagem, destaca-se o trabalho realizado por Clarke (1995a) com dados demográficos de *A. marina* (fecundidade, recrutamento, mortalidade e sobrevivência) aplicados em modelo estocástico para prever a estrutura populacional após perturbações de pequena e larga escala. Por outro lado, Delgado et al. (1999) construíram tabela de vida para *A. bicolor* e utilizaram classes de

modelos determinísticos e estocásticos para simular o ciclo de vida a partir de conjunto de dados de densidade, crescimento, mortalidade e taxa de transformação de plântulas, jovens e adultos em oito classes de diâmetros, bem como, a produção de propágulos. Os modelos indicaram estabilidade na estrutura das classes de tamanho após 40 - 50 anos. Ele foi mais sensível a um pequeno aumento na mortalidade das plântulas do que ao aumento moderado na mortalidade de jovens ou adultos, ou declínio moderado na produção de propágulos. O que indica que o parâmetro taxa de mortalidade de plântulas é um dos itens mais importantes a ser considerado no desenvolvimento de futuros modelos para a população.

A análise de sobrevivência de uma coorte ou conjunto de indivíduos de diferentes espécies de manguezal ou outros ecossistemas pode ser avaliada por metodologias distintas. Através da análise do número, ou proporção, de indivíduos vivos em função do tempo (Clarke e Allaway, 1993; Terrados et al., 1997; Diele e Smith, 2006; Thampanya et al., 2002; Proffit e Devlin, 2005; Dangremond et al., 2015b; Kodikara et al., 2018), ajustes de modelos de regressão (Jimenez e Sauter, 1991; Proffit e Travis, 2010) e outros métodos estatísticos, tais como Kaplan-Meier e teste de Cox-Mantel log-rank (Smith III, 1987; McGuinness, 1997; Balke et al., 2013).

Na ecologia, as curvas de sobrevivência são representações gráficas que relacionam os valores de $\log(l_x)$, definido como a proporção da coorte original sobrevivente no início de cada classe etária, às idades de uma coorte (Townsend et al., 2010). São classificadas em 3 tipos: I, II, III, dependendo da taxa de mortalidade ao longo da vida dos diferentes organismos.

Tendo em vista que não há estudos sobre curvas de crescimento para plântulas de *R. mangle* que abordam diferentes modelos de regressão, este estudo apresenta um método alternativo para análise de crescimento podendo ser estendido para diferentes áreas de manguezais. Estudos em longo prazo ou de manipulações experimentais por meio do uso de modelos representativos podem ajudar a preencher as lacunas de conhecimento no que diz respeito ao desenvolvimento de bosques de mangue em diferentes regiões. O conjunto de informações geradas a partir deste estudo contribuirá para o conhecimento da ecologia das plântulas de *R. mangle*. Identificará os padrões de desenvolvimento e durabilidade da plântula no ambiente, direcionando diagnóstico ecológico para os

bosques de mangue desta espécie. Além disto, avaliar o comportamento da espécie frente às mudanças ambientais e, com isto, simular diferentes cenários com base na avaliação atual.

OBJETIVOS

Esta tese teve como objetivo geral determinar o padrão de crescimento de plântulas de *R. mangle* e compreender a dinâmica populacional desse compartimento ao longo de 7 anos de observações, procurando responder as seguintes questões: 1) Considerando que o crescimento de plantas pode ser modelado por várias famílias de modelos, incluindo modelos lineares, modelos não lineares e não assintóticos, e ainda não lineares e assintóticos, qual é o modelo mais adequado para descrever a variação temporal do crescimento *in situ* de plântulas de *R. mangle*? 2) Como é a dinâmica temporal de recrutamento e a sobrevivência de plântulas de *R. mangle* ao longo do período amostral?

A estrutura da tese foi organizada em dois capítulos na forma de artigos científicos. O primeiro capítulo, aceito pela revista *Estuarine Coastal and Shelf Science* e intitulado “Modelos de crescimento de plântulas de *R. mangle* L. no sudoeste do Atlântico Tropical”, avaliou o crescimento individual em altura (variável resposta) das plântulas ao longo do período de monitoramento. O objetivo foi selecionar e comparar modelos de regressão estimando os parâmetros que melhor descrevam o fenômeno, para com isto, inferir o padrão de crescimento de plântulas de *R. mangle*.

O capítulo 2, intitulado “Tabela de vida para plântulas de *R. mangle* L. no sudoeste do Atlântico tropical”, será submetido à revista *Wetlands Ecology and Management*. Os dados e as estimativas de recrutamento, sobrevivência e mortalidade das plântulas foram integrados para avaliação da dinâmica populacional e elaboração da tabela de vida. O objetivo foi avaliar o processo de recrutamento e mortalidade das plântulas, juntamente com a longevidade e averiguar qual tipo de curva de sobrevivência as coortes apresentam.

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado no manguezal do rio Itaúnas próximo à foz natural. Este manguezal está inserido no Parque Estadual de Itaúnas (PEI) delimitado pelas latitudes 018° 34' 39.96" S e 018° 24' 26.10" S e pelos meridianos 039° 55' 58.75" W e 039° 41' 12.34" W, no município de Conceição da Barra, Espírito Santo (Figura 1). A região situa-se no sistema de classificação climática do tipo Aw (tropical com inverno seco e precipitação anual entre 1000 e 1400 mm) proposta por Koppen (Alvares et al., 2013).

De acordo com o documento publicado no site da Agência Nacional da Água (ANA, 2015) a bacia do rio Itaúnas tem área total de drenagem de, aproximadamente, 4480 km². Desse total, 4360 km² é no estado do Espírito Santo e 120 km² no estado da Bahia e pluviosidade média anual de 1100 mm. Apresenta vazão média de 36,89 m³/s (MMA, 2006).

A bacia abrange os municípios de Montanha, Pinheiros, Conceição da Barra, Mucurici, Pedro Canário, Boa Esperança, Ponto Belo e São Mateus, no Espírito Santo e Mucuri, no estado da Bahia. Limita-se ao norte e oeste com a bacia do rio Mucuri, ao sul com a bacia do rio São Mateus e a leste com o oceano Atlântico. Está inserida numa região com baixa pluviosidade média anual e densidade de drenagem reduzida de acordo com diagnóstico preliminar realizado por técnicos da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES). Conseqüentemente, possui características típicas do semiárido, onde o escoamento é disperso e muitas vezes alternado (ANA, 2015).

De acordo com o Diagnóstico Geobiofísico e Carta temática de vulnerabilidade Natural Convênio nº 013/2008 (2010), a região de Itaúnas apresenta baixa disponibilidade hídrica. Conseqüência de seu balanço hídrico anual onde a demanda atmosférica (evapotranspiração) supera a precipitação anual (ESPÍRITO SANTO, 2010).

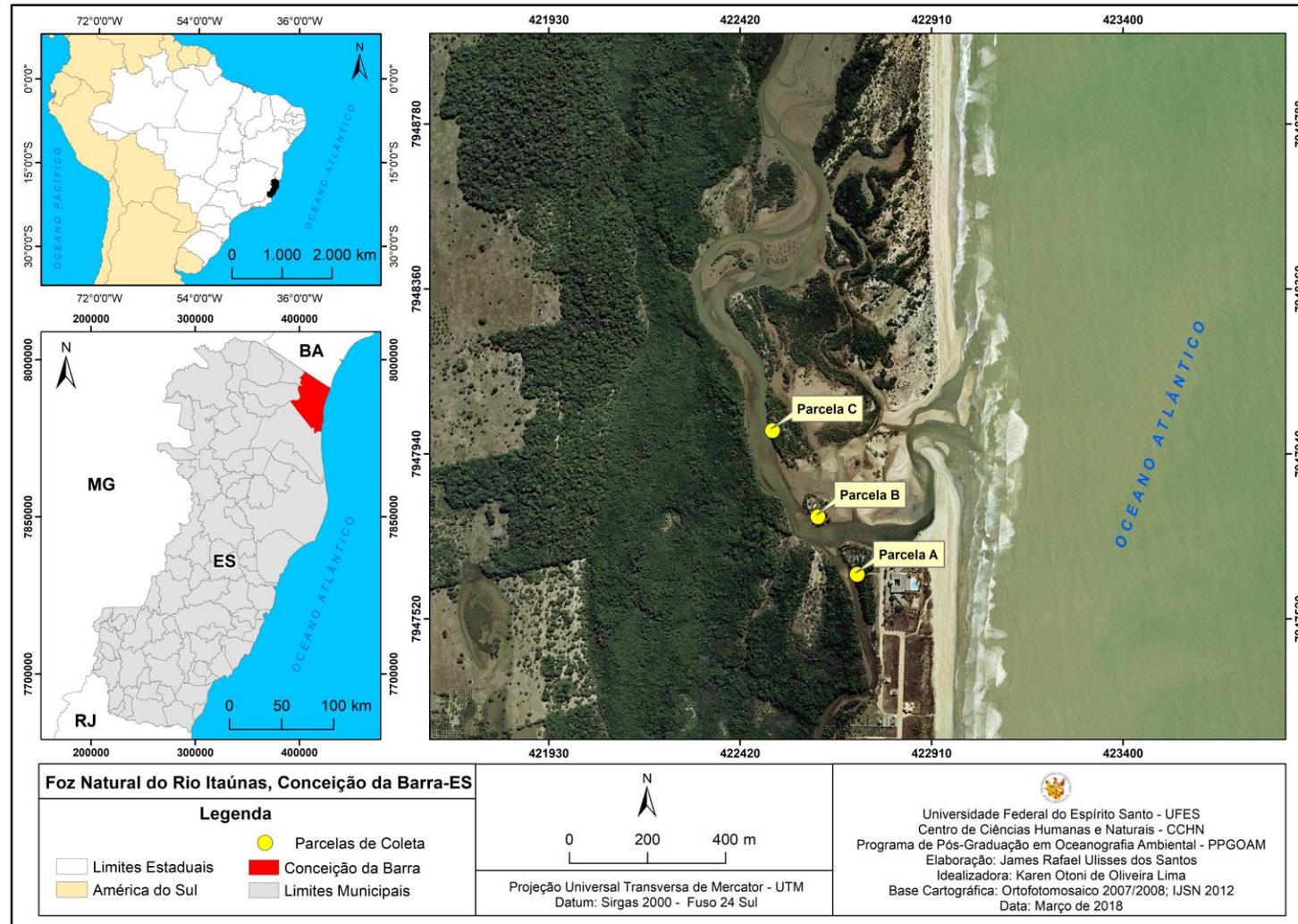


Figura 1. Localização geográfica da área de estudo (Parcelas A, B e C) no estuário do rio Itaúnas, sudeste do Brasil.

O PEI possui área total de 3674 hectares (ha), na qual, além do manguezal, há outros ecossistemas como: dunas, restinga, mata atlântica e regiões de alagados. A área de manguezal do parque é de 282 hectares (ha) (Coelho et al., 2012) onde ocorrem quatro espécies típicas de mangue: *R. mangle* (dominante), *A. schaueriana*, *A. germinans* e *L. racemosa*, e registro de *Talipariti pernambucense* (Arruda) Bovini (Malvaceae) e *Conocarpus erectus* L. (Combretaceae) como espécies associadas (Tognella et al., 2007). Trata-se de uma área que apresenta importância ecológica, biológica, hidrológica, geológica e histórico-cultural, com grande e complexa interatividade entre os diversos ambientes, aliada à diversidade de espécies vegetais e à fauna associada (IEMA, 2004).

O lançamento "*in natura*" de efluentes domésticos e industriais (Indústrias de extração de petróleo e gás natural e usinas de açúcar e álcool) nos recursos hídricos compromete a qualidade da água. Essas ações juntamente com o desmatamento é uma das atividades regionais mais impactantes, que ameaçam seriamente a disponibilidade hídrica dos mananciais da bacia do rio Itaúnas, contribuindo para aumentar a problemática da seca (ANA, 2015). As construções de barragens também estão entre as principais atividades antrópicas que afetam os recursos hídricos, o que representa ameaças à qualidade dos ecossistemas aquáticos na área da unidade de conservação e de seu entorno (IEMA, 2004).

A erosão causada pela migração natural para sul da desembocadura do rio Itaúnas ameaçou a estrutura do Barramar Praia Hotel. Desta forma, em 1982, foi aberto à foz artificial do rio cerca de 3 quilômetros a norte da desembocadura natural, com autorização e o apoio da Prefeitura de Conceição da Barra e do DNOS – Departamento Nacional de Obras e Saneamento. A referida ação, promovida pelos então proprietários do hotel, teve como objetivo a interrupção do processo erosivo que destruía parte do muro e a área de estacionamento do estabelecimento (IEMA, 2004).

Dentre as consequências da abertura da foz artificial, houve o aumento das correntes de maré enchente e o manguezal do parque encontra-se em expansão. A abertura da nova foz também promoveu o assoreamento da desembocadura natural, em consequência da intensificação das correntes de maré enchente devido à

diminuição da vazão fluvial. Concomitante ao assoreamento ocorreu à expansão das áreas de mangue na região receptora de sedimentos (IEMA, 2004).

O ecossistema manguezal está inserido no setor 1 na subdivisão fisiográfica da costa do Espírito Santo (Martin et al., 1997). Este setor é caracterizado por planícies costeiras estreitas, associadas às desembocaduras dos rios Itaúnas e São Mateus, ao sopé das falésias de formações Barreiras. Estes rios apresentam contribuição de aportes fluviais e planícies limitadas pelos tabuleiros da Formação Barreiras e encontra-se em processo de retrogradação. A dinâmica da foz é peculiar, com intermitência entre períodos de abertura e fechamento da desembocadura do estuário, o que afeta as características hidrológicas da área, recebendo maior aporte fluvial e marinho alternadamente.

REFERÊNCIAS

- Alongi, D.M., 2002. Present state and future of the world's mangrove forests. *Environ. Conserv.* 29, 331-349.
- Alongi, D.M., 2005. Mangrove–microbe–soil relations. Interactions between macro- and microorganisms in marine sediments. 60, 85-103.
- Alongi, D.M., 2014. Carbon cycling and storage in mangrove forests. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 6, 195–219.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes, G., Leonardo, J., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Z.* 22, 711-728.
- ANA, 2015. Agência Nacional das Águas, Espírito Santo. Disponível em: <hidroweb.ana.gov.br/cd4/es.doc>. Acesso em: outubro de 2015.
- Angelini, R., 1999. Ecossistemas e modelagem ecológica. In: POMPÊO MLM (Ed.) *Perspectivas da Limnologia no Brasil*. São Luís: Gráfica e Editora União, pp. 198.
- Asaeda, T., Barnuevo, A., Sanjaya, K., Fortes, M. D., Kanesaka, Y., Wolanski, E., 2016. Mangrove plantation over a limestone reef–Good for the ecology? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 173, 57-64.

- Balke, T., Webb, E.L., den Elzen, E., Galli, D., Herman, P.M., Bouma, T.J., 2013. Seedling establishment in a dynamic sedimentary environment: a conceptual framework using mangroves. *J. Appl. Ecol.* 50, 740-747.
- Berger, U., Hildenbrandt, H., 2000. A new approach to spatially explicit modelling of forest dynamics: spacing, ageing and neighbourhood competition of mangrove trees. *Ecol. Modell.* 132, 287-302.
- Berger, U., Adams, M., Grimm, V., Hildenbrandt, H., 2006. Modelling secondary succession of neotropical mangroves: causes and consequences of growth reduction in pioneer species. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 7, 243-252.
- Boizard, S.D., Mitchell, S.J., 2011. Resistance of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) seedlings to deflection and extraction. *Trees* 25, 371-381.
- Bompy, F., Lequeue, G., Imbert, D., Dulormne, M., 2014. Increasing fluctuations of soil salinity affect seedling growth performances and physiology in three Neotropical mangrove species. *Plant and soil* 380, 399-413.
- Bosire, J.O., Kairo, J.G., Kazungu, J., Koedam, N., Dahdouh-Guebas, F., 2005. Predation on propagules regulates regeneration in a high-density reforested mangrove plantation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 299, 149-155.
- Cintrón, G., and Schaeffer-Novelli, Y., 1983. Introducción a la ecología del manglar. Oficina Regional de Ciencia y tecnología de la UNESCO Para América Latina y el Caribe - ROSTLAC, Montevideo, pp. 109.
- Clarke, P.J., 1995a. The population dynamics of the mangrove shrub *Aegiceras corniculatum* (Myrsinaceae): fecundity, dispersal early growth and population structure. *Proc.Linn.Soc.N.S.W.* 115, 35-44.
- Clarke, P.J., 1995b. The population dynamics of the mangrove *Avicennia marina*; demographic synthesis and predictive modelling. *Hydrobiologia* 295, 83-88.
- Clarke, P.J., Allaway, W.G., 1993. The regeneration niche of the grey mangrove (*Avicennia marina*): effects of salinity, light and sediment factors on establishment, growth and survival in the field. *Oecologia* 93, 548-556.
- Clarke, P.J., Kerrigan, R.A., 2002. The effects of seed predators on the recruitment of mangroves. *J. Ecol.* 90, 728-736.
- Coelho, N.F., Moreira, M.A., Chaves, F.O., Almeida, P.M.M., Tognella, M.M.P., Lima, K.O.O., Pascolaini, S.S., Silva, C.A., Lopes, D.M.S., Oliveira, R.C., 2012.

Mapeamento e quantificação da vegetação de mangue ao longo do estuário do rio Itaúnas (Conceição da Barra, Espírito Santo, Brasil) utilizando técnicas de Sensoriamento Remoto e SIG. In: Congresso Brasileiro de Oceanografia. Rio de Janeiro, Brasil.

- Cunha-Lignon, M., Menghini, R.P., Santos, L.C. M., Niemeyer-Dinóla, C., Schaeffer-Novelli, Y., 2009. Estudos de Caso nos Manguezais do Estado de São Paulo (Brasil): Aplicação de Ferramentas com Diferentes Escalas Espaço-Temporais. *Revista de Gestão Costeira Integrada* 9, 79-91.
- Dangremond, E.M., 2015a. Propagule predation by crabs limits establishment of an endemic mangrove. *Hydrobiologia* 755, 257-266.
- Dangremond, E.M., Feller, I.C., Sousa, W.P., 2015b. Environmental tolerances of rare and common mangroves along light and salinity gradients. *Oecologia* 179, 1187-1198.
- Delgado, P., Jiménez, J.A., Justic, D., 1999. Population dynamics of mangrove *Avicennia bicolor* on the Pacific coast of Costa Rica. *Wetl. Ecol. Manag.* 7, 113-120.
- Diele, K., Simith, D.J., 2006. Salinity tolerance of northern Brazilian mangrove crab larvae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae): Necessity for larval export? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 68, 600-608.
- Donato, D.C., Kauffman, J.B., Murdiyarsa, D., Kurnianto, S., Stidham, M., Kanninen, M., 2011. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nat. Geosci.* 4, 293-297.
- Duke, N.C., Allen, J.A., 2006. *Rhizophora mangle*, *R. samoensis*, *R. racemosa*, *R. x harrisonii* (Atlantic-East Pacific red mangroves), in: Elevitch, C.R. (Ed.), *Species Profiles for Pacific Island Agroforestry*. Permanent Agriculture Resources (PAR), Hōlualoa, Hawai'i, pp 1-18.
- Duke, N.C., Pinzon, Z.S.M., 1992. Aging *Rhizophora* seedlings from leaf scar nodes: a technique for studying recruitment and growth in mangrove forests. *Biotropica* 24, 173-186.
- Ellison, A.M., Farnsworth, E.J., 1993. Seedling survivorship, growth, and response to disturbance in Belizean mangal. *Am. J. Bot.* 80, 1137-1145.

- Ellison, A.M., Farnsworth, E.J. 1997. Simulated sea level change alters anatomy, physiology, growth, and reproduction of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Oecologia* 112, 435-446.
- ESPÍRITO SANTO. Programa Estadual de Zoneamento Ecológico Econômico no Estado do Espírito Santo. Relatório III: Diagnóstico geo-biofísico e Carta temática de Vulnerabilidade Natural. Convênio n. 013/2008. ESPÍRITO SANTO, 2010, 318 pp. Disponível em: <http://www.meioambiente.es.gov.br/download/Relatorio_III_Diagnostico_Geobiologico.pdf>. Acesso em: setembro de 2016.
- Farnsworth, E. J., Ellison, A.M., 1996. Sun-shade adaptability of the red mangrove, *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): changes through ontogeny at several levels of biological organization. *Am. J. Bot.* 83, 1131-1143.
- Farnsworth, E., 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 31, 107-138.
- Fernandes, M.E.B., 1999. Phenological patterns of *Rhizophora* L., *Avicennia* L. and *Laguncularia* Gaertn. f. in Amazonian mangrove swamps. *Hydrobiologia* 413, 53–62.
- Fernandes, M.E.B., Nascimento, A.A.M., Carvalho, M.L., 2007. Estimativa da produção anual de serapilheira dos bosques de mangue no Furo Grande, Bragança-Pará. *R. Árvore* 31, 949-958.
- Fragoso Jr., C.R., Ferreira, T.F., Marques, D.M., 2009. Modelagem ecológica em ecossistemas aquáticos. *Oficina de textos*, São Paulo, pp. 304.
- Freitas, A.R., 2005. Curvas de crescimento na produção animal. *R. Bras. Zootec.* 34, 786-795.
- Gill, A.M., Tomlinson, P.B., 1971. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the shoot. *Biotropica* 3, 109-124.
- Giri, C., Ochieng, E., Tieszen, L.L., Zhu, Z., Singh, A., Loveland, T., Masek, J., Duke, N., 2011. Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 154-159.

- Giri, C., Long, J., Abbas, S., Murali, R.M., Qamer, F.M., Pengra, B., Thau, D., 2014. Distribution and dynamics of mangrove forests of South Asia. *J. Environ. Manage.* 148, 101-111.
- Gomes, A.G., Varriale, M.C., 2004. *Modelagem de Ecossistemas: Uma Introdução*. UFSM, Santa Maria, pp. 503.
- Gotelli, N.J., Ellison, A.M., 2011. *Princípios de estatística em ecologia*. Artmed, Porto Alegre, pp. 528.
- Gurevitch, J., Scheiner, M., Fox, G.A., 2009. *Ecologia Vegetal*. Artmed, Porto Alegre, 529 pp.
- Ha, H.T., Duarte, C.M., Tri, N.H., Terrados, J., Borum, J., 2003. Growth and population dynamics during early stages of the mangrove *Kandelia candel* in Halong Bay, North Viet Nam. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58, 435-444.
- Hunt, R., Thomas, B., Murphy, D.J., Murray, D., 2003. Growth analysis, individual plants. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* 2, 579-588.
- Jimenez, J.A., Sauter, K., 1991. Structure and dynamics of mangrove forests along a flooding gradient. *Estuaries* 14, 49-56.
- IEMA. Plano de manejo do Parque Estadual de Itaúnas, 2004. Disponível em <http://www.meioambiente.es.gov.br/download/Itaunas_04_Fisico.pdf> Acesso em: setembro de 2016.
- Kaufmann, K.W., 1981. Fitting and using growth curves. *Oecologia* 49, 293-299.
- Koch, M.S., 1997. *Rhizophora mangle* L. Seedling development into the sapling stage across resource and stress gradients in subtropical Florida. *Biotropica* 29, 427-439.
- Krauss, K.W., Lovelock, C.E., McKee, K.L., López-Hoffman, L., Ewe, S.M., Sousa, W.P., 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: a review. *Aquat. Bot.* 89, 105-127.
- Lin, G., Sternberg, L.D.S., 1995. Variation in propagule mass and its effect on carbon assimilation and seedling growth of red mangrove (*Rhizophora mangle*) in Florida, USA. *J. Trop. Ecol.* 11, 109-119.
- Magris, R.A., Barreto, R., 2010. Mapping and assessment of protection of mangrove habitats in Brazil. *Panam. J. Aquat. Sci.* 5, 546-556.

- Martin, L. Suguio, K., Dominguez, J.M.L, Flexor, J.M., 1997. Geologia do Quaternário Costeiro do Litoral Norte do Rio de Janeiro e do Espírito Santo. CPRM (Serviço Geológico do Brasil) e FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo). São Paulo.
- Mazucheli, J., Achcar, J.A., 2002. Algumas considerações em regressão não linear. *Acta Sci.* 24, 1761-1770.
- McGuinness, K.A., 1996. Dispersal, establishment and survival of *Ceriops tagal* propagules in a north Australian mangrove forest. *Oecologia* 109, 80-87.
- McKee, K.L., 1995. Interspecific variation in growth, biomass partitioning, and defensive characteristics of neotropical mangrove seedlings: response to light and nutrient availability. *Am. J. Bot.* 82, 299-307.
- Mehlig, U., 2006, Phenology of the red mangrove *Rhizophora mangle* L., in the Caeté Estuary, Pará, equatorial Brazil. *Aquat. Bot.* 84, 158-164.
- Mischán, M.M., Pinho, S.Z., 2014. Modelos não lineares: funções assintóticas de crescimento. *Cultura Acadêmica*, São Paulo, pp. 185.
- MMA - Ministério do Meio Ambiente. 2006. Caderno da região hidrográfica Atlântico Leste. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Recursos Hídricos, 160p. Disponível em <http://www.mma.gov.br/estruturas/161/_publicacao/161_publicacao03032011024710.pdf> Acesso em: Setembro de 2016
- Odum, E.P., 2001. Fundamentos de Ecologia. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa, pp. 929.
- Padilla, C., Fortes, M.D., Duarte, C.M., Terrados, J., Kampa-Nielsen, L., 2004. Recruitment, mortality and growth of mangrove (*Rhizophora* sp.) seedlings in Ulugan Bay, Palawan, Philippines. *Trees* 18, 589-595.
- Proffitt, C.E., Devlin, D.J., 2005. Long-term growth and succession in restored and natural mangrove forests in southwestern Florida. *Wetl. Ecol. Manag.* 13, 531-551.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E., 2014. Raven Biologia Vegetal. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, pp. 856.
- Regazzi, A.J., 2003. Teste para verificar a igualdade de parâmetros e a identidade de modelos de regressão não-linear. *Revista Ceres* 50, 9-26.

- Riascos, J.M., Cantera, J.R., Blanco-Libreros, J.F., 2018. Growth and mortality of mangrove seedlings in the wettest Neotropical mangrove forests during ENSO: implications for vulnerability to climate change. *Aquat. Bot.* 147, 34-42.
- Richards, F.J., 1959. A flexible growth function for empirical use. *J Exp Bot.* 10, 290-301.
- Ricklefs, R.E., 2001. *A Economia da Natureza*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, pp. 504.
- Schaeffer-Novelli, Y., Cintron-Molero, G., Adaime, R.R., Camargo, T.M., 1990. Variability of mangrove ecosystems along the Brazilian coast. *Estuaries* 13, 204-218.
- Schaeffer-Novelli Y., Cintron-Morelo, G., Soares, M.L.G., De-Rosa, T., 2000. Brazilian Mangroves. *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* 3, 561-570.
- Smith III, T.J., 1987. Effects of seed predators and light level on the distribution of *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. in tropical, tidal forests. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 25, 43-51.
- Soares, M.L.G., de Oliveira Chaves, F., Corrêa, F.M., da Silva Júnior, C.M.G., 2003. Diversidade estrutural de bosques de mangue e sua relação com distúrbios de origem antrópica: o caso da Baía de Guanabara (Rio de Janeiro). *Anu. Inst. Geociênc* 26, 101-116.
- Soares, M.L.G., Estrada, G.C.D., Fernandez, V., Tognella, M.M.P., 2012. Southern limit of the Western South Atlantic mangroves: Assessment of the potential effects of global warming from a biogeographical perspective. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 101, 44-53.
- Soares, M.G., Tognella, M.P., Cuevas, E., Medina, E., 2015. Photosynthetic capacity and intrinsic water-use efficiency of *Rhizophora mangle* at its southernmost western Atlantic range. *Photosynthetica* 53, 464-470.
- Souza, M.M., Sampaio, E.V., 2011. Predation on propagules and seedlings in mature and regenerating mangroves in the coast of Ceará, Brazil. *Hydrobiologia* 661, 179-186.
- Spalding, M. and Kainuma, M., Collins, L., 2010. *World Atlas of Mangroves*. Earthscan, London, pp. 319.

- Terrados, J., Thampanya, U., Srichai, N., Kheowwongsri, P., Geertz-Hansen, O., Boromthanarath, S., Duarte, C.M., 1997. The effect of increased sediment accretion on the survival and growth of *Rhizophora apiculata* seedlings. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 45, 697-701.
- Thampanya, U., Vermaat, J.E., Terrados, J., 2002. The effect of increasing sediment accretion on the seedlings of three common Thai mangrove species. *Aquat. Bot.* 74, 315-325.
- Tomlinson, P.B., 1986. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 419.
- Tomlinson, P.B., Cox, P.A., 2000. Systematic and functional anatomy of seedlings in mangrove Rhizophoraceae: vivipary explained? *Bot. J. Linn. Soc.* 134, 215-231.
- Tognella, M.M.P.R., Soares, M.L.G., Farias, H.D.C.E., 2007. Abordagens ecológicas em manguezal. In: Menezes LFT, Pires, F.R., Pereira, O.J. (Eds.), *Ecosistemas Costeiros do Espírito Santo - Conservação e Preservação*. EDUFES, Vitória, pp 103-115.
- Townsend, C.R., Begon, M., Harper, J.L., 2010. *Fundamentos em Ecologia*. 3 ed. Artmed, Porto Alegre, pp. 576.
- Thornton, S.R., Johnstone, R.W., 2015. Mangrove rehabilitation in high erosion areas: Assessment using bioindicators. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 165, 176-184.
- Ventura, A.D.O.B., da Cunha Lana, P., 2014. A new empirical index for assessing the vulnerability of peri-urban mangroves. *J. Environ. Manage.* 145, 289-298.
- Walters, B.B., Ronnback, P., Kovacs, J.M., Crona, B., Hussain, S.A., Badola, R., Primavera, J.H., Barbier, E., Dahdouh-Guebas, F., 2008. Ethnobiology, socio-economics and management of mangrove forests: a review. *Aquat. Bot.* 89, 220-236.
- Watanabe, S., 1997. *Glossário de Ecologia*. Academia de Ciências do Estado de São Paulo (ACIESP), São Paulo, pp. 352.
- Ye, Y., Tam, N.F.Y., Lu, C.Y., Wong, Y.S., 2005. Effects of salinity on germination, seedling growth and physiology of three salt-secreting mangrove species. *Aquat. Bot.* 83, 193-205.

CAPÍTULO 1

(Publicado pela revista Estuarine, Coastal and Shelf Science)

GROWTH MODELS OF *RHIZOPHORA MANGLE* L. SEEDLINGS IN TROPICAL SOUTHWESTERN ATLANTIC

MODELOS DE CRESCIMENTO DE PLÂNTULAS DE *RHIZOPHORA MANGLE* L. NO SUDOESTE DO ATLÂNTICO TROPICAL

RESUMO

O presente estudo selecionou e comparou modelos de regressão que melhor descrevam as curvas de crescimento das plântulas de *Rhizophora mangle* com base nas variáveis: altura (cm) e tempo (dias). Os modelos Linear, Exponencial, Power Law, Monomolecular, Logístico e Gompertz foram ajustados com formulações não lineares e minimização da soma dos quadrados dos resíduos. O melhor modelo para cada plântula foi selecionado pelo Critério de Informação de Akaike. Após esta seleção procedeu-se com a inspeção do coeficiente de determinação que avalia o quão bem o modelo descreve as variações das alturas em função do tempo. Os modelos Monomolecular, Logístico de 3 parâmetros e Gompertz, diferentemente dos estudos clássicos em ecologia populacional, apresentaram o melhor desempenho para descrever o crescimento, tornando-se as melhores opções para os estudos em longo prazo. As diferentes curvas de crescimento refletem a complexidade do crescimento caulinar nesta fase para espécie. A análise da distribuição conjunta dos parâmetros (H_0 , r e K) possibilitou o estudo dos atributos ecológicos e permitiu observar a sua variabilidade entre os indivíduos em cada modelo. Os resultados apresentados fornecem uma base para a interpretação da dinâmica de crescimento de plântulas durante o seu estabelecimento em bosque maduro e nos processos de regeneração.

Palavras-chave: Manguezais, monitoramento de campo, florestas, curva de crescimento, ajuste.

ABSTRACT

The present study selected and compared regression models that best describe the growth curves of *Rhizophora mangle* seedlings based on the height (cm) and time (days) variables. The Linear, Exponential, Power Law, Monomolecular, Logistic, and Gompertz models were adjusted with non-linear formulations and minimization of the sum of the squares of the residues. The Akaike Information Criterion was used to select the best model for each seedling. After this selection, the determination coefficient, which evaluates how well a model describes height variation as a time function, was inspected. Differing from the classic population ecology studies, the Monomolecular, Three-parameter Logistic, and Gompertz models presented the best performance in describing growth, suggesting they are the most adequate options for long-term studies. The different growth curves reflect the complexity of stem growth at the seedling stage for *R. mangle*. The analysis of the joint distribution of the parameters initial height, growth rate, and, asymptotic size allowed the study of the species ecological attributes and to observe its intraspecific variability in each model. Our results provide a basis for interpretation of the dynamics of seedlings growth during their establishment in a mature forest, as well as its regeneration processes.

Keywords: Mangroves, field monitoring, forest, growth curve, fitting.

1.1 INTRODUÇÃO

Rhizophora mangle L. pertence à família Rhizophoraceae que possui distribuição pantropical (Tomlinson, 1986), sendo a espécie dominante nos manguezais brasileiros (Schaeffer-Novelli et al., 1990; Duke e Allen, 2006) e com distribuição latitudinal compreendendo aproximadamente 3700 km de extensão no litoral brasileiro. Isto se deve a sua tolerância a diferentes condições de salinidade e temperatura (Castañeda-Moya et al., 2013), entre outras adaptações, como viviparidade (Farnsworth, 2000), flutuabilidade e longevidade dos propágulos (Rabinovitz, 1978) que permitem o seu estabelecimento e crescimento nesse ambiente. Diferenças entre indivíduos da mesma espécie podem ser importantes para entender o comportamento ecológico da população ou do sistema (Jorgensen e Fath, 2011). Além disto, estas características funcionais, diversificadas da espécie, contribuem para avaliar as propriedades do ecossistema que são difíceis de serem entendidas no contexto da média da população.

O conhecimento do padrão de crescimento das plântulas de mangue dá subsídios para compreender a capacidade do manguezal em se manter, regenerar ou colonizar novas áreas. Os modelos produzidos com base no tamanho das plântulas fornecem informações sobre o potencial e a dinâmica de crescimento *in situ* e permitem estimar o tempo necessário para cada etapa do desenvolvimento. A fase de plântula é considerada como crítica devido ao tamanho reduzido, a rápida taxa de crescimento inicial, aos mecanismos fisiológicos e aos tecidos ainda pouco desenvolvidos para suportar o estresse do ambiente intertidal (Reyes-De la Cruz e López-Ocaña, 2002; Krauss et al., 2008). Desta forma, a sobrevivência nessa fase é fundamental para garantir a manutenção da população (Harper, 1977), pois influencia toda a dinâmica de regeneração sendo importante para determinar a estrutura da floresta (Ball, 2002).

Em muitos estudos foi avaliada a taxa de crescimento de plântulas de mangue em experimentos de campo em diferentes localizações e condições ambientais de luminosidade (Smith, 1987 III; Tamai e Iama, 1988); luminosidade, salinidade e disponibilidade de nutrientes (Clarke e Allaway, 1993); disponibilidade de nutrientes

(Feller, 1995); luminosidade, herbivoria e taxa de sedimentação (Farnsworth e Ellison, 1996); topografia (Komiya et al., 1996); luz e nutrientes (Kock, 1997); nutrientes, frequência de inundação e salinidade (Kock e Snedaker, 1997); hidrologia e salinidade (Elster, 2000); taxa de sedimentação (Thampanya et al., 2002); gradiente de inundação (Padilla et al., 2004, He et al., 2007); disponibilidade de nutrientes e sedimentação (Lovelock et al., 2007). No entanto, mesmo os estudos que acompanharam plantas, *in situ*, tiveram curta duração, raramente superior a 1 ano. Estudos de longa duração, considerando uma abordagem mais detalhada do padrão de crescimento das plântulas sob a perspectiva de dinâmica populacional, estão ausentes na literatura a despeito de sua importância para o entendimento ecológico da população.

Há estimativas de crescimento para plântulas de *R. mangle* e *Avicennia germinans* em plantios *in situ* com modelos lineares (Ellison e Farnsworth, 1993), e não lineares para a fase jovem de *R. mangle* (Ellison e Farnsworth, 1996). Em condições controladas em laboratório foi empregada regressão quadrática (Ellison e Farnsworth, 1997). No entanto, não foram estimados taxas e parâmetros de crescimento *in situ* para plântulas assentadas naturalmente. Em adição aos estudos já realizados às estimativas da taxa de crescimento relativo são baseadas em medidas do peso seco ou fresco, ou a consideração do crescimento médio (em altura) de um grupo de indivíduos em um determinado intervalo de tempo (Burchett et al., 1984; Lin e Sternberg, 1995; McKee, 1995; Ye et al., 2005; Dangremond et al., 2015). A avaliação dos padrões de crescimento individuais na etapa de plântula pode revelar a variabilidade do crescimento dentro do grupo de exemplares, informação essa importante para compreensão ampla do fenômeno, e que é inacessível quando faz análises e estimativas de parâmetros de crescimento para a média do grupo.

A análise de séries temporais com dados de crescimento identifica padrões em intervalos curtos de tempo e avalia o instante em que o incremento em altura passa a não ser significativo em relação àquele obtido anteriormente, relacionando-o com as condições ambientais observadas. Essa análise também permite previsões sobre o

comportamento no padrão de crescimento, ou seja, extrapolar para o futuro as relações das variáveis já observadas no passado (Morettin e Tolo, 2006).

A avaliação dos padrões de crescimento individual de *R. mangle* na fase de plântula demonstra tanto o padrão temporal do crescimento quanto a sua variabilidade dentro do grupo de indivíduos, possibilitando uma compreensão mais ampla do processo. Isto não é acessível quando se faz análises e estimativas de parâmetros de crescimento para a média do grupo. Essa é a abordagem da Modelagem Baseada no Indivíduo (Individual Based Models - IBM), cujo princípio simula que as populações são formadas por organismos individuais discretos, ou seja, cada indivíduo é unidade básica (Giacomini, 2007; DeAngelis e Grimm, 2014). A unidade básica tem um conjunto de atributos e comportamentos (e.g. crescimento) que varia entre eles e pode mudar ao longo do tempo (DeAngelis e Grimm, 2014). As propriedades em nível de população emergem das propriedades e interações individuais (Jorgensen e Fath, 2011).

Na modelagem com abordagem no indivíduo, o desempenho de cada um é simulado e o conjunto destes indivíduos é considerado para representar um parâmetro populacional e como ele varia ao longo do tempo. No presente estudo, o crescimento em altura da população de plântulas depende do desenvolvimento combinado do conjunto de indivíduos avaliados. Se o objetivo do estudo é analisar o processo de crescimento das árvores, é mais confiável avaliar árvores individuais e evitar agrupamentos, médias ou outros tipos de manipulação dos dados (Zeide, 1993). Para este autor diferentes tipos de dados (dados dos indivíduos, dados agrupados e média do grupo) indicam que mesmo em grupos de árvores homogêneas, o crescimento de um indivíduo não pode ser representado pelo crescimento médio do grupo.

Para os processos ecológicos em bosques de manguezais (e.g. crescimento), os modelos de regressão tem sido úteis para a sua compreensão, como pode ser observado na literatura (Ellison e Farnsworth, 1993; Ellison e Farnsworth, 1996; Duarte et al., 1998; Alongi, 2010; Alongi, 2011; Sidik et al. 2016) uma vez que vão descrever a melhor relação funcional entre as variáveis do modelo (Legendre e Legendre, 2003). O crescimento individual das plântulas pode ser representado por modelos Lineares ou

não Lineares, sendo os primeiros comumente estudados em ecologia populacional. Por outro lado, em estudos de longo prazo, os modelos não Lineares são mais adequados para explicar o processo de crescimento, pois capturam a dinâmica temporal (Paine et al., 2012). Uma das vantagens do ajuste desses modelos aos dados de crescimento é o fato de permitir que estimativas dos atributos de crescimento sejam calculadas em qualquer intervalo de tempo desejado e fornecer um resumo conveniente do conjunto de dados em análise (Causton e Hadley, 1978).

Modelos Lineares ou não Lineares podem ser selecionados para análise do processo de crescimento. O modelo de regressão Linear simples tem sido aplicado nas diversas áreas de conhecimento e é muito utilizado para a representação de fenômenos biológicos, incluindo o crescimento de organismos na fase inicial. Já em estudos de longo prazo, os modelos de regressão não Linear podem ser mais adequados para explicar o processo de crescimento (Regazzi, 2003). De fato, Paine et al (2012) sugerem que a melhor forma para avaliar a variação temporal nas taxas de crescimento é a aplicação de modelos não lineares de crescimento.

Entre os modelos de regressão mais utilizados para representar o crescimento vegetal estão o Logístico, Gompertz, Monomolecular e Chapman-Richards (Zeide, 1993; Regazzi, 2003; Paine et al., 2012; Mischán e Pinho, 2014). Os modelos lineares e exponenciais, utilizados na abordagem tradicional de crescimento, não conseguem representar a sua variabilidade temporal (Paine et al., 2012). No entanto, o uso de modelos não Lineares não é muito frequente nos estudos ecológicos de manguezais. Além disso, a avaliação dos desempenhos de diversos modelos concorrentes para a seleção daquele mais adequado não é uma prática comum, a despeito de sua extrema importância (Burnham e Anderson, 2002).

A escolha de um modelo adequado para descrever o processo de crescimento depende da qualidade do ajuste aos dados e de princípios, como o da parcimônia, nos casos em que são comparados modelos com diferente número de parâmetros e grau de complexidade (Burnham e Anderson, 2002). Além desses critérios de seleção, deve-se levar em consideração a interpretação biológica dos parâmetros e generalidade do

modelo, ou seja, a sua capacidade em descrever não somente os dados da amostra populacional estudada, mas também novos dados ao longo do período considerado (Myung et al., 2003).

Neste artigo será apresentada abordagem de modelagem baseada no indivíduo (Individual Based Model - IBM) utilizando modelos de regressão para avaliar a dinâmica temporal do crescimento dos indivíduos com base em conjunto de dados de série amostral longa (7 anos). Jorgensen e Fath (2011) recomendam a utilização de IBM para avaliar crescimento de árvores em floresta exatamente porque estão expostas a diferentes condições (sol, vento, umidade) desde que exista um bom banco de dados que permita identificar diferentes padrões de crescimento sob diferentes condições disponíveis. As informações apresentadas aqui são inéditas visto que estudos relacionados ao crescimento (incremento em altura) de indivíduos em longo prazo utilizando a técnica da modelagem não foi realizado anteriormente para manguezais.

A compreensão da dinâmica do crescimento dos indivíduos é um processo ecológico essencial para entender a dinâmica das florestas de mangue e poder comparar diferentes áreas. Essa abordagem permite avançar no campo da ecologia do ecossistema manguezal, gerando futuras perspectivas e direções de estudo para a utilização de modelos de regressão como ferramentas de pesquisa e gestão. O objetivo deste estudo foi selecionar o modelo mais adequado para descrever a variação temporal do crescimento *in situ* de plântulas de *R. mangle*. A hipótese apresentada é que a relação entre a variável biológica tamanho das plântulas e a variável tempo pode ser descrito por diferentes modelos de crescimento.

1.2 MATERIAL E MÉTODOS

1.2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de manguezal no rio Itaúnas, inserido no Parque Estadual de Itaúnas (18°33'38" S e 39°43' 56" W), no município de Conceição

da Barra, Espírito Santo (Figura 1, Área de estudo). A região situa-se no sistema de classificação climática do tipo Aw (tropical com inverno seco e precipitação anual entre 1000 e 1400 mm) proposta por Koppen (Alvares et al., 2013). A bacia do rio Itaúnas tem área total de drenagem de 4480 km² (ANA, 2015).

O parque abrange uma área total de 3674 hectares (ha), incluindo manguezal, dunas, restingas, mata atlântica e regiões de alagados. O manguezal ocupa 282 hectares (ha) da área do parque (Coelho et al., 2012), com ocorrência de quatro espécies típicas: *R. mangle* Linnaeus (Rhizophoraceae) (dominante), *A. schaueriana* Stapf & Leechm. ex Moldenke (Acanthaceae), *A. germinans* (L.) L. (Acanthaceae) e *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. (Combretaceae). Ocorrem também as espécies associadas: *Talipariti pernambucense* (Arruda) Bovini (Malvaceae) e *Conocarpus erectus* L. (Combretaceae) (Tognella et al., 2007). Trata-se de uma área que apresenta importância ecológica, biológica, hidrológica, geológica e histórico-cultural, com grande e complexa interatividade entre os diversos ambientes, aliada à diversidade de espécies vegetais e à fauna associada (IEMA, 2004).

1.2.2 Desenho amostral

A área de estudo abrange floresta de franja monoespecífica de *R. mangle* no rio Itaúnas (Figura 1.1). Por haver registro de indivíduos bem desenvolvidos em relação à altura e DAP médio (12 metros e 14,64 cm, respectivamente), o bosque é classificado como maduro e não se observa processo de sucessão de espécies (Lopes et al., 2009).



Figura 1.1. Bosque monoespecífico de *Rhizophora mangle* da área de estudo no estuário do rio Itaúnas, sudeste do Brasil.

A amostragem ocorreu entre janeiro de 2008 e dezembro de 2014. Foi demarcada uma parcela de 100 m² (10 m x 10 m) e todas as plântulas estabelecidas dentro desta área foram marcadas com etiquetas plásticas numeradas e tiveram as alturas totais medidas. Mensalmente a parcela era inspecionada e cada novo indivíduo recrutado no período era também marcado e medido. A altura foi definida como a distância entre a superfície do solo e a parte mais alta da plântula, podendo ser uma ramificação ou inflexão da folha superior (Benincasa, 2003). Neste estudo, define-se como plântula o exemplar com altura entre 0,12 m e 1 metro (Figura 1.2). Para que um indivíduo fosse considerado plântula, deveria apresentar os primeiros pares foliares, independente da queda dos cotilédones. O limite superior de altura para o término dessa fase foi baseado em Krauss et al. (2008) que definiram que somente depois de enraizado, o

exemplar, com cerca, de 1 m de altura, atinge então o sucesso no estabelecimento, saindo do estágio de plântula, para a fase jovem.



Figura 1.2. Avaliação do crescimento (cm) das plântulas de *Rhizophora mangle* *in situ*.

O monitoramento da área foi realizado mensalmente entre 2008 e 2013, e bimensal ou trimestral durante o ano de 2014. A cada visita à área amostral era registrado o número de novas plântulas recrutadas, estas recebiam lacres e entravam no conjunto de indivíduos que tinham sua altura total avaliada. Neste processo, as plântulas já marcadas em visitas anteriores foram avaliadas e classificadas como viva ou morta. Além disso, ainda era observado se houve sucesso no assentamento, isto é, se o exemplar havia ultrapassado 1 metro. Aquelas enquadradas como vivas continuavam sendo acompanhadas no seu incremento ou não em relação a altura total. Somente as plântulas vivas foram medidas. Para ser dado como morto deviam ser atendidas uma ou mais das seguintes prerrogativas: folhas totalmente secas; caules cortados, secos ou danificados na base; e ausência de mais de seis meses consecutivos no monitoramento.

1.2.3 Análise descritiva e seleção das plântulas para a análise de crescimento

As variáveis analisadas para estimar o crescimento foram a altura (em centímetros) obtida ao longo do experimento e o tempo de vida (em dias) das plântulas.

Para ajuste do modelo e estimativa dos parâmetros de crescimento entre as plântulas marcadas foram selecionados os exemplares que atendiam aos pressupostos: ter altura inicial de avaliação inferior a 40 cm e ter pelo menos cinco medidas de altura no período do experimento. Um total de 352 plântulas atendeu aos critérios e foram modeladas, o que gerou um número suficiente de indivíduos num período que representassem aleatória e repetidamente a variação em tamanho no tempo.

A opção pelo limite de altura inferior a 40 cm ocorreu porque algumas plântulas foram detectadas tardiamente, isto é, bem depois de estabelecidas no ambiente, já com alturas mais elevadas. Plântulas com estatura superior a 40 cm foram identificadas como tendo crescimento diferenciado daquelas observadas como recentemente recrutadas, pois já passaram na maioria dos casos pela fase de consumo das reservas do propágulo. A seleção pelo descarte de plântulas com menos de cinco medidas de altura foi para eliminar exemplares detectados poucas vezes. Tais casos estiveram associados a desaparecimentos, provavelmente decorrente da morte com subsequente destruição rápida do exemplar entre uma avaliação e outra. Assim os modelos ajustados são válidos para estudo e entendimento do processo de crescimento de plântulas sobreviventes pelo menos por período de tempo relativamente prolongado e que, eventualmente, alcançaram sucesso (altura > 1 m).

1.2.4 Ajuste dos modelos

O crescimento foi calculado considerando-se a variação da altura (cm) em função do tempo de vida (em dias) das plântulas, contabilizado a partir de seu recrutamento, com avaliações mensais nos primeiros cinco anos de monitoramento.

Embora haja um grande número de modelos utilizados para descrever o crescimento de plantas, optou-se por utilizar os modelos revisados por Paine et al. (2012), que são: 1) Linear, 2) Exponencial (loglinear), 3) Alométrico (Power Law), 4) Monomolecular (Mitscherlich), 5) Logístico de 3 parâmetros (Verhulst), 6) Logístico de 4 parâmetros e 7) Gompertz (Tabela 1.1). A seguir está uma breve explanação dos modelos. Uma explanação detalhada pode ser encontrada em Paine et al. (2012).

Tabela 1.1. Descrição dos modelos de crescimento (em altura) utilizados neste trabalho para descrever a altura das plântulas de *Rhizophora mangle*, conforme Paine et al. (2012). Os modelos estimam a variação de altura (H), ao longo do tempo (t). Os parâmetros dos modelos são: altura inicial (H_0), taxa de crescimento (r), tamanho assintótico (K), coeficiente de atenuação da taxa de crescimento (β). No modelo de 4 parâmetros, L representa a assíntota inferior e K representa a assíntota superior da curva.

Nome do modelo	Curva de crescimento (Altura ao longo do tempo)	Taxa absoluta de crescimento AGR (cm dia ⁻¹)	Taxa relativa de crescimento RGR (cm cm ⁻¹ dia ⁻¹)
Linear	$H_0 + rt$	r	$\frac{r}{H_0 + rt}$
Exponencial	$H_0 e^{rt}$	$rH_0 e^{rt}$	r
Power Law (potencial)	$\left(H_0^{1-\beta} + rt(1-\beta)\right)^{1/(1-\beta)}$	$r\left(H_0^{1-\beta} + rt(1-\beta)\right)^{\frac{\beta}{1-\beta}}$	$rH^{\beta-1}$
Monomolecular	$K - e^{-rt}(K - H_0)$	$re^{-rt}(K - H_0)$	$\frac{r(K - H)}{H}$
Logístico de 3 parâmetros	$\frac{H_0 K}{H_0 + (K - H_0)e^{-rt}}$	$\frac{rH_0 K e^{-rt}(K - H_0)}{(H_0 + e^{-rt}(K - H_0))^2}$	$r\left(1 - \frac{H}{K}\right)$
Logístico de 4 parâmetros*	$L + \frac{H_0(K - L)}{H_0 + P e^{-rt}}$	$\frac{rH_0(K - L)P e^{-rt}}{(H_0 + P e^{-rt})^2}$	$\frac{r(H - L)}{H} \left(\frac{K - H}{K - L}\right)$
Gompertz	$K\left(\frac{H_0}{K}\right)^{e^{-rt}}$	$rK e^{-rt} \left(\frac{H_0}{K}\right)^{e^{-rt}} \ln \frac{K}{H_0}$	$r \ln \frac{K}{H}$

* $P = K - L - H_0$.

No modelo Linear, a taxa absoluta de crescimento (AGR, cm.dia^{-1}) é constante, ou seja, a cada dia é adicionada a mesma quantidade de cm à altura da plântula. Neste modelo há 2 parâmetros: altura inicial (H_0) e taxa de crescimento (r).

No modelo Exponencial (Loglinear), que é ajustado ao logaritmo da altura, a taxa absoluta de crescimento (AGR) é proporcional ao tamanho da plântula. Também há 2 parâmetros: altura inicial (H_0) e taxa de crescimento (r). O modelo Exponencial é o único no qual o parâmetro estimado r é equivalente à taxa relativa de crescimento (RGR, $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dia}^{-1}$).

No modelo Alométrico (Power Law), a taxa relativa de crescimento (RGR, $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dia}^{-1}$) decresce com o aumento da altura da planta, de acordo com um expoente β . Quando $\beta = 0$, o modelo se torna Linear. Quando $0 < \beta < 1$ há decréscimo da RGR ao longo do tempo. Quando $\beta = 1$, o modelo se torna Exponencial e a RGR se torna constante ao longo do tempo. E quando $\beta > 1$, a RGR aumenta com o aumento de tamanho da plântula.

No modelo Monomolecular (Mitscherlich) há redução na AGR ao longo do tempo. Neste modelo, além dos parâmetros altura inicial (H_0) e taxa de crescimento (r), há também o tamanho assintótico (K). Entretanto, diferente dos demais modelos assintóticos, não há ponto de inflexão e a concavidade é sempre para baixo.

No modelo Logístico de 3 parâmetros (Verhulst) a assíntota horizontal inferior é fixada em zero e o ponto de inflexão (momento no qual a AGR é maximizada) é equivalente a 50% do tamanho assintótico ($H = K/2$). Na versão de 4 parâmetros estas duas restrições não existem. Para algumas séries de dados a flexibilidade adicional do modelo de 4 parâmetros aumenta consideravelmente a variância explicada pelo modelo, embora em muitos casos a versão de 3 parâmetros proporcione um ajuste mais parcimonioso e igualmente bem ajustado.

No modelo de Gompertz a RGR declina exponencialmente ao longo do tempo. Este modelo difere do Logístico de 3 parâmetros em seu ponto de inflexão, que ocorre a 37% do tamanho assintótico (K), enquanto no Logístico de 3 parâmetros isto ocorre em 50% de K .

Os modelos foram ajustados individualmente a cada uma das plântulas, isto é, as 352, numa abordagem de modelos baseados em indivíduo (Individual Based Model, IBM). Esta abordagem foi escolhida por permitir a observação da variabilidade de respostas (parâmetros de crescimento) entre indivíduos diferentes. Os modelos foram ajustados usando formulações não lineares e minimização da soma dos quadrados dos resíduos com auxílio da função *nlme* do programa R (R Core Team 2015) de acordo com o descrito em Pinheiro et al. (2009) e Paine et al. (2012).

No presente trabalho, a seleção do melhor modelo foi realizada utilizando o Critério de Informação de Akaike (AIC; Akaike, 1974) como avaliador da qualidade de ajuste, uma vez que o mesmo é adequado quando o número de parâmetros difere entre os modelos avaliados. O AIC seleciona o melhor modelo com base no número de observações, na soma residual dos quadrados e no número de parâmetros (Jorgensen e Fath, 2011). Após a seleção do melhor modelo foi feita a inspeção do coeficiente de determinação (R^2) para avaliar o quão bem ele descreve as variações das alturas em função do tempo, para cada plântula.

Depois de selecionado o modelo mais adequado entre os sete modelos candidatos, e de verificado se o mesmo é satisfatório quanto à qualidade do ajuste (R^2), as estimativas dos parâmetros foram utilizadas para fazer previsões das alturas das plântulas para diferentes momentos no tempo. A projeção de todas as curvas ajustadas para cada uma das plântulas fornece uma ideia da diversidade individual do processo de crescimento. A partir de todas as trajetórias de crescimento foram estimado os intervalos de confiança, com base nos cálculos de percentis para cada momento no tempo. Os percentis de 2,5% e de 97,5% das alturas definiram os intervalos inferior e superior de 95%.

A exploração dos parâmetros dos modelos estimados individualmente para cada uma das plântulas, pode também revelar elementos importantes associados ao crescimento. Assim explorou-se também a distribuição conjunta (par a par) das estimativas dos parâmetros H_0 , r e K dos três modelos mais representativos na descrição do processo de crescimento (Monomolecular, Logístico 3 parâmetros e

Gompertz). Essa e as demais análises foram realizadas com o programa R (R Core Team 2015). A seleção destes modelos foi feita dentro do princípio da parcimônia, isto é, os melhores modelos são os mais simples e que conseguem descrever adequadamente a relação (Legendre e Legendre, 2003).

1.3 RESULTADOS

O crescimento das 352 plântulas foi representado por diferentes modelos de regressão, não havendo um único modelo vencedor. Com base no AIC, três modelos que apresentaram o melhor desempenho para descrever as plântulas (Figura 1.3) foram: Monomolecular (90 plântulas), Logístico de 3 parâmetros (88 plântulas) e Gompertz (88 plântulas). Estes três modelos, em conjunto, foram os melhores para descrever o crescimento de 75% das plântulas e de certa forma refletem a variabilidade de influências que ocorre sobre o desenvolvimento das plântulas. Os modelos Logístico de 4 parâmetros, Linear e Exponencial, foram os melhores, respectivamente, para 39, 28 e 19 plântulas. Em apenas dois casos (2 plântulas), o modelo Alométrico (Power Law) foi o que melhor descreveu os dados.

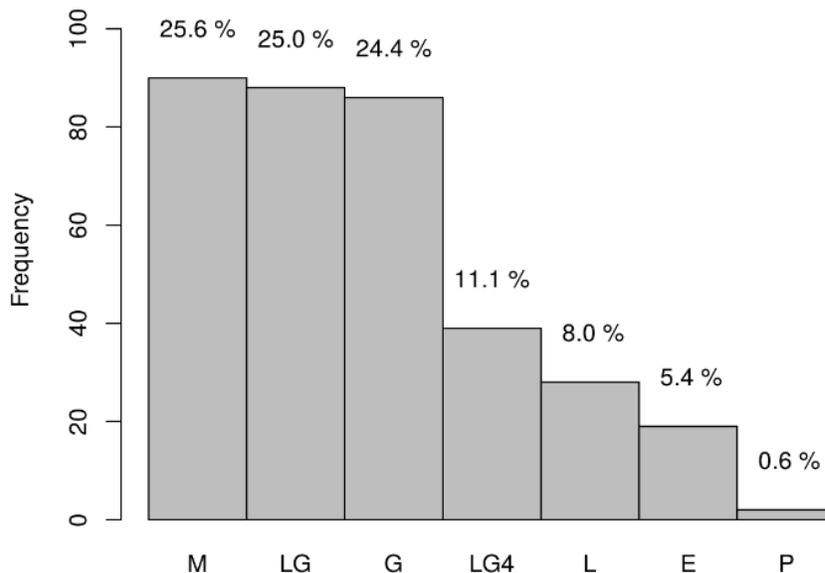


Figura 1.3. Frequência absoluta e relativa com que os diferentes modelos foram selecionados como mais adequados para descrever o crescimento das plântulas de *Rhizophora mangle* avaliadas. Modelos: Monomolecular (M), Logístico (LG), Gompertz (G) Logístico de 4 parâmetros (LG4), Linear (L), Exponencial (E) e Power Law (P).

Na Figura 1.4 observa-se a frequência de plântulas com os seus respectivos valores de R^2 (coeficiente de determinação) para cada modelo selecionado. Para o modelo Monomolecular e Gompertz, os valores de R^2 foram, geralmente, acima de 0,6 (acima de 60% da variabilidade na variável altura é explicada pela variável tempo), sendo a maioria acima de 0,8. Para o Logístico (3 parâmetros) os valores do R^2 foram superiores a 0,4, mas na maioria dos casos foi acima de 0,7. Esses resultados mostram realmente que esses três modelos, que descreveram juntos 75% das plântulas, apresentaram ajustes, para a maior parte, relativamente bons (acima de 60%). Para o modelo Logístico 4 parâmetros, o R^2 foi acima de 0,6 para todas as plântulas com crescimento representado por este modelo. No Linear e Exponencial, muitas plântulas apresentaram baixo valor de R^2 ($< 0,6$). Isso mostra que estes modelos mesmo sendo os melhores, dentre os avaliados, para descrever o crescimento de algumas plântulas (28 e 19 exemplares nos modelos Linear e

Exponencial, respectivamente) apresentaram baixo ajuste uma vez que a equação não minimizou o erro quadrado médio residual.

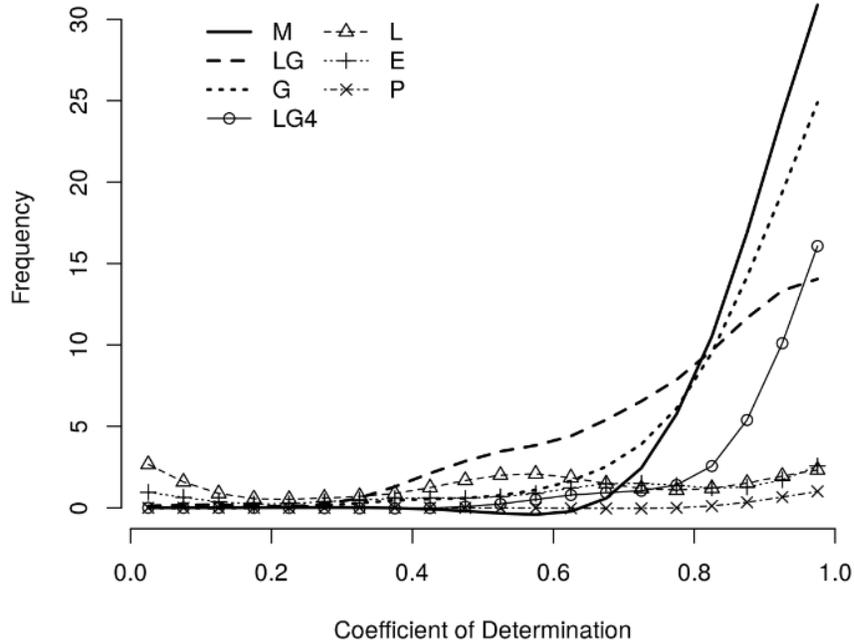


Figura 1.4. Distribuição de frequência dos coeficientes de determinação calculados para os modelos: Monomolecular (M), Logístico (LG), Gompertz (G) Logístico de 4 parâmetros (LG4), Linear (L), Exponencial (E) e Power Law (P).

Os histogramas da figura 1.5 apresentam a longevidade (dias) das plântulas com base no valor de AIC para cada modelo avaliado (Monomolecular, Logístico de 3 parâmetros, Gompertz, Logístico de 4 parâmetros, Linear e Exponencial). Nota-se que não é possível observar um padrão de longevidade para cada modelo, com a frequência do número de plântulas variando entre as classes estabelecidas em dias.

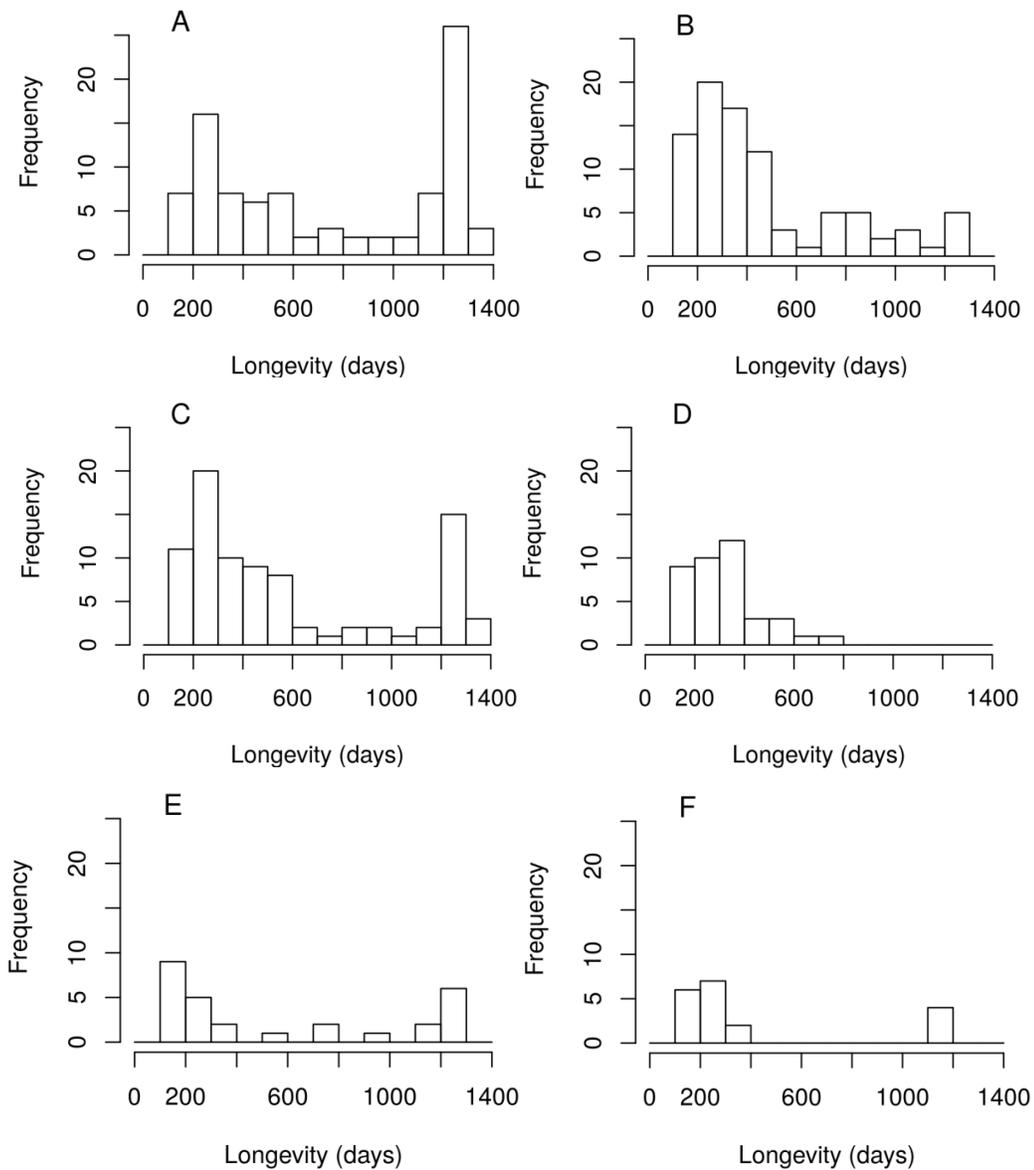


Figura 1.5. Frequência da longevidade das plântulas de *Rhizophora mangle* para cada modelo avaliado: A) Monomolecular, B) Logístico, C) Gompertz, D) Logístico de 4 parâmetros, E) Linear e F) Exponencial.

As Figuras 1.6 e 1.7 apresentam os histogramas com a frequência e a altura inicial (Figura 1.6) e a altura final (Figura 1.7) das plântulas para cada modelo selecionado (Monomolecular, Logístico de 3 parâmetros, Gompertz, Logístico de 4 parâmetros, Linear e Exponencial). Observa-se que não há um único intervalo de

classe de tamanhos iniciais e finais para cada modelo, ou seja, as frequências, no geral, foram observadas em todas as classes (cm) em cada modelo avaliado.

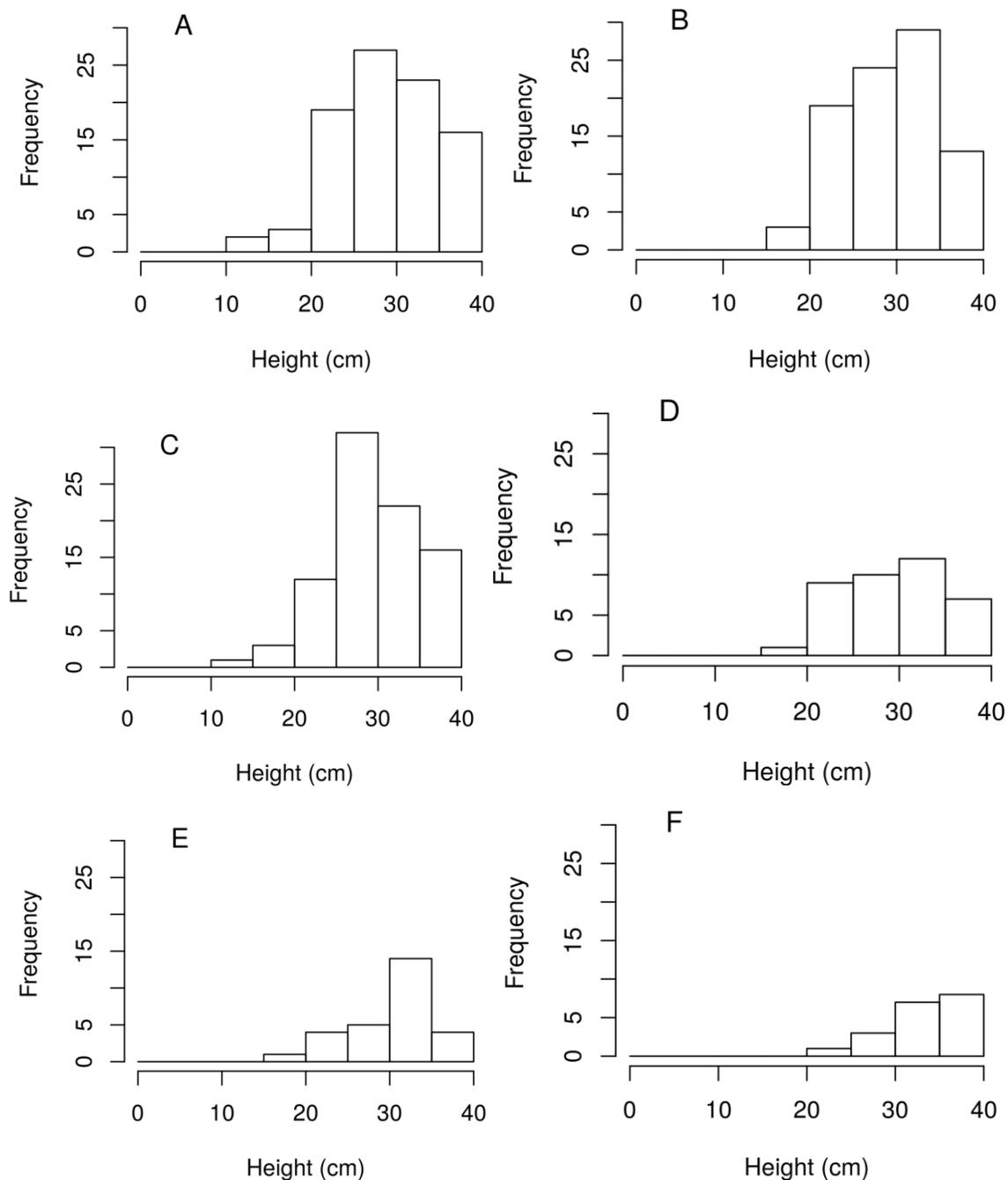


Figura 1.6. Frequência do tamanho inicial das plântulas de *Rhizophora mangle* para cada modelo avaliado: A) Monomolecular, B) Logístico, C) Gompertz, D) Logístico de 4 parâmetros, E) Linear e F) Exponencial.

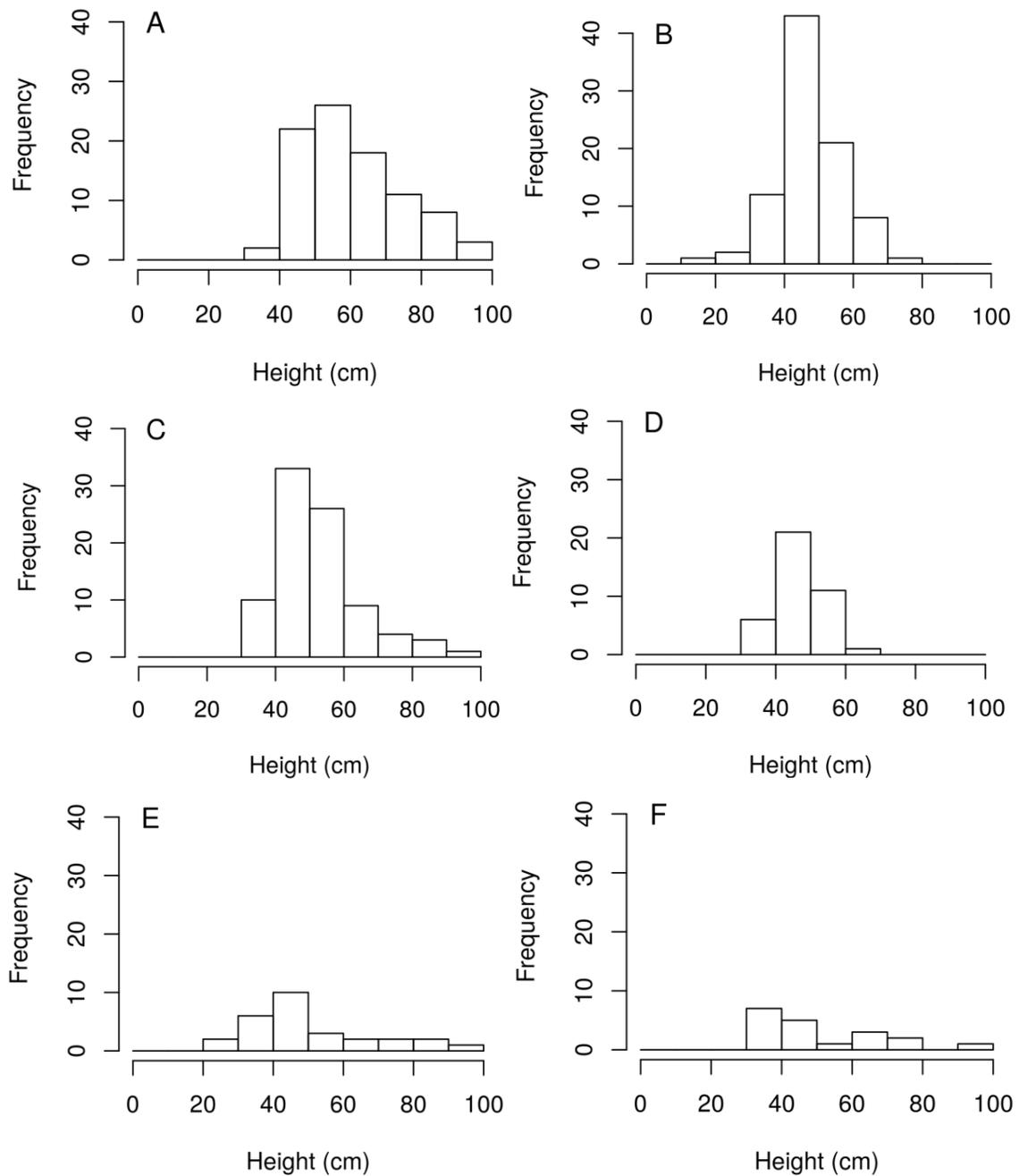


Figura 1.7. Frequência do tamanho final das plântulas de *Rhizophora mangle* para cada modelo avaliado: A) Monomolecular, B) Logístico, C) Gompertz, D) Logístico de 4 parâmetros, E) Linear e F) Exponencial.

As trajetórias das curvas de crescimento construídas com os modelos ajustados aos dados são mostradas na Figura 1.8, em conjunto com a média e os intervalos de

confiança (95%). Verifica-se homogeneidade no padrão de crescimento para os três primeiros modelos (Figuras 1.8A, B e C). Há rápido crescimento nos primeiros 200 dias após o recrutamento e posteriormente uma tendência assintótica para os três primeiros modelos. Verifica-se que a altura desta assíntota varia entre os diferentes grupos de plântulas para os diferentes modelos. Os três últimos (Linear, Exponencial e Power Law), considerados não assintóticos, descrevem plântulas com comportamento muito particular. O Power Law (Figura 1.8G) apresentou desempenho inferior aos demais modelos, sendo adequado somente para dois exemplares, com resultados insuficientes para a interpretação biológica do processo de crescimento.

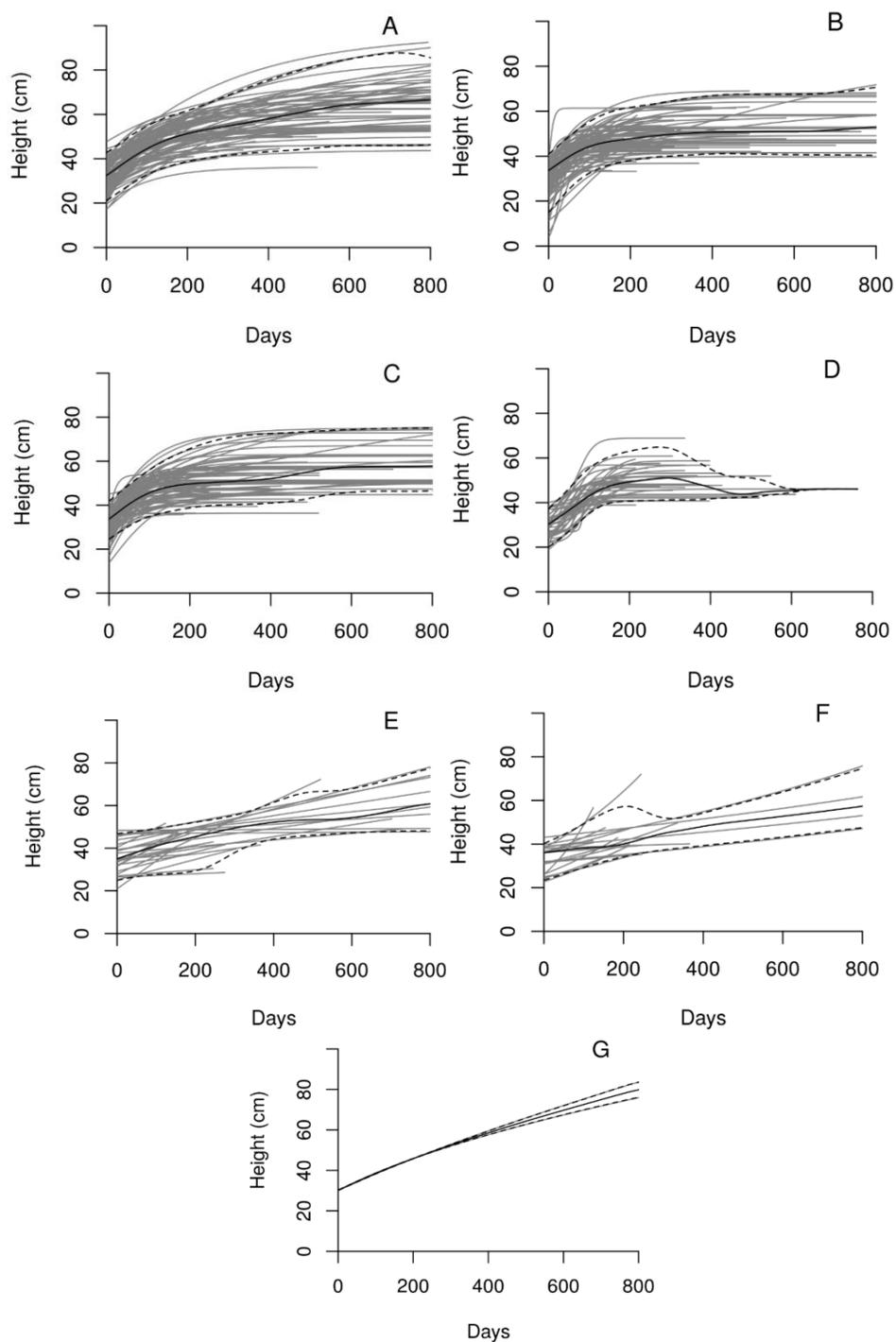


Figura 1.8. Curvas de crescimento individuais das plântulas de *Rhizophora mangle* em cinza, utilizando o modelo vencedor para cada planta. A média e os limites do intervalo de 95% de confiança estão representados pelas linhas em preto sólida e tracejadas, respectivamente. Plantas para as quais o modelo vencedor foi: (A) Monomolecular, (B) Logístico, (C) Gompertz, (D) Logístico de 4 parâmetros, (E) Linear, (F) Exponencial e (G) Power Law (Potencial).

Na figura 1.9, os gráficos mostram a taxa relativa de crescimento (RGR) das plântulas, em $\text{cm.cm}^{-1}.\text{dia}^{-1}$. Conforme o tamanho aumenta a RGR diminui, como pode ser observado nos gráficos dos modelos, exceto no Exponencial (Figura 1.9F), onde a RGR é constante em função do tamanho. Indivíduos que apresentam menor tamanho inicial tem maior valor de RGR. No modelo Gompertz (Figura 1.9C) RGR declina exponencialmente com o aumento do tamanho. O Logístico 4 parâmetros apresenta variabilidade no aumento e decréscimo da RGR, à medida que o tamanho aumenta. Esse padrão de crescimento é dinâmico e complexo.

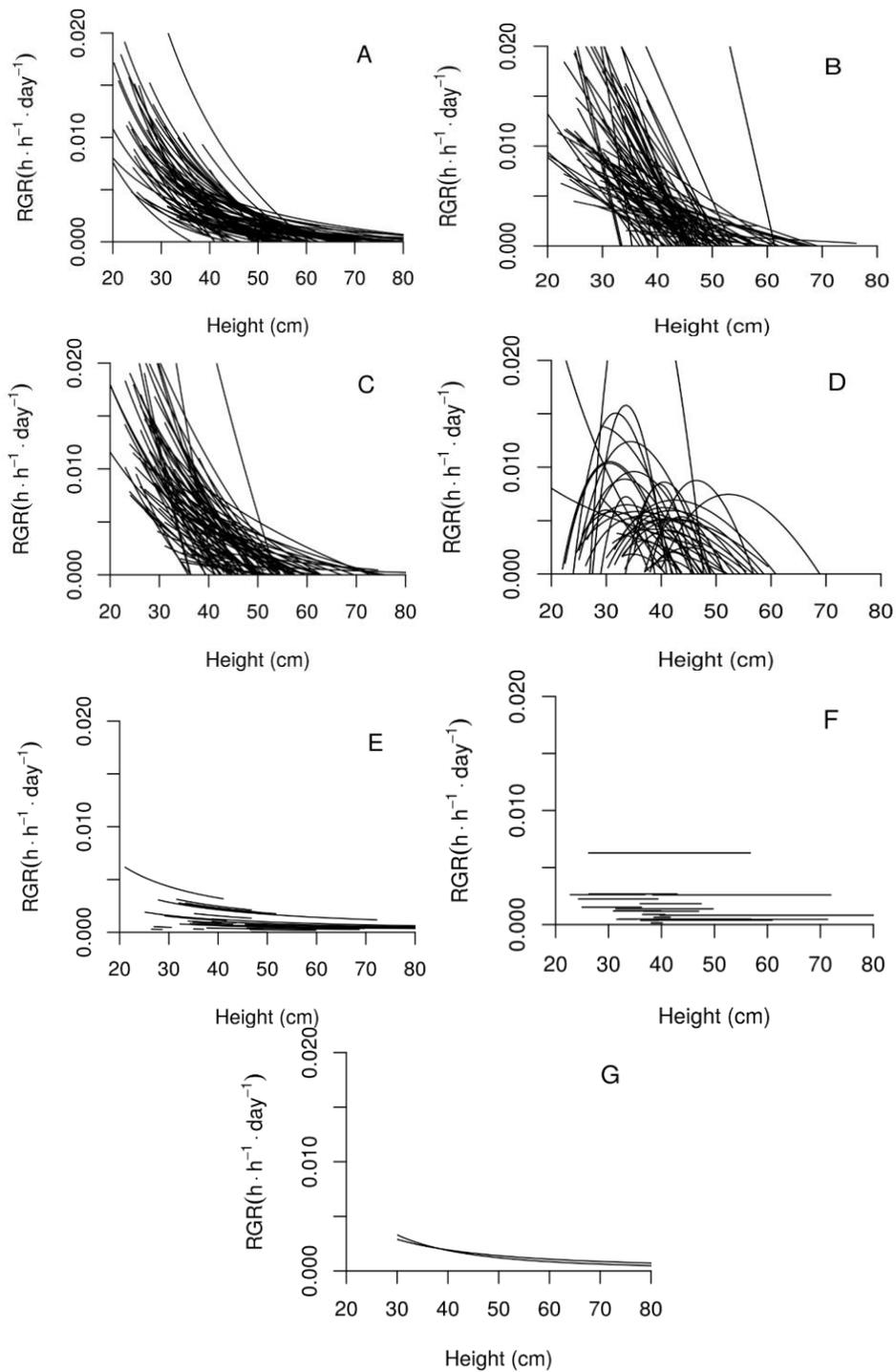


Figura 1.9. Taxas relativas de crescimento em função da altura (RGR: Relative Growth Rate), aumento de altura em cm, por cm, por dia ($\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$) das plântulas de *Rhizophora mangle*, utilizando o modelo vencedor para cada planta. Plantas para as quais o modelo vencedor foi: (A) Monomolecular, (B) Logístico, (C) Gompertz, (D) Logístico de 4 parâmetros, (E) Linear, (F) Exponencial e (G) Power Law (Potencial).

Considerando as combinações de H_0 (tamanho inicial) e K (tamanho assintótico) para os três modelos (Figura 1.10), o desempenho foi relativamente similar entre eles, mas podemos observar algumas tendências de diferenças. Nas plântulas para as quais o melhor modelo foi o Monomolecular, os tamanhos iniciais (H_0) mais comuns estão em torno de 32 cm e os valores mais comuns de tamanho assintótico (K) estão em torno de 55 cm, com um grande número de plântulas apresentando valores assintóticos maiores que 60. Este foi o modelo que se ajustou às plântulas com os maiores valores assintóticos. Nas plântulas melhor representadas pelo modelo Logístico, o tamanho inicial (H_0) mais comum foi também em torno de 32 cm, mas o tamanho assintótico (K) mais comum foi em torno de 50 cm. Ou seja, estas plântulas estabilizaram seu crescimento em tamanho inferior ao apresentado por aquelas modeladas pelo Monomolecular. Já as plântulas melhor representadas pelo modelo de Gompertz apresentaram tamanhos iniciais (H_0) menores, em torno de 28 cm, e o tamanho assintótico (K) em torno de 52 cm.

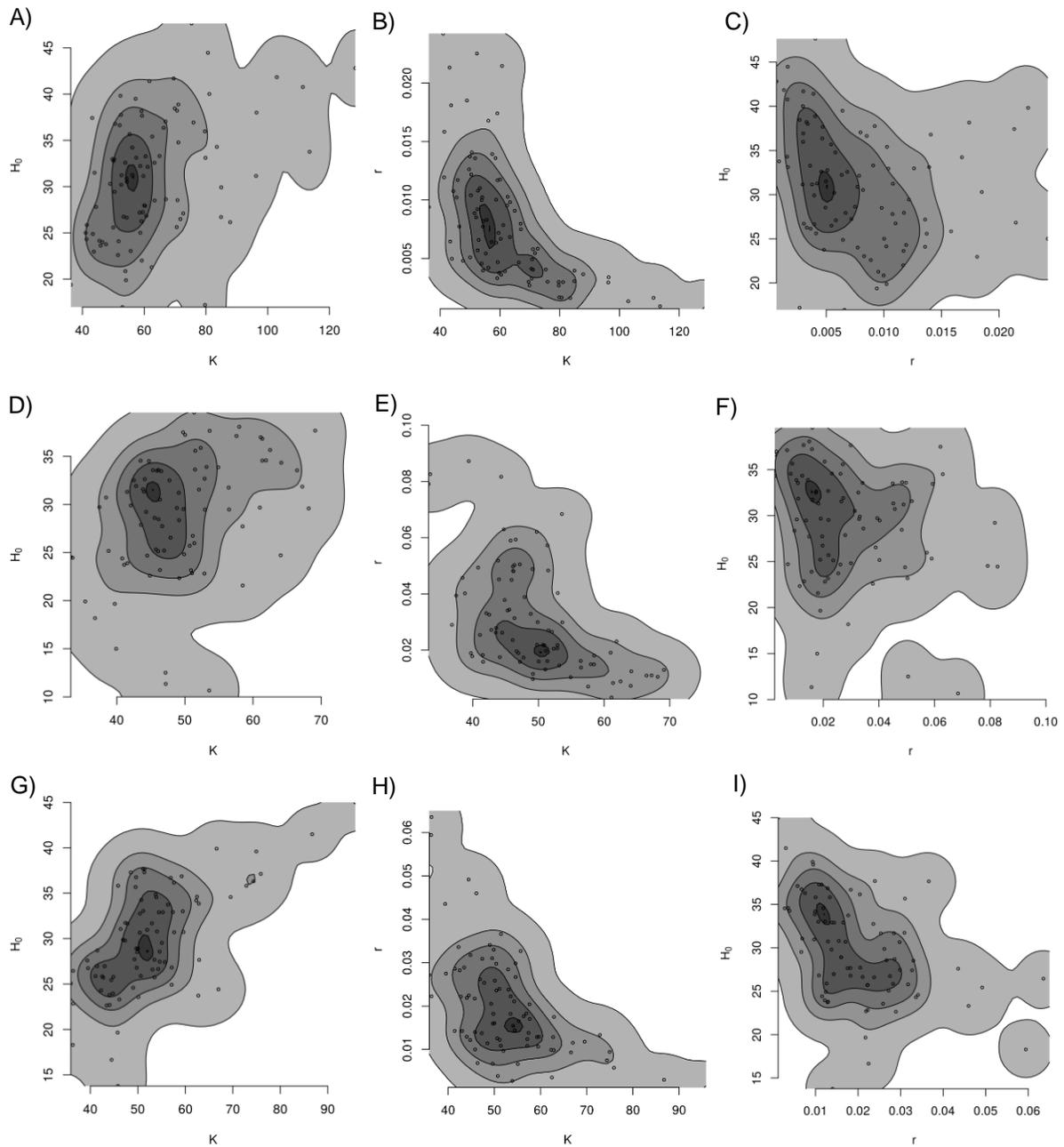


Figura 1.10. Distribuição conjunta de parâmetros para os três modelos mais representativos do crescimento de plântulas de *Rhizophora mangle*. Modelo Monomolecular: (A) K e H_0 ; (B) K e r , (C) r e H_0 . Logístico: (D) K e H_0 ; (E) K e r , (F) r e H_0 . Gompertz: (G) K e H_0 ; (H) K e r , (I) r e H_0 . H_0 : altura inicial, r : taxa de crescimento, K : tamanho assintótico.

1.4. DISCUSSÃO

Os resultados obtidos neste estudo demonstram que há vários modelos de regressão que descrevem o crescimento caulinar de plântulas de *R. mangle* em função do tempo. A abordagem MBI identifica com detalhes as características individuais trazendo maiores informações sobre sua dinâmica de crescimento, diferentemente da abordagem utilizando a média populacional. Além disso, esta modelagem permite supor que existe grande variabilidade na atuação dos fatores ambientais sobre o crescimento das plântulas, tanto do ponto de vista espacial quanto temporal. Isto desencadeia diferentes respostas de desenvolvimento dos indivíduos desde o início do processo de recrutamento.

Estrada et al. (2017) afirmaram que o estágio inicial de desenvolvimento do indivíduo responde mais diretamente a sua idade do que as variáveis ambientais. Os diferentes modelos aplicados descrevem que o padrão geral é de crescimento inicial rápido e com posterior estabilização. Entretanto, há muitas diferenças intrínsecas ao indivíduo como, por exemplo, em termos de biomassa, de desempenho fisiológico, de suscetibilidade a herbívoro e a estresse, a competição por recursos que resultam em curvas de crescimento diferenciadas entre eles. Isto é visualizado tanto entre os tipos de modelos que os descrevem quanto dentro de um mesmo modelo, isto é, a variabilidade de combinações de parâmetros das curvas de crescimento. As diferentes curvas resultantes do ajuste dos modelos ao crescimento das plântulas refletem a complexidade do ciclo de vida individual. É um dos benefícios do MBI que o distingue dos modelos clássicos por sua individualidade, adaptabilidade e *feedback* dos fatores ambientais (Jorgensen e Fath, 2011).

A maioria das plântulas modeladas (86%) apresentou rápido crescimento nos primeiros meses após o recrutamento, com estabilização da altura em geral a partir de 3 a 4 meses da implantação. O rápido desenvolvimento inicial das plântulas possivelmente é consequência do desenvolvimento acelerado de raízes, caules e folhas, decorrentes do uso das reservas nutritivas armazenadas no propágulo e da colaboração da fotossíntese foliar. Smith e Snedaker (2000) afirmam que durante a

etapa de desenvolvimento inicial, a plântula depende das reservas do hipocótilo e também da fotossíntese. Conforme o estabelecimento vai se consolidando, as reservas vão sendo consumidas e o crescimento passa a depender cada vez mais dos recursos obtidos pela plântula. Isto torna os indivíduos mais suscetíveis às variações espaciais e temporais dos recursos e das condições ambientais, resultando na diminuição acentuada da taxa de crescimento relativo (RGR) e na estabilização da altura atingindo o tamanho assintótico (K).

O padrão de rápido crescimento inicial foi observado por Ball (2002) que obteve resultados similares ao avaliar o crescimento de plântulas de *Ceriops australis* Ballment, Smith & Stoddarte e *C. decandra* (Griff.) Ding Hou em cultivos *ex situ*. A autora ao analisar a taxa de crescimento por compartimento observou que houve crescimento mais elevado das plântulas logo após a implantação do experimento, e depois de três meses esta taxa começou a declinar. O rápido desenvolvimento observado nos primeiros meses é típico de populações biológicas (Townsend et al., 2010) e os resultados obtidos a partir do ajuste dos modelos aos dados de altura e tempo são consistentes com esse padrão.

Um aspecto importante que pode justificar a estabilização da altura seria o aumento do investimento na produção de novos ramos e raízes. Assim, a planta diminui drasticamente o crescimento em altura, para investir na ramificação, no aumento do número de folhas e no aumento da biomassa de raízes. Esta suposição é consistente com as observações de campo (dados não publicados) de que a ramificação ocorre a partir de 50 a 60 cm de altura, ou após 3 ou 4 meses de recrutamento, similar ao registrado por Ellison e Farnsworth (1997).

Os modelos vencedores agrupam diferentes plântulas o que indica variabilidade de desempenho do conjunto de indivíduos, não apenas em valores, mas também em padrões de crescimento (Figura 1.8). Estas respostas obtidas no MBI podem estar correlacionadas aos aspectos observados *in situ* como tamanho e biomassa do propágulo e suposições relacionadas à idade do propágulo ao recrutar, quantidade de reservas disponíveis, viabilidade, estrutura dos tecidos e aos mecanismos fisiológicos

apresentados pelos indivíduos. Particularidades que explicam a variabilidade individual do desenvolvimento das plântulas com reflexos no crescimento caulinar ao longo do tempo, o que determina o tipo de modelo que melhor descreve este processo.

A variabilidade de desempenho intrínseca ao indivíduo é amplificada pelas condições abiótica de sua localização espacial no bosque. Isto é, a proximidade de árvores jovens e adultas pode afetar a disponibilidade de luz para a fotossíntese e aumentar a competição por nutrientes, assim como a densidade de plântulas. Fatores extrínsecos, como a atuação de herbívoros ou distúrbios mecânicos que podem promover a quebra da planta e outras variáveis externas são tensores que atuam diretamente no seu desenvolvimento e vão refletir o padrão de crescimento. A quebra do meristema apical por dano físico ou herbivoria pode provocar a morte de plantas jovens ou mais fragilizadas, ou ainda, promover o atraso do crescimento (Sousa et al., 2003), já que requer um novo investimento na produção de área foliar. Estes fatores podem ser responsáveis por parte da mortalidade das plântulas modeladas uma vez que muitas delas tiveram quebras e isto resultou em períodos de crescimento negativo, além da morte daquelas com baixa longevidade. As perdas e crescimento negativo também estão relacionados ao estresse ambiental, como períodos de secas, tempestades, ressacas entre outros fatores. Se a planta apresenta pouca biomassa armazenada, esta situação pode representar gasto energético elevado, nem sempre suportado por um indivíduo em situação de alto estresse, como pode ser observado no ecossistema manguezal.

Em torno de 14% das plântulas não apresentou estabilização de tamanho, ajustando-se melhor aos modelos Linear, Exponencial e Power Law (Figura 1.8E-G). Essas plântulas apresentaram crescimento contínuo, o que indica que as restrições impostas pelo ambiente parece não influenciar diretamente no processo nesta etapa de desenvolvimento desses indivíduos. O modelo Linear descreve crescimento com o incremento de altura constante ao longo do tempo, em sistema com recursos e condições ilimitados, sendo inadequado para períodos maiores de monitoramento do crescimento (Paine et al., 2012). Similarmente, o modelo Exponencial implica em

incremento ao longo do tempo sem restrições, de modo que o crescimento é proporcional à altura, descrevendo um comportamento no qual não somente o tamanho aumenta com o tempo, mas também a taxa de crescimento (Kaufmann, 1981). A maior frequência de plântulas que se ajustaram a estes modelos são indivíduos que apresentaram curta duração, ou seja, foram aqueles que tiveram seu crescimento avaliado em menos de 200 dias e, portanto, indicam estabilização da altura causada por morte ou por representar a última coorte avaliada. Entretanto, aqueles que permaneceram por mais tempo ajustados aos modelos Linear e Exponencial podem sugerir que estavam sofrendo menos restrições de recursos, mantendo sua RGR constante (Figura 1.9E-F).

O crescimento descrito por tais modelos, Exponencial e Linear, caracteriza o comportamento típico de espécies pioneiras (Swaine e Whitmore, 1988). No entanto, *R. mangle* é uma espécie plástica, que apresenta características fisiológicas de história de vida entre aqueles esperados para espécies mais tardias (Tomlinson, 1986). O amplo espectro de comportamentos observados neste estudo reflete o fato de que a taxa de crescimento da espécie varia de maneira importante: entre os indivíduos (genética, vigor, tamanho inicial), conforme a idade, com a localização espacial no bosque (e.g. local sombreado ou não), com a competição e com outras interações biológicas, além das relações com variáveis abióticas. Apesar das plântulas geralmente crescerem menos que 1 m por ano, esse valor pode ser ultrapassado em circunstâncias favoráveis (Duke e Allen, 2006), isto é, disponibilidade de luz e nutrientes, temperatura, precipitação.

O uso de cálculos tradicionais para avaliação das taxas de crescimento relativo não conseguem capturar a dinâmica temporal do crescimento (Paine et al., 2012). Estes cálculos convencionais são comumente a média calculada em determinado intervalo de tempo podendo, potencialmente, mascarar importantes informações ecológicas (Hautier et al., 2010). Nesse contexto, o uso de funções não Lineares de crescimento permite avaliar como a RGR varia com os diferentes tamanhos do indivíduo.

A característica de crescimento ilimitado e rápido que se adequa bem para os modelos lineares não se verifica na natureza em médio e longo prazo. Estes modelos permitem obter resultados satisfatórios com um número pequeno de amostras e com reduzido número de observações, entretanto, não contribui para averiguar as mudanças fisiológicas ou ambientais que ocorrem durante o desenvolvimento do indivíduo. A aplicação de modelos de regressão Linear não representa adequadamente a versatilidade fisiológica que pode ser consequência da diversidade genética das plantas, mas também da variabilidade ambiental no momento da produção do propágulo (ainda preso à planta-mãe) ou do local onde a planta recrutou. Estas variáveis podem ser encontradas entre as populações ou mesmo numa dada população, como é reforçado neste estudo com o baixo número de plântulas que se ajustaram aos modelos tradicionais de avaliação do crescimento populacional (28 e 19 plântulas para os modelos Linear e Exponencial, respectivamente). Os resultados da distribuição de frequência absoluta e relativa (Figura 1.3) com que os diferentes modelos foram selecionados, a distribuição de frequência dos coeficientes de determinação (Figura 1.4) bem como as curvas de crescimento para estes dois modelos (Figura 1.8E-F) só reforçam como que aplicações pontuais do modelo Linear e Exponencial não são possíveis de explicações para os efeitos em longo prazo sobre a sustentabilidade das populações.

Este estudo, por ter sido desenvolvido em longo prazo, contribuiu para reforçar que plântulas de *R. mangle* geralmente apresentam crescimento não Linear, uma vez que o mesmo é resultante de diversos fatores, sendo, portanto, dinâmico. Os modelos Monomolecular, Logístico 3 parâmetros e Gompertz que descreveram melhor desempenho nas comparações entre os diferentes modelos testados para 75% das plântulas avaliadas tornam-se as melhores opções para os estudos em longo prazo de avaliações do crescimento de plântulas da espécie. Desta forma, o comportamento da curva projetada para cada plântula permite inferir quando se inicializa o declínio das reservas e isto passa a ser um fator limitante no desenvolvimento do indivíduo. Isto sugere que ele passa a depender exclusivamente dos carboidratos resultantes da

atividade fotossintética tanto para a manutenção do seu metabolismo quanto para o incremento em biomassa e altura.

A partir da observação dos modelos, reconhece-se que existe enorme plasticidade fisiológica nas plântulas que, por sua vez, é uma importante estratégia para lidar com as variações ambientais em pequena escala e que ocorrem dentro da floresta. Este estudo avalia plântulas que estão crescendo sob o dossel da floresta já estabelecida. Os resultados obtidos descrevem diferentes comportamentos que demonstram a capacidade de colonização da espécie, entretanto, também contribuem para estudos que impliquem na regeneração das florestas. E essa versatilidade, observada para a espécie, é um aspecto bastante importante a ser ressaltado, destacando-se a baixa taxa de crescimento das plântulas e também o fato da assíntota ser atingida numa altura tão pequena. Estes parâmetros indicam que a maioria das plântulas está com o crescimento “estacionado”, ou seja, mantiveram seu tamanho inalterado a partir de 3 a 4 meses após o recrutamento. Possivelmente isso ocorre porque estão sofrendo forte competição por luz com as plantas adultas, ou seja, estão sob copas mais fechadas, mais sombreadas. Por sua vez, as plântulas que se ajustaram ao modelo Monomolecular e que mantêm um crescimento mesmo após os 4 meses (embora pequeno), sejam aquelas que estão em locais com maior iluminação, sob copas menos densas. Com isso, poderiam manter o crescimento contínuo, ainda que seja sob pequena taxa.

A avaliação das taxas de crescimento relativo permite identificar a rapidez com que a taxa de crescimento diminui com o aumento do tamanho (Figura 1.9A-D), ou seja, mostra como a plântula cresce mais lentamente conforme o seu tamanho aumenta. Exceções são os modelos Logístico 4 parâmetros (Figura 1.9D) e Exponencial (Figura 1.9F), onde no primeiro a RGR aumenta e diminui ao longo do tempo ou permanece constante no segundo. O decréscimo na RGR com o aumento da biomassa, para outras espécies de plantas, também é observado na literatura como resultado de uma combinação de fatores, tais como acúmulo de biomassa não

fotossintética (caule e raiz), autossombreamento foliar e baixa disponibilidade local de nutrientes no solo (Paine et al., 2012).

A redução da taxa de crescimento após o período de implantação e que decorre do consumo das reservas nutritivas do propágulo (Smith e Snedaker, 2000) é um comportamento fisiológico importante para a espécie *R. mangle* e exceto para os modelos Logístico 4 parâmetros e o Exponencial isto não foi observado. Este comportamento permite a espécie ter um estoque de indivíduos para a manutenção da população na floresta que funciona também como estoque de regeneração. O sombreamento que ocorre na área de estudo é uma explicação para a manutenção de grande parcela da população sob taxa de crescimento mais lento. Essa interpretação é consistente com os resultados encontrados por Farnsworth e Ellison (1996), onde o crescimento de populações de plântulas de *R. mangle*, em condições naturais no sub-bosque, apresentou baixa variabilidade no incremento em altura em relação ao período de monitoramento (867 dias) mesmo considerando várias coortes e populações de plântulas com tamanhos iniciais distintos. Este é um diagnóstico importante no estudo de ecologia de florestas de manguezal porque independente da quantidade de reservas do hipocótilo e da taxa de crescimento da plântula, o estoque natural consegue ser mantido para reposição dos adultos. Os resultados do ajuste de plântulas aos diferentes modelos deste estudo comprovam que independente do tamanho e da velocidade de crescimento inicial há chance de sucesso.

O conjunto de plântulas (39 indivíduos), descritas pelo modelo Logístico 4 parâmetros (Figura 1.9D), apresentou comportamento peculiar nas curvas da taxa de crescimento relativo, sugerindo variabilidade no desenvolvimento entre os indivíduos. Este modelo é o que apresenta maior versatilidade na RGR. Há indivíduos com comportamento onde a RGR aumenta e depois diminui ou outros onde a taxa só declina em função do aumento do tamanho, demonstrando que estes indivíduos respondem de maneira diferente ao processo de crescimento em função do tempo. Uma possível justificativa para o comportamento onde há aumento e diminuição da RGR é o fato das reservas armazenadas no hipocótilo da plântula favorecer o rápido

crescimento inicial alcançando taxa máxima. Isto ocorre em detrimento da produção foliar e conseqüentemente produção fotossintética até o término da reserva. Com isto há declínio na RGR quando o indivíduo passa a ser totalmente autotrófico investindo em biomassa subterrânea e aérea (ramificações e folhas). Esse padrão de crescimento é bem complexo em relação aos apresentados pelo conjunto de plântulas descritas pelos modelos Monomolecular, Logístico 3 parâmetros e Gompertz (Figura 1.9A-C), nos quais RGR declina em função do aumento do tamanho.

Entre os modelos propostos neste estudo, o Monomolecular, Logístico 3 parâmetros e Gompertz foram os que ajustaram melhor à maioria dos conjuntos de dados individuais, representando bem o padrão de crescimento das plântulas de *R. mangle*. Tanto o modelo Exponencial quanto o Linear apresentaram desempenho inferior e são adequados para somente uma minoria dos exemplares monitorados no decorrer dos sete anos.

Diferentemente dos resultados apresentados neste estudo, Ellison e Farnsworth (1993, 1997) utilizaram os modelos de regressão Quadrática para ajustar o crescimento no período de 3 anos e modelo de regressão Linear simples para os dados de um único ano, respectivamente. Cabe ainda mencionar que Ellison e Farnsworth (1996) utilizaram modelo de regressão Exponencial para avaliar o crescimento de jovens ocorrendo naturalmente em pleno sol por um período de 18 meses.

O comportamento do crescimento acentuado nos primeiros meses e, posteriormente, a altura que se mantém quase constante reproduz o padrão de desenvolvimento do manguezal. A capacidade das plântulas se sustentarem no sub-bosque por períodos extremamente longos, isto é, mais de 800 dias (Figura 1.8) aguardando *input* de outros elementos, como luz, é o que dificulta as avaliações do comportamento funcional das espécies de mangue. Essa dualidade pode ser vista em diferentes estudos onde não se chega à conclusão se as espécies do gênero são espécies pioneiras ou de climax (Lugo, 1980; Tomlinson, 1986).

Baixos valores de RGRs são bons indicadores de morte iminente (Pommering e Muszta, 2015), mas, no entanto, também pode ser um indicativo da capacidade da

plântula de se manter no ambiente e retornar o incremento em altura após a abertura de uma clareira no dossel. Este comportamento é comum nas florestas de manguezal.

A análise da distribuição conjunta dos parâmetros de crescimento (H_0 , r e K) possibilita o estudo dos atributos ecológicos das plântulas da população. Nessa análise observa-se a grande variabilidade dos parâmetros entre os indivíduos em cada modelo (Figura 1.10), não sendo possível estabelecer uma plântula típica para a área estudada. Mas é possível identificar as combinações de parâmetros que são mais frequentes. Por exemplo, diferentes indivíduos que apresentam o mesmo valor de K possuem diferentes alturas iniciais (H_0). A dispersão dessas combinações, em cada modelo reflete a variabilidade dos dados e do comportamento individual, ou seja, indicam a maleabilidade das plântulas. Comportamentos de crescimento distintos para o mesmo modelo vão conferir ao ecossistema sua resiliência.

Fatores abióticos também podem influenciar o incremento em altura, tais como salinidade (Ball, 2002), efeitos interativos da salinidade e luz (Lopez-Hoffman et al., 2006), amplitude e inundação das marés (Mckee, 1995) e temperatura do solo (Mckee, 1996). A escassez de recursos, competição, herbivoria e distúrbios ambientais também dificultam o crescimento tornando-o imprevisível e podendo ser visto como um processo dinâmico em vez de contínuo (Zeide, 1993).

Os resultados apresentados permitiu delinear bem o comportamento intrínseco das plântulas nas dadas condições. A ausência de análises de variáveis ambientais em longo prazo, para a área, não permite avaliar diretamente a sua influência sobre o crescimento. Conclui-se que tais fatores estão atuando diretamente e em sinergismo com os fatores inerentes aos indivíduos e com a variabilidade das condições que a planta-mãe estava submetida quando originou os propágulos no desenvolvimento da plântula.

Os resultados deste estudo fornecem uma base para a interpretação dos padrões de crescimento de plântulas durante o seu estabelecimento em um bosque adulto, com indivíduos já estabelecidos. A aplicabilidade dos modelos de crescimento pode ser estendida a diferentes áreas de manguezal submetidas a condições ambientais

distintas permitindo comparações dos parâmetros de crescimento das plântulas de diferentes populações.

1.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nas últimas décadas, os manguezais têm sido estudados quanto aos seus processos ecológicos e fisiológicos com diferentes complexidades, na tentativa de compreender o comportamento das espécies frente a diferentes condições ambientais. Este estudo mostra que os modelos Monomolecular, Logístico 3 parâmetros e Gompertz são adequados para avaliação e predição do crescimento, em longo prazo, de plântulas de *R. mangle* dentro de bosques adultos. Esta fase de desenvolvimento apresenta rápido crescimento inicial, diminuindo ao longo do tempo e estabilização da altura próxima ao estágio jovem, formando um banco de plântulas que tem o papel no estoque de regeneração. Estes resultados fornecem uma base para a interpretação dos padrões de crescimento de plântulas após seu recrutamento em bosque adulto e enfatiza a dinâmica do crescimento individual, mesmo colonizando áreas com condições ambientes similares.

Este estudo enfatiza o comportamento do ecossistema manguezal como um sistema de alta resiliência e esta capacidade ecológica é sustentada pela variabilidade de comportamentos para o crescimento observado para a espécie estudada. Uma vez que a espécie apresenta diferentes mecanismos de crescimento, permitindo a composição de um sub-bosque com distintos potenciais de respostas a tensores naturais ou induzidos pelo homem.

As estimativas de parâmetros de crescimento podem ser utilizadas para comparar o desenvolvimento de plântulas em diferentes áreas de manguezais, cujos padrões de crescimento devem refletir as características ambientais e estruturais inerentes a cada bosque. Entender o padrão de crescimento durante a sua fase inicial e dispor de um modelo para realizar predições de desenvolvimento futuro é uma ferramenta fundamental para fornecer subsídios necessários para a recuperação e o

monitoramento de áreas degradadas, ou para a avaliação de potencialidades de sucessão secundária, e de desenvolvimento do bosque.

O ajuste de modelos e a estimativa de parâmetros é uma abordagem simples, de grande potencialidade, que pode ser aplicada em diferentes áreas do manguezal, com baixa demanda de informações (e. g. altura e tempo) e que pode resultar em grande enriquecimento do conhecimento sobre a associação entre os padrões de crescimento e as características locais de diferentes bosques. Os modelos selecionados poderão ser aplicados com dados obtidos em campo e traçar previsões de manutenção do bosque em situações de danos crônicos não letais.

1.6 REFERÊNCIAS

- Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* AC-19, 716–723.
- Alongi, D.M., 2010. Dissolved iron supply limits early growth of estuarine mangroves. *Ecology* 91, 3229-3241.
- Alongi, D.M., 2011. Early growth responses of mangroves to different rates of nitrogen and phosphorus supply. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 397, 85-93.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes, G., Leonardo, J., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Z.* 22, 711-728.
- ANA, Agência Nacional das Águas, 2015. Espírito Santo. Disponível em: <hidroweb.ana.gov.br/cd4/es.doc>. Acesso em: outubro de 2015.
- Ball, M.C., 2002. Interactive effects of salinity and irradiance on growth: implications for mangrove forest structure along salinity gradients. *Trees* 16, 126-139.
- Benincasa, M.P., 2003. Análise de crescimento de plantas (noções básicas). FUNEP, Jaboticabal, pp. 41.
- Burchett, M.D., Field, C.D., Pulkownik, A., 1984. Salinity, growth and root respiration in the grey mangrove, *Avicennia marina*. *Physiol. Plant.* 60, 113-118.

- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference. Selection and Multimodel, Springer, New York.
- Causton, D.R., Elias, C.O., Hadley, P., 1978. Biometrical studies of plant growth. Plant Cell Environ. 1, 163-184.
- Castañeda-Moya, E., Twilley, R.R., Rivera-Monroy, V.H., 2013. Allocation of biomass and net primary productivity of mangrove forests along environmental gradients in the Florida Coastal Everglades, USA. For. Ecol. Manag. 307, 226-241.
- Clarke, P.J., Allaway, W.G., 1993. The regeneration niche of the grey mangrove (*Avicennia marina*): effects of salinity, light and sediment factors on establishment, growth and survival in the field. Oecologia 93, 548-556.
- Coelho, N.F., Moreira, M.A., Chaves, F.O., Almeida, P.M.M., Tognella, M.M.P., Lima, K.O.O., Pascolaini, S.S., Silva, C.A., Lopes, D.M.S., Oliveira, R.C., 2012. Mapeamento e quantificação da vegetação de mangue ao longo do estuário do rio Itaúnas (Conceição da Barra, Espírito Santo, Brasil) utilizando técnicas de Sensoriamento Remoto e SIG. In: Congresso Brasileiro de Oceanografia. Rio de Janeiro, Brasil.
- Dangremond, E.M., Feller, I.C., Sousa, W.P., 2015. Environmental tolerances of rare and common mangroves along light and salinity gradients. Oecologia 179, 1187-1198.
- DeAngelis, D.L., Grimm, V., 2014. Individual-based models in ecology after four decades. F1000Prime Rep. 6, 1-6.
- Duarte, C.M., Geertz-Hansen, O., Thampanya, U., Terrados, J., Fortes, M.D., Kamp-Nielsen, L., Boromthanarath, S., 1998. Relationship between sediment conditions and mangrove *Rhizophora apiculata* seedling growth and nutrient status. Mar. Ecol. Prog. Ser. 175, 277-283.
- Duke, N.C., Allen, J.A., 2006. *Rhizophora mangle*, *R. samoensis*, *R. racemosa*, *R. x harrisonii* (Atlantic-East Pacific red mangroves), in: Elevitch, C.R. (Ed.), Species Profiles for Pacific Island Agroforestry. Permanent Agriculture Resources (PAR), Hōlualoa, Hawai'i, pp. 1-18.

- Ellison, A.M., Farnsworth, E.J., 1993. Seedling survivorship, growth, and response to disturbance in Belizean mangal. *Am. J. Bot.* 80, 1137-1145.
- Ellison, A.M., Farnsworth, E.J., 1996. Spatial and temporal variability in growth of *Rhizophora mangle* saplings on Coral Cays: links with variation in insolation, herbivory, and local sedimentation rate. *J. Ecol.* 84, 717-731.
- Ellison, A.M., Farnsworth, E.J., 1997. Simulated sea level change alters anatomy, physiology, growth, and reproduction of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Oecologia* 112, 435-446.
- Elster, C., 2000. Reasons for reforestation success and failure with three mangrove species in Colombia. *For. Ecol. Manag.* 131, 201-214.
- Estrada, G.C.D., Soares, M.L.G., 2017. Global patterns of aboveground carbon stock and sequestration in mangroves. *An Acad. Bras Ciências* 89, 973-989.
- Farnsworth, E., 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 31, 107-138.
- Farnsworth, E.J., Ellison, A.M., 1996. Sun-shade adaptability of the red mangrove, *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): changes through ontogeny at several levels of biological organization. *Am. J. Bot.* 83, 1131-1143.
- Feller, I. C. 1995. Effects of nutrient enrichment on growth and herbivory of dwarf red mangrove (*Rhizophora mangle*). *Ecol. Monogr.* 65, 477-505.
- Giacomini, H.C., 2007. Sete motivações teóricas para o uso da modelagem baseada no indivíduo em ecologia. *Acta Amazonica* 37, 431-446.
- Harper, J.L., 1977. *Population biology of plants*, Academic Press, London.
- Hautier, Y, Hector, A., Vojtech, E., Purves, D., Turnbull, L.A., 2010. Modelling the growth of parasitic plants. *J. Ecol.* 98, 857-866.
- He, B., Lai, T., Fan, H., Wang, W., Zheng, H., 2007. Comparison of flooding-tolerance in four mangrove species in a diurnal tidal zone in the Beibu Gulf. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 74, 254-262.

- IEMA. Plano de manejo do Parque Estadual de Itaúnas, 2004. Disponível em <
http://www.meioambiente.es.gov.br/download/Itaunas_04_Fisico.pdf> Acesso em:
setembro de 2016.
- Jørgensen, S.E., Fath, B.D., 2011. Fundamentals of ecological modelling. Elsevier,
Amsterdam, pp. 399.
- Kaufmann, K.W., 1981. Fitting and using growth curves. *Oecologia* 49, 293-299.
- Koch, M.S., 1997. *Rhizophora mangle* L. seedling development into the sapling stage
across resource and stress gradients in subtropical Florida. *Biotropica* 29, 427-
439.
- Koch, M.S., Snedaker, S.C., 1997. Factors influencing *Rhizophora mangle* L. seedling
development in Everglades carbonate soils. *Aquat. Bot.* 59, 87-98.
- Komiyama, A., Santiean, T., Higo, M., Patanaponpaiboon, P., Kongsangchai, J., Ogino,
K., 1996. Microtopography, soil hardness and survival of mangrove (*Rhizophora*
apiculata BL.) seedlings planted in an abandoned tin-mining area. *For. Ecol.*
Manag. 81, 243-248.
- Krauss, K.W., Lovelock, C.E., McKee, K.L., López-Hoffman, L., Ewe, S.M., Sousa, W.
P., 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early
development: a review. *Aquat. Bot.* 89, 105-127.
- Legendre, P., Legendre, L., 2003. Numerical Ecology. Amsterdam, Elsevier,
Developments in Environmental Modelling, pp. 853.
- Lin, G., Sternberg, L.D.S., 1995. Variation in propagule mass and its effect on carbon
assimilation and seedling growth of red mangrove (*Rhizophora mangle*) in Florida,
USA. *J. Trop. Ecol.* 11, 109-119.
- Lopez-Hoffman, L., DeNoyer, J.L., Monroe, I.E., Shaftel, R., Anten, N.P.R., Martínez,
M.R., Ackerly, D.D., 2006. Mangrove seedling net photosynthesis, growth, and
survivorship are interactively affected by salinity and light. *Biotropica* 38, 606–616.
- Lopes, L.C.M., Tognella, M.M.P., Pascoalini, S.S., 2009. Dinâmica populacional nos
manguezais do rio Itaúnas, Conceição da Barra, ES, Brasil. *Anais do IX*

- Congresso de Ecologia do Brasil. Sociedade Brasileira de Ecologia, São Lourenço, Minas Gerais.
- Lovelock, C.E., Feller, I.C., Ellis, J., Schwarz, A.M., Hancock, N., Nichols, P., Sorrell, B., 2007. Mangrove growth in New Zealand estuaries: the role of nutrient enrichment at sites with contrasting rates of sedimentation. *Oecologia* 153, 633-641.
- Lugo, A., 1980. Mangrove Ecosystems: Successional or Steady State? *Biotropica* 12, 65-72.
- Mckee, K.L., 1995. Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of establishment ability and physico-chemical factors. *Oecologia* 101, 448-460.
- Mckee, K.L., 1996. Growth and physiological responses of neotropical mangrove seedlings to root zone hypoxia. *Tree physiol.* 16, 883-889.
- Mischan, M.M., Pinho, S.Z., 2014. Modelos não lineares: funções assintóticas de crescimento. *Cultura Acadêmica*, São Paulo, pp. 185.
- Morettin, P.A., Toloi, C., 2006. *Análise de séries temporais*. Blucher.
- Myung, I.J., Pitt, M.A., Kim, W., 2005. Model evaluation, testing and selection. In: *Handbook of cognition*, pp. 422-436.
- Padilla, C., Fortes, M.D., Duarte, C.M., Terrados, J., Kampa-Nielsen, L., 2004. Recruitment, mortality and growth of mangrove (*Rhizophora* sp.) seedlings in Ulugan Bay, Palawan, Philippines. *Trees* 18, 589-595.
- Paine, C.E.T., Marthews, T.R., Vogt, D.R., Purves, D., Rees, M., Hector, A., Turnbull, A., 2012. How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists. *Meth. Ecol. Evol.* 3, 245-256.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., 2009. nlme: Linear and Non-linear Mixed Effects Models. R package version 3. pp. 1- 86.
- Pommerening, A., Muszta, A., 2015. Methods of modelling relative growth rate. *For. Ecosyst.* 2-9.
- Rabinowitz, D., 1978. Early growth of mangrove seedlings in Panama, and an hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. *J. Biogeogr.* 55, 113-133.

- R Core Team, 2015. R: A language and an environment for statistical computing. Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
- Regazzi, A.J., 2003. Teste para verificar a igualdade de parâmetros e a identidade de modelos de regressão não-linear. Ver. Ceres 50, 9-26.
- Reyes-De La Cruz, A., Hernández-Trejo, H., Lopez-Ocaña, G., 2002. Evolución preliminar de los efectos de inundación y herbivoría sobre plántulas de mangle, vol. 18. Universidad y Ciencia, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, pp. 135-139.
- Schaeffer-Novelli, Y., Cintron-Molero, G., Adaime, R.R., Camargo, T.M., 1990. Variability of mangrove ecosystems along the Brazilian coast. Estuaries 13, 204-218.
- Sidik, F., Neil, D., Lovelock, C.E., 2016. Effect of high sedimentation rates on surface sediment dynamics and mangrove growth in the Porong River, Indonesia. Mar. Pollut. Bull. 107, 355-363.
- Smith III, T.J., 1987. Effects of light and intertidal position on seedling survival and growth in tropical tidal forests. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 110, 133-146.
- Smith, S.M., Snedaker, S.C., 2000. Hypocotyl Function in Seedling Development of the Red Mangrove, *Rhizophora mangle* L. Biotropica 32, 677-685.
- Sousa, W. P., Kennedy, P. G., Mitchell, B. J., 2003. Propagule size and predispersal damage by insects affect establishment and early growth of mangrove seedlings. Oecologia 135, 564-575.
- Swaine, M.D., Whitmore, T.C., 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetation 75, 81-86.
- Tamai, S., Iampa, P., 1988. Establishment and growth of mangrove seedling in mangrove forests of southern Thailand. Ecol. Res. 3, 227-238.
- Thampanya, U., Vermaat, J.E., Terrados, J., 2002. The effect of increasing sediment accretion on the seedlings of three common Thai mangrove species. Aquat. Bot. 74, 315-325.

- Tognella, M.M.P.R., Soares, M.L.G., Farias, H.D.C.E., 2007. Abordagens ecológicas em manguezal. In: Menezes LFT, Pires, F.R., Pereira, O.J. (Eds.), *Ecossistemas Costeiros do Espírito Santo - Conservação e Preservação*. EDUFES, Vitória, pp. 103-115.
- Tomlinson, P.B., 1986. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 419.
- Townsend, C.R., Begon, M., Harper, J.L., 2010. *Fundamentos em Ecologia*. 3 ed. Artmed, Porto Alegre, pp. 576.
- Ye, Y., Tam, N.F.Y., Lu, C.Y., Wong, Y.S., 2005. Effects of salinity on germination, seedling growth and physiology of three salt-secreting mangrove species. *Aquat. Bot.* 83,193-205.
- Zeide, B., 1993. Analysis of growth equations. *For. Sci.* 39, 594-616.

CAPÍTULO 2

(Este capítulo será submetido à Wetlands Ecology and Management)

TABELA DE VIDA PARA PLÂNTULAS DE *RHIZOPHORA MANGLE* L. NO SUDOESTE DO ATLÂNTICO TROPICAL

LIFE TABLE OF ANNUAL COHORTS OF *RHIZOPHORA MANGLE* L. SEEDLINGS IN TROPICAL SOUTHWESTERN ATLANTIC

RESUMO

O objetivo deste estudo foi interpretar a dinâmica de plântulas de *Rhizophora mangle* através da observação dos padrões de recrutamento e da sobrevivência em bosques de clima tropical úmido no sudeste brasileiro ao longo de 7 anos (janeiro/2008 a janeiro/ 2015). O recrutamento e a mortalidade mensal foram relacionados com os dados meteorológicos, precipitação, temperatura e umidade. A declividade da curva de sobrevivência das coortes foram estimadas e comparadas. Os resultados mostraram variabilidade no recrutamento interanual e intra-anual. Foram registrados relativamente maiores taxas de mortalidade nos dois primeiros anos de todas as coortes. Estas exibiram curva de sobrevivência do Tipo III, correspondendo a uma função de decaimento exponencial e evidenciando o padrão de mortalidade no estágio de plântulas independente da escala temporal avaliada e da estrutura do bosque na qual estão submetidas. Os valores de b , declividade das curvas, das coortes foram diferentes. Isto evidencia que a intensidade no declínio do número de plântulas varia entre as gerações. O recrutamento e a mortalidade variaram em função dos períodos com meses apresentando menor e maior precipitação ($p < 0,05$), e não houve diferenças significativas ($p > 0,05$) entre esses parâmetros ao longo do período amostral. Não houve correlações significativas entre o recrutamento e as variáveis ambientais avaliadas. Os resultados sugerem que o recrutamento e a sobrevivência podem estar mais relacionados com fatores intrínsecos ao indivíduo, como por

exemplo, a idade, do que às variáveis ambientais, uma vez que estas podem atuar em diferentes escalas e intensidade.

Palavras-chave: Bosques, Dados meteorológicos, Curva de sobrevivência, Manguezal, Mortalidade.

ABSTRACT

The objective of this study was to interpret *Rhizophora mangle* seedlings dynamics by observing the patterns of recruitment and survival in tropical humid forests in the Brazilian southeast over 7 years (January/2008 to January/2015). Recruitment and monthly mortality were related to the meteorological data, precipitation, temperature and humidity. The slope of the cohort survival curve was estimated and compared. The results showed variability in interannual and intra-annual recruitment. Relatively higher mortality rates were recorded in the first two years of all cohorts. These presented Type III survival curve, corresponding to an exponential decay function and evidencing the mortality pattern at the seedling stage regardless of the evaluated temporal scale and the forest structure in which they are submitted. The values of b (slope of the curves) of the cohorts were different. This shows that the intensity in the decline of the number of seedlings varies between generations. The recruitment and mortality varied according to the periods with months presenting lower and higher precipitation ($p < 0.05$), and there were no significant differences ($p > 0.05$) between these parameters throughout the sample period. There were no significant correlations between the recruitment and the environmental variables evaluated. The results suggest that recruitment and survival may be more related to factors intrinsic to the individual, such as age, than to environmental variables, since these can act at different scales and intensity.

Keywords: Forests, Weather data, Survival curve, Mangrove, Mortality.

2.1 INTRODUÇÃO

Estudos sobre dinâmica populacional de plântulas de *Rhizophora mangle* são fundamentais para a compreensão dos processos ecológicos em manguezais ao redor de todo o mundo. Ao longo da costa brasileira, no leste da América do Sul, *R. mangle* é a espécie dominante, tem grande relevância ecológica e ampla distribuição latitudinal nas florestas de manguezal (Schaeffer-Novelli et al., 1990; Duke e Allen, 2006).

O recrutamento de novos indivíduos e as taxas de mortalidade da *R. mangle* podem variar consideravelmente entre os estágios ontogenéticos (Ellison e Farnsworth, 1993; Koch, 1997; Padilla et al., 2004; Proffitt e Travis, 2010; Simpson et al., 2016; Goldberg e Heine, 2017). A sobrevivência é crítica nos estágios iniciais (Lamb e Cahill, 2006) e as variações demográficas marcadas por maiores ou menores taxas de mortalidade das plântulas devido às pressões seletivas diferenciadas no ambiente, afetam a dinâmica e definem a estrutura geral da floresta (Krauss et al., 2008).

Entre as ferramentas frequentemente utilizadas para avaliar variações estruturais das populações destaca-se a tabela de vida (Leite et al., 2012; Silveira et al., 2016; Macdonald e Newman, 2002). Essa é uma denominação dada à análise do destino de indivíduos de uma população originados em momentos próximos (coorte), desde o nascimento até a morte. A tabela de vida pode ser usada para modelar o ingresso e a remoção de indivíduos em uma população local fechada ou com pouco fluxo de imigração ou emigração, permitindo a estimativa de taxas de mortalidade e sobrevivência, e de outros parâmetros e variáveis que definem a estrutura populacional (Ricklefs, 2001; Townsend et al., 2010). O método é aplicado em populações de plantas e animais sésseis (Ricklefs, 2001), sendo frequentemente utilizado em ecologia vegetal (Gurevitch et al., 2009). A aplicação é interessante para o ecossistema manguezal e *R. mangle* visto que pode-se identificar com alguma facilidade os novos exemplares assentados, que podem então ser monitorados desse momento em diante.

Na tabela de vida em sua forma mais simples, são representados os nascimentos, e as mortes de cada classe de idade ou fase de desenvolvimento dos indivíduos de

uma população (Hett e Loucks, 1968; Harcombe, 1987). Além de maior entendimento sobre a estrutura do bosque, a tabela de vida proporciona também conhecimento sobre os mecanismos demográficos responsáveis pelas alterações da abundância populacional (Harcombe, 1987). Essas análises das causas das variações demográficas e as suas consequências sobre a estrutura populacional são fundamentais para os processos de manejo (Padilla et al., 2004) conservação, recomposição e restauração de ambientes (Elster, 2000), bem como para entender os processos sucessionais da floresta.

Entre os estudos realizados especificamente com tabelas de vida para entendimento da dinâmica populacional de mangues em diversas regiões do mundo, destaca-se o trabalho de Clarke (1995) com dados demográficos de *Avicennia marina* no sudeste da Austrália (fecundidade, recrutamento, mortalidade e sobrevivência). Este autor desenvolveu um modelo estocástico para prever a estrutura populacional após perturbações de pequena e larga escala. Delgado et al. (1999) construíram uma tabela de vida para *A. bicolor* e utilizaram modelos determinísticos e estocásticos para simular o ciclo de vida a partir de conjunto de dados de densidade, crescimento, mortalidade, taxa de transformação entre as fases do ciclo (plântulas, jovens e adultos) e a produção de propágulos na Costa Rica.

Estudos de dinâmica populacional de espécies de mangue são raros no Brasil, mas não são incomuns para espécies vegetais de outros ecossistemas (e.g. Hett e Loucks, 1968; Silveira et al., 2016; Smith e Granger, 2017). No Brasil, os estudos populacionais em manguezais são geralmente restritos a análise de medidas biométricas e estimativas pontuais da densidade de árvores (Londe et al., 2013; Bernini et al., 2014; Oliveira e Tognella, 2014; Zamprogno et al., 2016), ou a estimativas da biomassa baseadas em medidas do diâmetro à altura do peito (DAP) (Soares e Schaeffer-Novelli, 2005; Zhila et al., 2014; Estrada e Soares, 2017). Há uma carência de estudos de dinâmica populacional e das mudanças das quantidades de indivíduos nos diferentes estágios do ciclo de vida, e de conhecimentos *in situ*, especialmente para o estágio de plântula.

O estágio de plântula é particularmente importante visto que sua dinâmica demográfica é um dos condutores principais da dinâmica e da estrutura da floresta nas diferentes fases (McKee, 1995; Krauss et al., 2008). Assim estudos de componentes da dinâmica populacional (e.g. mortalidade) das coortes de plântulas em diferentes bosques e áreas de manguezais, submetidas a diferentes características estruturais e variabilidades climáticas (precipitação e temperatura), permitem a compreensão dos fenômenos ecológicos, que moldam a população.

Há demanda por estudos que avaliam a variabilidade demográfica de populações das espécies de mangue em diferentes regiões frente às alterações climáticas globais em andamento (Gilman et al., 2008; Doney et al., 2012; Alongi, 2015; Schaeffer-Novelli et al., 2016; Feller et al., 2017; Riascos et al., 2018). A diversidade de ambientes permite comparar padrões dos parâmetros populacionais e avaliar os efeitos da variabilidade ambiental sobre a dinâmica populacional.

O conhecimento adquirido neste estudo proporcionará maior compreensão das estratégias de sobrevivência de plântulas de *R. mangle*, auxilia no manejo para a manutenção do banco de plântulas, e resulta em maior entendimento dos processos de desenvolvimento no sub-bosque da floresta. No presente estudo o objetivo foi compreender a dinâmica populacional de plântulas de *R. mangle*, incluindo estimativas de parâmetros e cálculos de variáveis relacionadas ao recrutamento, sobrevivência e mortalidade em bosques de clima tropical úmido no sudeste brasileiro. Nesse sentido, foram estabelecidas as seguintes hipóteses: 1) há relação exponencial entre a sobrevivência anual das coortes das plântulas de *R. mangle* e a sua classe etária, em anos; 2) o recrutamento de plântulas varia ao longo dos anos.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

Vide apresentação da tese

2.2.2 Coleta dos dados

Os dados foram coletados em três pontos denominados de A, B e C, a partir de amostragens de no mínimo 30 indivíduos adultos. Ao final, as áreas das parcelas definidas de forma a incluir esse número mínimo foram de 176, 100 e 200 m², nos pontos A, B e C respectivamente. A seleção mínima de 30 indivíduos adultos para a delimitação da área segue a sugestão de Schaeffer-Novelli e Cintron (1986) que realizaram análises sobre delineamento amostral. As parcelas estão situadas em bosques naturais classificados como franjas de área, densidade e composições específicas variadas.

Em janeiro de 2008 todos os indivíduos de *R. mangle* das três parcelas com altura inferior a 1 m foram marcados com etiquetas plásticas numeradas e classificados como plântulas. A partir de março de 2008 até dezembro de 2013, registrou-se mensalmente: 1) o número de novas plântulas assentadas (recrutas), as quais foram marcadas com lacre plástico, 2) a ausência de plântulas ou plântulas mortas, que já haviam sido identificadas anteriormente, 3) a altura de cada indivíduo, 4) exemplares vivos que mudaram para o próximo estágio ontogenético (jovens). Foram classificados como jovens os exemplares que apresentaram altura superior a 1 m, pois Krauss et al. (2008) registraram que com, aproximadamente, esta altura o indivíduo já está enraizado e pode-se dizer que o mesmo atingiu sucesso no estabelecimento, passando do estágio de plântula para a fase jovem. Em 2014 foram realizadas amostragens seguindo o mesmo procedimento descrito acima, porém a frequência foi bimestral e não mensal. Os dados obtidos na implantação do experimento, isto é janeiro de 2008, não foram utilizados para a construção da tabela de vida, este cuidado foi tomado por não haver precisão sobre o momento que ocorreu o recrutamento.

Dados de precipitação total, médias mensais das temperaturas mínima, média e máxima, e da umidade relativa do ar para os anos de 1977 a 2014 foram extraídos de registros obtidos na estação meteorológica automática de São Mateus (Espírito Santo), estação mais próxima da área de estudo e operada pelo Instituto Nacional de

Meteorologia (INMET). Entretanto, esta série histórica de dados climáticos foi disponibilizada pelo Incaper em 2014, e utilizada para o cálculo da precipitação esperada para cada ano, definida como a média dos últimos 30 anos. Os dados de salinidade foram obtidos mensalmente, para cada parcela, a partir da coleta da água intersticial do bosque (sempre que possível) e do estuário. Utilizou-se refratômetro óptico, marca Instrutemp, calibrado com água destilada com leitura para zero (0) até 100 e com definição de uma unidade.

2.2.3 Tabela de vida

Para construção e análise da tabela de vida assumiu-se que todos os indivíduos recrutados foram oriundos da população estudada, o que significa dizer que não houve imigração de indivíduos de outros estuários. Esta afirmação é fundamentada pelos estudos realizados por Mckee (1995) e Sousa et al. (2007) que mostram que a dispersão dos propágulos de *R. mangle* é, em geral, limitada a menos de 10 metros da planta-mãe. Assumiu-se que as coortes são o somatório de todas as plântulas assentadas amostradas em determinado período de tempo. Neste estudo considerou-se o intervalo de tempo em anos, ou seja, a geração de plântulas que ingressou no intervalo de um ano, uma vez que o período de liberação de propágulos está relacionado aos meses mais chuvosos (Fernandes, 1999; Nadia et al., 2012; Van der Stocken et al., 2017).

Estimaram-se as taxas de sobrevivência e, conseqüentemente, de mortalidade e o recrutamento em número de cada coorte. As tabelas de vida para as coortes anuais de plântulas de 2008 a 2013 foram construídas como proposto por Ricklefs (2001) e Townsend et al. (2010). Os componentes das tabelas são as classes etárias indicadas pelo limite inferior de idade (x), o número de indivíduos vivos em cada classe etária (n_x), a taxa de sobrevivência ou proporção da coorte original sobrevivente no início de cada ano, calculada como $l_x = n_x / n_0$, o número de indivíduos mortos entre x e $x + 1$, calculado como $d_x = n_x - n_{x+1}$, a probabilidade de morrer $q_x = (n_x - n_{x+1}) / n_x$, e a

probabilidade de sobreviver como $p_x = 1 - q_x$. No caso específico da coorte de 2008, somente os indivíduos registrados a partir de fevereiro foram considerados, pois os exemplares registrados no primeiro monitoramento em janeiro de 2008, podem ter recrutado em meses do ano anterior. Os indivíduos que ingressaram em 2014, representando a coorte 2014, não foram considerados na elaboração da tabela de vida devido ao período de amostragem ser relativamente menor que os das demais coortes.

Foi calculado a inclinação da curva de sobrevivência (b) para cada coorte a partir da regressão linear (Jimenez e Sauter, 1991) e também a partir do método dos mínimos quadrados para a forma não linear (Exponencial), $N(t) = N(t=0) \cdot \exp(b \cdot t)$. A partir desses ajustes, foi possível estimar, com base nos valores do coeficiente de determinação (R^2), o tipo de curva de sobrevivência (I, II ou III, Townsend et al., 2010) que a população das plântulas apresenta. O intervalo de confiança para o valor de b e N_0 de cada coorte foi calculado. A estimativa da inclinação foi usada para cálculo da taxa de mortalidade ($q = 1 - e^b$) e valores de meia vida de cada coorte ($(\ln 0,5) / b$) de acordo Pielou (1974) como citado por Jimenez e Sauter (1991). A função Linear e Exponencial também foi utilizada para calcular as estimativas do coeficiente de inclinação (b) para as três primeiras classes etárias de cada coorte.

2.2.4 Análises das variáveis bióticas e abióticas

O teste de Kolmogorov-Sminorv foi aplicado para avaliar as hipóteses de normalidade das variáveis precipitação, temperatura (máxima, média e mínima), e umidade relativa do ar dos dados dos doze meses em conjunto para cada ano. Utilizou-se também o teste de Bartlett para avaliar a homogeneidade das variâncias. Como não foram rejeitadas as hipóteses de normalidade e homogeneidade ($p > 0,05$), os valores mensais de cada ano (2007 a 2014) das variáveis ambientais (temperatura, precipitação e umidade relativa) foram comparados com Análise de Variância (Zar, 1996). O teste de Tukey foi aplicado *a posteriori* para investigar quais seriam as diferenças significantes entre os anos. Embora o período de coleta de dados sobre o

número de plântulas recrutadas tenha sido entre 2008 e 2014, na análise de correlação foi considerado também os dados de pluviometria de 2007. O objetivo foi investigar a existência de relação entre os recrutamentos dos inícios dos anos, com a pluviometria de meses anteriores dos meses finais dos anos precedentes.

Considerando que o ingresso de plântulas ocorre ao longo de todo o ano, foram realizadas investigações sobre as correlações, com significância de 5%, entre os ingressos mensais na população (recrutamento) e as variáveis abióticas (precipitação, salinidade média, umidade relativa e temperatura máxima e mínima). Para essa análise considerou-se a precipitação total acumulada no mesmo mês do ingresso (ppt(0)), e acumulada também em 1, 2 e 3 meses anteriores ao ingresso (ppt(1), ppt(2) e ppt(3)). Da mesma forma foi considerada a umidade relativa no mês de ingresso (UR(0)) e no mês anterior (UR(1)). A motivação para essas comparações com defasagens de tempo está fundamentada em estimativas da amplitude do período entre a liberação dos propágulos e o recrutamento, e do período de transformação de propágulo a plântula (Jimenez et al., 1985; Mehlig, 2006; Goldberg e Heine, 2017). Foi calculado o coeficiente de correlação e o p -valor, com nível de significância de 5%, entre o número de plântulas mortas mensalmente, em cada ano, e as variáveis ambientais (ppt(0), ppt(1), UR (0), UR (1), temperatura máxima e mínima, salinidade).

O somatório do recrutamento das plântulas em função do período seco e chuvoso, considerado o agrupamento dos meses com precipitação menor e maior que 60 mm, respectivamente (Alvares et al., 2013; De Alvarenga et al., 2017) foi avaliado pela análise de regressão. A mesma análise foi realizada para o número de mortes em função da precipitação do período seco e chuvoso.

O teste de Kolmogorov-Sminorv foi aplicado para avaliar as hipóteses de normalidade das variáveis recrutamento e número de mortes por mês ao longo dos anos (2008 - 2014). Como as hipóteses foram rejeitadas ($p < 0,05$), o teste de Mann-Withney foi utilizado para comparar as duas variáveis.

Testes sobre o Coeficiente de Correlação de Spearman foram realizados, com nível de significância de 5%, para avaliar a associação entre altura inicial (cm) e

longevidade e altura final (cm) e longevidade dos indivíduos de cada coorte, sendo definida como a quantidade de meses que cada plântula sobreviveu.

As relações entre as quantidades mensais recrutadas e mortas de plântulas, e as variáveis ambientais (precipitação, salinidade média, umidade relativa, temperatura média, temperatura máxima e temperatura mínima) foram avaliadas com Análise de Correspondência Canônica (ACC) e o teste de permutação correspondente (Legendre e Legendre, 1994).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Dados abióticos

A precipitação anual apresenta oscilações importantes nos volumes pluviométricos em ambos os períodos tradicionalmente assumidos como mais chuvosos (outubro a abril) ou secos (maio a setembro), o que demonstra grande variabilidade interanual observada durante os anos de estudo (Tabela 2.1). Os anos de 2008 e 2011 apresentaram pluviosidade relativamente alevada, enquanto que 2007, 2009, 2010, 2012, 2013 e 2014 se destacam com precipitação acumulada relativamente baixa se comparada aos valores esperados (definidos como o somatório da média histórica da precipitação dos últimos 30 anos – 1978 a 2008).

Os testes de Shapiro-Wilk e Bartlett mostraram que não há fortes evidências para as rejeições das hipóteses de normalidade e homogeneidade respectivamente ($p > 0,05$) para as precipitações mensais. A ANOVA identificou que não houve diferença significativa na precipitação mensal entre os anos 2007 a 2014 ($p > 0,05$). O evento La Niña foi considerado fraco para 2008 e 2009; e nos anos 2011 e 2012 classificado como moderado. Por sua vez, o El Niño foi fraco em 2007 e moderado em 2009 e 2010 (ggweather, 2018).

Tabela 2.1. Precipitação mensal entre 2007 e 2014 no município de Conceição da Barra, Espírito Santo. Ppt_oco: precipitação ocorrida (mm); Ppt_esp: precipitação esperada (mm). Dados extraídos de: www.incaper.es.gov.br. Acesso em: Nov/2017.

	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
Jan	46,0	150,6	197,6	13,4	58,0	128,6	159,0	63,8
Fev	295,1	209,8	42,2	151,4	61,0	101,6	22,0	71,6
Mar	85,4	143,4	133,4	155,8	203,2	44,2	17,2	93,6
Abri	220,0	103,8	147,2	135,4	239,8	43,2	116,4	79,4
Mai	24,0	48,6	11,2	110,9	37,8	45,2	52,2	16,0
Jun	4,1	32,0	43,8	39,6	40,8	17,4	21,2	44,8
Jul	21,5	32,8	40,4	98,0	96,6	108,8	80,6	93,4
Ago	60,6	63,8	36,8	9,6	29,2	218,2	64,2	101,8
Set	77,8	8,0	12,8	32,2	15,6	34,0	20,4	20,8
Out	10,3	89,4	312,2	145,4	223,8	24,4	103,2	184,2
Nov	102,9	550,4	88,4	184,6	247,6	262,8	241,2	61,0
Dez	149,0	122,0	29,8	115,8	157,6	16,6	243,4	59,4
Ppt_oco	1096,7	1554,6	1095,8	1192,1	1411,0	1045,0	1141,0	889,8
Ppt_esp	1289,6	1273,3	1272,1	1260,6	1255,8	1258,6	1251,3	1248,9

Uma vez que não houve variação mensal significativa na precipitação para a área de estudo durante a implantação e fixação das coortes, as variáveis abióticas (precipitação total, média da umidade relativa (UR), temperatura anual máxima e mínima), períodos e meses com déficit hídrico e números de meses secos (precipitação < 60 mm) e chuvosos (precipitação > 60 mm) por ano foram selecionados para identificar a influência do clima no recrutamento das coortes (Tabela 2.2). Em 2009 e 2012 houve períodos de balanço hídrico negativo (seca) bem marcado. Em geral, no ano de 2014 foi registrada deficiência hídrica, exceto para os meses de setembro e outubro. Este ano, dentre aqueles do período de estudo, foi o que apresentou a menor precipitação acumulada (889 mm) na série temporal.

Os testes de Shapiro-Wilk e Bartlett apresentaram normalidade e homogeneidade ($p > 0,05$) para as umidades relativas do ar e temperaturas mínimas, médias e máximas mensais nos diferentes anos. A umidade relativa média mensal variou entre 80,4 % (ano 2012) e 82,9 % (ano 2014) e não houve evidências de diferença

significativa entre as médias nos diferentes anos ($p > 0,05$). As médias das temperaturas máximas, médias e mínimas mensais de cada ano para o período de estudo não tiveram diferença significativa entre anos para estas variáveis ($p > 0,05$).

Os resultados da ACC mostraram que o recrutamento e a mortalidade das plântulas não foram influenciados pelas variáveis ambientais avaliadas ($p > 0,05$), considerando todo o período amostral.

Tabela 2.2. Variáveis ambientais e informações de déficit hídrico (dh) ao longo do período amostral (2007 – 2014). Sal: salinidade; Ppt: precipitação (mm); Ppt média esp. (mm): precipitação média esperada; UR: umidade relativa (%); T°C mín.: temperatura mínima; T°C máx.: temperatura máxima. Dados extraídos de: www.incaper.es.gov.br. Acesso em: Nov/2017.

Ano	Sal média	Ppt média (mm)	Ppt média esp. (mm)	N° de meses com dh	Períodos de dh	Meses seguidos com dh	Maior ppt (mm)	Menor ppt (mm)	Média			N° meses	
									UR (%)	T° C mín.	T° C máx.	Secos	Chuvosos
2007	-	91,4	107,4	8	2	Mai-Dez	295,1	4,1	80,5	20,7	30,8	5	7
2008	34,3	129,6	106,1	6	2	Abr-Set	550,4	8,0	81,0	20,9	28,4	4	8
2009	29,0	91,3	106,0	6	3	Mai-Set	312,2	11,2	81,1	21,5	29,5	7	5
2010	30,3	99,3	105,0	3	2	Ago-Set	184,6	9,6	80,1	21,5	28,6	5	7
2011	30,7	117,6	104,6	6	2	Mai-Set	247,6	29,2	81,8	19,8	27,4	5	7
2012	29,3	87,1	104,8	6	3	Fev-Jun	262,8	16,6	81,2	20,3	28,6	7	5
2013	26,9	95,1	104,2	3	2	Fev-Mar	243,4	20,4	82,3	19,9	28,6	6	6
2014	25,6	74,1	104,6	8	2	Jan-Jun	184,3	16,0	82,9	19,3	28,7	4	8

2.3.2 Tabela de vida e curvas de sobrevivência

O conjunto de dados dos indivíduos, vivos e mortos, em cada parcela (A, B e C) foi integrado para a elaboração da tabela de vida de coorte. Assumiu-se que todos os indivíduos recrutados foram oriundos da mesma população e que não houve imigração de indivíduos provenientes de outros estuários.

As estimativas e as observações das variáveis demográficas avaliadas na construção da tabela de vida, incluindo o número de sobreviventes em cada classe etária, por coorte, são descritas na Tabela 2.3. Como pode ser observada, a sobrevivência das plântulas, para todas as coortes anuais avaliadas, apresentou visivelmente declínio ao longo dos anos. A probabilidade de sobrevivência entre as classes etárias é variável, não apresentando padrão de aumento ou declínio, e sendo maior nas últimas classes em relação às primeiras.

O ano de implantação de cada coorte foi considerado como a classe etária zero (nascimento). Ao avaliar a tabela de vida da coorte 2008 (Tabela 2.3), pode-se verificar que recrutaram 125 plântulas na população sendo 2008 definido como classe etária 0. Em 2015, classe etária 7, somente 13% (16 plântulas) da coorte permaneceu viva. Desse total, apenas 9 mudaram para o estágio jovem (7,2% da coorte), levando aproximadamente 7 anos para alcançar este estágio. A mesma porcentagem de sobreviventes, no final do experimento, é verificada para a coorte 2009 correspondendo a 18 plântulas. Destas, 11 mudaram para o estágio jovem, o que corresponde a 7,7% da coorte.

Tabela 2.3. Tabela de vida para plântulas de *Rhizophora mangle* das coortes 2008 - 2013. n_x : número de indivíduos vivos no início de cada classe etária; l_x : Sobrevivência/Proporção da coorte original sobrevivente no início de cada ano x ; d_x : Número de indivíduos mortos entre x e $x+1$; q_x : a probabilidade de morrer entre x e $x+1$; p_x : a probabilidade de sobreviver entre x e $x+1$.

Coorte	Classe etária (anos) x	n_x	l_x	d_x ($n_x - n_{x+1}$)	q_x ($n_x - n_{x+1}$)/ n_x	p_x ($1 - q_x$)
2008	0/2008	125	1	55	0,44	0,56
	1/2009	70	0,56	21	0,30	0,70
	2/2010	49	0,39	19	0,39	0,61
	3/2011	30	0,24	6	0,20	0,80
	4/2012	24	0,19	5	0,21	0,79
	5/2013	19	0,15	0	0,00	1,00
	6/2014	19	0,15	3	0,16	0,84
2009	7/2015	16	0,13			
	0/2009	143	1,00	50	0,35	0,65
	1/2010	93	0,65	33	0,35	0,65
	2/2011	60	0,42	16	0,27	0,73
	3/2012	44	0,31	17	0,39	0,61
	4/2013	27	0,19	7	0,26	0,74
	5/2014	20	0,14	2	0,10	0,90
2010	6/2015	18	0,13			
	0/2010	481	1,00	129	0,27	0,73
	1/2011	352	0,73	82	0,23	0,77
	2/2012	270	0,56	55	0,20	0,80
	3/2013	215	0,45	22	0,10	0,90
	4/2014	193	0,40	25	0,13	0,87
2011	5/2015	168	0,35			
	0/2011	663	1,00	240	0,36	0,64
	1/2012	423	0,64	246	0,58	0,42
	2/2013	177	0,27	40	0,23	0,77
	3/2014	137	0,21	22	0,16	0,84
2012	4/2015	115	0,17			
	0/2012	36	1,00	25	0,69	0,31
	1/2013	11	0,31	1	0,09	0,91
	2/2014	10	0,28	3	0,30	0,70
2013	3/2015	7	0,19			
	0/2013	207	1,00	139	0,67	0,33
	1/2014	68	0,40	46	0,68	0,32
	2/2015	22	0,13			

O número de plântulas recrutadas em 2010 foi três vezes maior do que o observado em 2008 e 2009 (Tabelas 2.3). Ao comparar a proporção da coorte sobrevivente com a de 2008 e 2009, é possível verificar que na classe etária 2 (2012), mais da metade das plântulas sobreviveram ($l_x = 0,56$), diferente das coortes anteriores (2008 e 2009). A proporção da coorte sobrevivente no final do experimento corresponde a 35% (168 plântulas). Este resultado indica que maiores números de plântulas, em relação às demais coortes, conseguiram sobreviver frente às condições do ambiente, aumentando a probabilidade de mudança para o próximo estágio ontogenético. No total, 9,7% (47 plântulas) alcançaram o estágio jovem.

A coorte 2011 destaca-se em relação às demais quanto ao número de recrutadas. Similar às coortes 2008 e 2009, na classe etária 2, mais da metade das plântulas estavam mortas ($l_x = 0,27$). A probabilidade de sobreviver (p_x) aumentou nos anos de 2013 e 2014 em relação aos primeiros anos (2010 e 2011). No final do monitoramento 17% da coorte estava viva (13 plântulas) e apenas 2% alcançou o estágio jovem.

A coorte 2012 (Tabela 2.3) apresentou o menor número de recrutadas em relação às demais. No segundo ano 31%, isto é, 11 plântulas estavam vivas. Comportamento similar ao observado para a coorte 2013, na qual menos da metade (40% = 68 plântulas) permaneceu viva. Do total de recrutadas em 2012, 19% alcançou a última classe etária e nenhuma alcançou o estágio jovem.

No início da classe etária 2 (Tabela 2.3), o comportamento de todas as coortes, exceto a de 2010, é comparável, com l_x sendo menor que 0,50 (50%) e na última classe etária a proporção de sobreviventes foi inferior a 0,20, ou seja, 20%. A probabilidade de sobreviver e morrer, entre duas classes de todas as coortes avaliadas, apresenta comportamento oscilatório, não sendo observado padrão de declínio ou ascensão ao longo do período monitorado.

No geral, as plântulas apresentam maior mortalidade nos primeiros dois anos de vida. Isto pode representar um período de alto risco, indicando que as plântulas recém-recrutadas são mais susceptíveis às variações das condições abióticas ou ainda que refletem suas características intrínsecas. É possível observar que plântulas mais velhas

apresentam a probabilidade de sobreviver entre x e $x+1$ (p_x) relativamente maior que aquelas nas classes etárias iniciais (0 e 1), exceto para a coorte de 2013. Entretanto, dado ao pouco tempo de acompanhamento desta coorte não há garantias que o comportamento em longo prazo não seja similar ao padrão observado.

Ao avaliar o número de recrutas dentro de cada geração anual, ou seja, os pulsos de recrutamento, foram observadas diferenças significativas ($p < 0,05$, KW = 26,2, df = 6) entre os anos (2008 – 2014). As coortes 2010 e 2011 foram as que apresentaram maior número de recrutas (481 e 663, respectivamente), e a coorte 2012 possui o menor valor (36 indivíduos). A Figura 2.1 mostra o recrutamento mensal de plântulas ao longo de cada ano (coortes) avaliado.

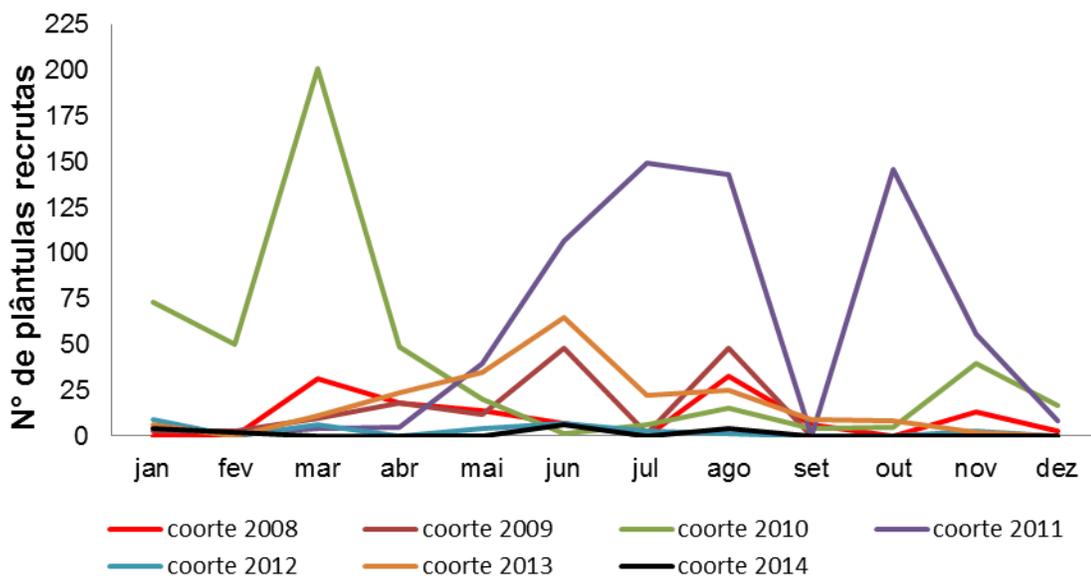


Figura 2.1. Descrição do número de plântulas recrutas de *Rhizophora mangle* por mês ao longo dos anos para as coortes de 2008 a 2014.

Diferenças significativas foram observadas entre o número de plântulas mensais mortas nos diferentes anos de estudo (2008 a 2014) ($p < 0,05$, KW = 26,68), sendo o ano de 2012 aquele que apresentou a maior mortalidade anual. Não houve diferença entre o número mensal de recrutas e de plântulas mortas ao longo de todo o período amostral ($p > 0,05$).

Os valores do coeficiente de determinação (R^2), a equação e o intervalo de confiança dos parâmetros (N_0 , b) da curva de sobrevivência (N_x) em função da idade

(anos), com base no ajuste das funções Linear e Exponencial são apresentados na Tabela 2.4. As estimativas da taxa de mortalidade (q), em proporção da coorte declinando por ano, e da meia vida (anos) também são apresentadas. Comparando os valores do R^2 entre as duas funções ajustadas, a Exponencial apresentou o maior R^2 para todas as coortes. Estes valores foram superiores a 0,80, ou seja, a idade explicou mais de 80% da sobrevivência. Daqui em diante os resultados e as discussões serão apresentados com base no ajuste do modelo Exponencial ao dados de sobrevivência.

Os valores de b variaram entre -0,23 (coorte 2010) e -1,11 (coorte 2013). Avaliando os intervalos de confiança, observa-se que apenas os das coortes 2008 e 2009 se sobrepõem, ou seja, a declividade da curva é relativamente próxima entre elas. Os intervalos das demais coortes não se sobrepõem o que significa que as estimativas do coeficiente de mortalidade são diferentes e cada uma apresenta sua declividade na sobrevivência. A coorte 2010 possui maior estimativa do valor de meia vida, 2,96 anos, ou seja, menos de 3 anos é o tempo necessário para que ela se reduza à metade. Por outro lado, a coorte 2013 apresenta menor meia vida (0,62 anos).

Na Tabela 2.4 destaca-se a coorte de 2010 apresentando menor velocidade de decaimento (-0,23) e maior meia vida em relação às demais (2,96 anos). A coorte de 2013 teve a maior velocidade de decaimento, como representado pelo coeficiente de inclinação (-1,11) e menor meia vida (0,62 anos), reconhecendo-se o efeito da curta análise desta coorte em comparação com aquela de 2010.

Tabela 2.4. Coeficiente de determinação (R^2), estimativas e intervalos de confiança dos parâmetros (N_0 , b) das curvas de sobrevivência (N_x) em função da classe etária, e as estimativas da taxa de mortalidade (q) e da meia vida (anos) das coortes anuais das plântulas de *Rhizophora mangle*. L: Linear; Exp: Exponencial.

Coorte	Função	R^2	Parâmetros		Intervalos de confiança				q	Meia vida (anos)
			N_0	b	Lower N_0	Upper N_0	Lower b	Upper b		
2008	L	0,80	65,71	-8,32	44,99	86,43	-12,95	-3,68	0,99	0,08
	Exp	0,96	118,94	-0,41	117,64	120,24	-0,42	-0,40	0,33	1,67
2009	L	0,86	117,21	-19,78	84,97	149,45	-28,72	-10,84	1,00	0,03
	Exp	0,99	141,33	-0,40	140,07	142,59	-0,40	-0,39	0,33	1,72
2010	L	0,89	429,62	-59,91	344,34	514,88	-88,07	-31,75	1,00	0,01
	Exp	0,97	462,85	-0,23	461,66	464,05	-0,23	-0,23	0,20	2,96
2011	L	0,76	454,00	-96,40	8,23	899,76	-259,17	66,36	1,00	0,007
	Exp	0,97	667,66	-0,53	666,34	668,98	-0,53	-0,53	0,41	1,30
2012	L	0,92	13,33	-2,00	-2,51	29,18	-9,33	5,33	0,86	0,34
	Exp	0,91	34,71	-0,78	33,31	36,12	-0,85	-0,71	0,54	0,88
2013	L	0,92	114,00	-46,00	-	-	-	-	-	-
	Exp	1,00	207,02	-1,11	205,64	208,40	-1,13	-1,09	1,00	0,62

As curvas na Figura 2.2 descrevem o rápido declínio exponencial na sobrevivência em função do aumento da idade e apresentam ajuste mais adequado aos dados como pode ser observado pelos valores do coeficiente de determinação (R^2). Todas as coortes exibiram curva de sobrevivência do Tipo III, ou seja, não apresentaram mortalidade constante em função do aumento da idade (do recrutamento até a idade máxima observada) com maior mortalidade concentrada nos primeiros anos de vida.

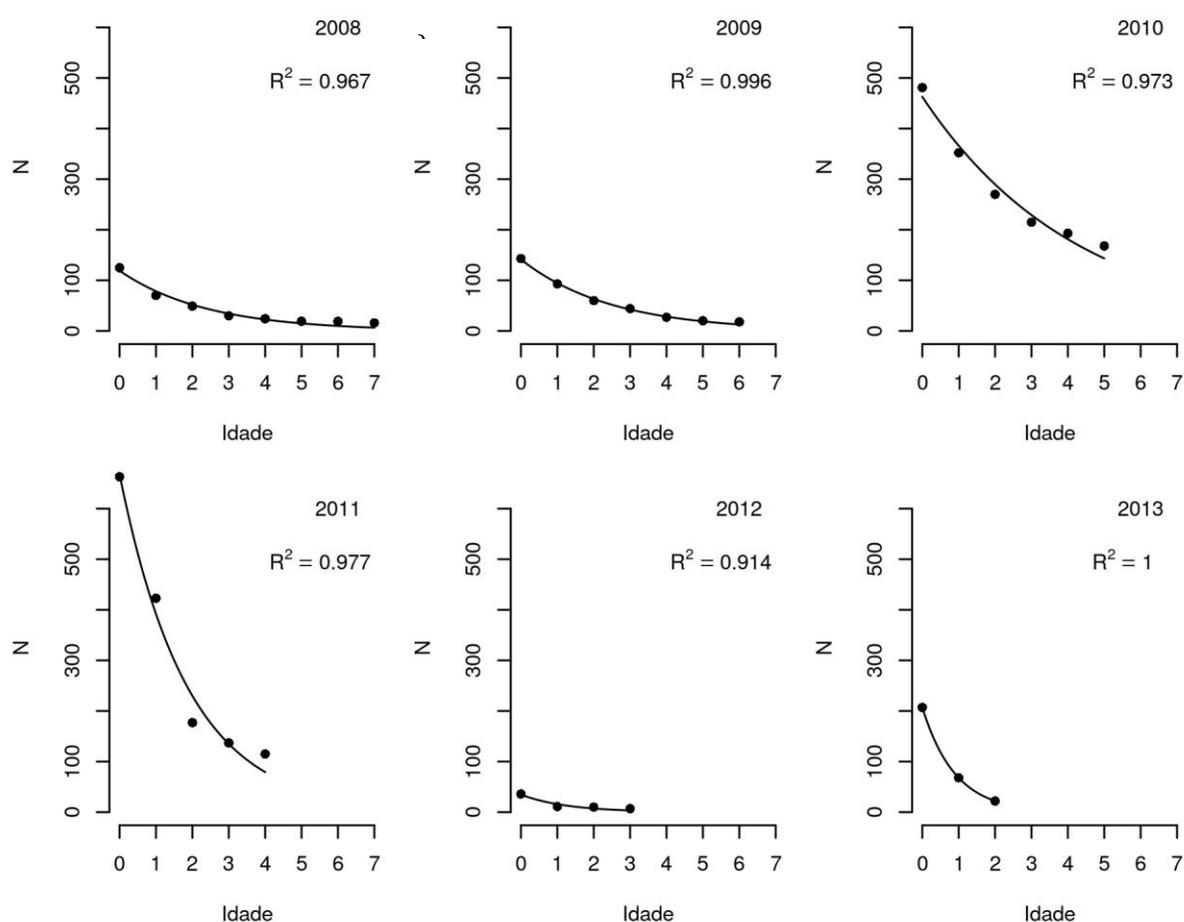


Figura 2.2. Curva de sobrevivência (N_x) das coortes anuais das plântulas de *Rhizophora mangle* (2008 – 2013) em função da idade. a) Coorte 2008, b) Coorte 2009, c) Coorte 2010, d) Coorte 2011, e) Coorte 2012, f) Coorte 2013. N: número de sobreviventes no início de cada ano.

Ao comparar a sobrevivência das coortes em escala temporal menor, considerando somente as três primeiras classes etárias, observa-se que a coorte 2011 é a única a apresentar taxa de mortalidade constante, ou seja, curva do tipo II. As demais apresentam declínio exponencial, representado pelos elevados valores do coeficiente de determinação ($R^2 > 0,80$) e a curva de sobrevivência é classificada no tipo III. A coorte 2012 e 2013 apresentaram relativamente maior coeficiente de mortalidade, -0,64 e -1,12 respectivamente, e 2010 o menor valor (-0,28). Estes resultados são similares aos encontrados para as coortes ao abranger todas as classes etárias.

As diferentes estimativas de N_0 (número de indivíduos recrutados) e de b (coeficiente de inclinação), observadas na Figura 2.3, caracterizam individualmente cada uma das coortes, exceto para 2008 e 2009. Pois estas apresentam sobreposição dos intervalos de confiança como também pode se observado na Tabela 2.4. É importante notar que há dispersão entre as coortes, não sendo possível observar tendência entre as estimativas conjuntas dos seus parâmetros, o que significa que nem sempre a que apresentou maior valor de N_0 corresponde aquela que possui menor declividade (b) na curva de sobrevivência, e vice-versa.

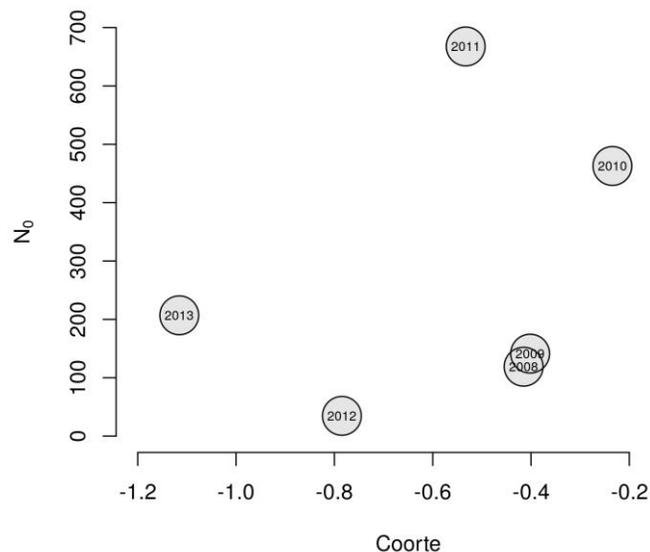


Figura 2.3. Distribuição conjunta dos parâmetros N_0 e b para as coortes de plântulas de *Rhizophora mangle*. N_0 : número de indivíduos recrutados. b : coeficiente de mortalidade.

As estimativas de N_0 e b para cada coorte são apresentadas na Figura 2.4 e Tabela 2.4. Observa-se que N_0 é variável, é maior da coorte 2008 para 2011 e após esta declina. As estimativas de b mostram que a inclinação da curva é diferente, ou seja, a sobrevivência aumenta da coorte 2008 para a de 2010 e diminui a partir desta. Isto significa dizer que a sobrevivência das novas gerações anuais, a partir de 2010, diminuiu saindo de -0,234 para -1.11.

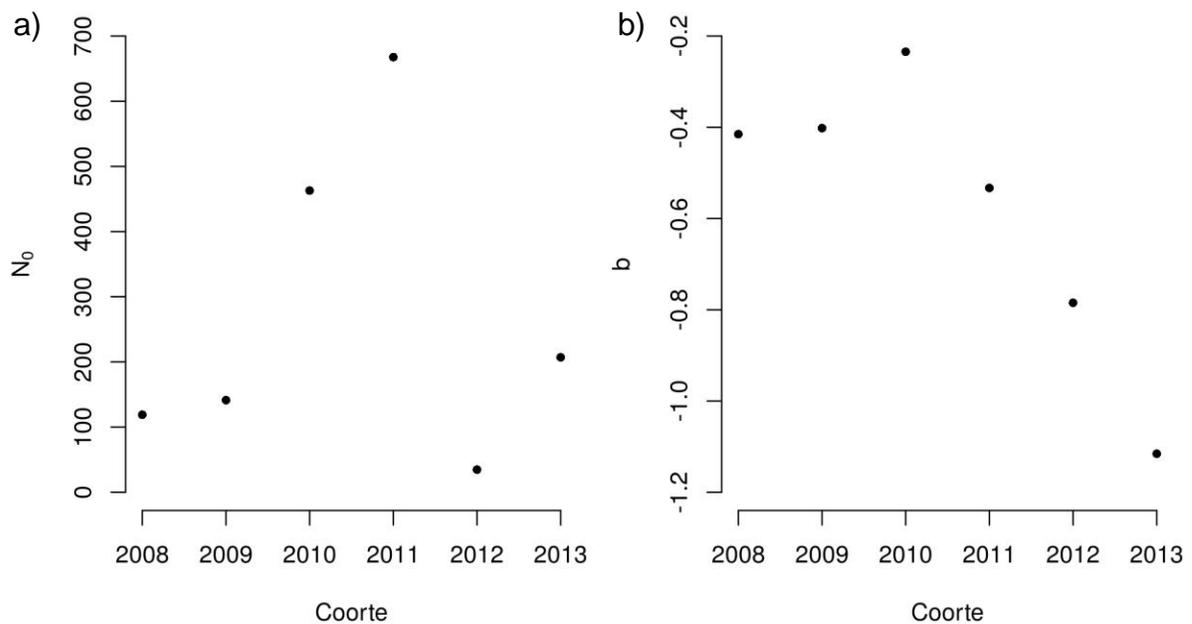


Figura 2.4. Estimativas dos parâmetros N_0 (a) e b (b) para cada coorte de plântulas de *Rhizophora mangle*.

A análise de correlação linear entre a altura inicial e a longevidade das plântulas (tempo de sobrevivência) foi estatisticamente significativa para as coortes 2008, 2011 e 2012 (Tabela 2.5). A relação entre altura final, isto é, última altura do indivíduo registrada no monitoramento, e a longevidade das plântulas de todas as coortes anuais foram positivamente correlacionadas. Os resultados evidenciam que nem todos os indivíduos que apresentam relativamente maior altura inicial possuem maior

longevidade. A longevidade média das plântulas da coorte 2008 foi 11 meses e para as demais foi 13, 27, 9, 5 e 4 meses, para as de 2009 a 2013, respectivamente.

Tabela 2.5. Coeficiente de correlação de Spearman e p -valor entre a longevidade (meses) e a altura inicial e final (cm) das plântulas de *Rhizophora mangle* de cada coorte.

Coorte	Longevidade x Altura inicial (cm)		Longevidade x Altura final (cm)	
	r	p	R	p
2008	0,37	***	0,77	***
2009	0,17	n.s.	0,63	***
2010	0,06	n.s.	0,46	***
2011	0,17	***	0,79	***
2012	0,49	**	0,73	***
2013	0,10	n.s.	0,71	***

Níveis de significância: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, n.s. – não significante.

2.3.3 Variáveis populacionais e variáveis abióticas

A análise de regressão mostrou que a precipitação no período seco e chuvoso afetou significativamente o recrutamento das plântulas na população ($p < 0,05$, $R^2 = 0,26$), ou seja, o recrutamento foi maior nos meses que apresentaram maior precipitação. Essa variável foi agrupada por períodos de chuva e seca, por apresentar relação direta com a produtividade em termos de fecundação, floração, desenvolvimento do embrião na planta mãe e liberação dos propágulos.

Considerando o recrutamento total por ano e a precipitação acumulada no mesmo ano, a análise de regressão mostrou-se não significativa ($p > 0,05$). Ao retirar da análise os dados de 2008, permanecendo os de 2009 a 2014, a precipitação acumulada influenciou significativamente o recrutamento ($p < 0,05$, $R^2 = 0,82$). Isto sugere que os anos que tiveram maior precipitação apresentaram relativamente maior recrutamento de plântulas. Por outro lado, a precipitação não foi significativa como preditora da mortalidade anual, mas foi significativa quando avaliada por período seco e chuvoso ($p < 0,05$, $R^2 = 0,15$). Isto significa que a precipitação explicou 15% da

mortalidade. Sendo possível verificar maior mortalidade entre os intervalos de precipitação 0 – 400 mm.

A Tabela 2.6 mostra os resultados da correlação entre o recrutamento mensal de plântulas e as variáveis abióticas. No geral, não houve resultados significativos entre as variáveis. É possível observar apenas correlação significativa e positiva entre recrutamento e umidade relativa ($p < 0,05$, $R = 0,62$) e negativa entre recrutamento e temperatura mínima para o ano 2009 ($p < 0,05$, $R = 0,62$). Observa-se também correlação significativa e positiva entre recrutamento e temperatura mínima ($p < 0,05$, $R = 0,68$) em 2010.

Os dados indicam correlação significativa negativa entre o número de plântulas mortas mensalmente e a precipitação mensalmente em 2008 ($p < 0,05$, $R = -0,62$) e 2009 ($p < 0,05$, $R = -0,83$). Por outro lado, o número de mortes e a precipitação em 2010 tiveram correlação significativa e positiva ($p < 0,05$, $R = 0,57$). Para os demais anos, não foi observado resultados significativos (Tabela 2.7).

Tabela 2.6. Coeficiente de correlação de Spearman (R) e p -valor entre o recrutamento mensal de plântulas de *Rhizophora mangle*, por ano, e as variáveis ambientais: precipitação acumulada no mês do recrutamento (Ppt (0)); 1 mês antes (Ppt (1)); 2 meses antes (Ppt (2)); 3 meses antes (Ppt (3)); no ano anterior (Ppt_4); umidade relativa do ar (UR_0); umidade relativa do ar no mês anterior ao recrutamento (UR_1); T° C Máx.: temperatura máxima; T° C Min.: temperatura mínima; e salinidade.

	2008		2009		2010		2011		2012		2013		2014	
	R	p												
Ppt (0) (mm)	-0,07	n.s.	-0,01	n.s.	0,27	n.s.	-0,04	n.s.	0,17	n.s.	-0,50	n.s.	0	n.s.
Ppt (1) (mm)	0,09	n.s.	-0,11	n.s.	-0,05	n.s.	-0,03	n.s.	-0,07	n.s.	-0,47	n.s.	-0,05	n.s.
Ppt (2) (mm)	0,11	n.s.	0,32	n.s.	-0,48	n.s.	-0,40	n.s.	-0,17	n.s.	-0,38	n.s.	0,23	n.s.
Ppt (3) (mm)	0,48	n.s.	0,27	n.s.	-0,35	n.s.	0,29	n.s.	0,20	n.s.	-0,45	n.s.	0,15	n.s.
Ppt (4) (mm)	0,17	n.s.	-0,21	n.s.	0,33	n.s.	0,12	n.s.	-0,26	n.s.	-0,10	n.s.	-0,31	n.s.
UR (0) (%)	0,54	n.s.	0,62	*	-0,15	n.s.	0,42	n.s.	0,42	n.s.	0,36	n.s.	0,20	n.s.
UR (1) (%)	0,22	n.s.	0,32	n.s.	-0,08	n.s.	0,53	n.s.	0,06	n.s.	0,43	n.s.	0,02	n.s.
T °C Máx.	-0,04	n.s.	-0,63	*	0,14	n.s.	0,42	n.s.	-0,15	n.s.	-0,47	n.s.	0,11	n.s.
T °C Mín.	0,12	n.s.	-0,21	n.s.	0,68	*	0,53	n.s.	0,06	n.s.	-0,57	n.s.	-0,07	n.s.
salinidade	-0,37	n.s.	-0,06	n.s.	-0,38	n.s.	0,02	n.s.	0,12	n.s.	-0,05	n.s.	-0,27	n.s.

Níveis de significância: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, n.s. – não significante.

Tabela 2.7. Coeficiente de correlação (R) e p -valor entre o número de plântulas de *Rhizophora mangle* mortas por mês, em cada ano, e as variáveis ambientais: precipitação acumulada no mês do evento de interesse (morte) (Ppt (0)); 1 mês antes (Ppt (1)); umidade relativa do ar (UR_0); umidade relativa do ar no mês anterior ao evento (UR_1); T° C Máx.: temperatura máxima; T° C Min.: temperatura mínima; e salinidade.

	2008		2009		2010		2011		2012		2013		2014	
	R	p												
Ppt_0 (mm)	-0,62 _s	*	-0,83 _s	***	0,57 _p	*	-0,12 _s	n.s.	-0,28 _s	n.s.	0,03 _s	n.s.	-0,03 _s	n.s.
Ppt_1 (mm)	-0,50 _s	n.s.	-0,04 _s	n.s.	-0,15 _p	n.s.	-0,02 _s	n.s.	0,25 _s	n.s.	0,49 _s	n.s.	-0,09 _s	n.s.
UR_0 (%)	-0,01 _p	n.s.	0,10 _p	n.s.	0,47 _p	n.s.	-0,21 _s	n.s.	-0,11 _p	n.s.	0,65 _p	*	-0,05 _s	n.s.
UR_1 (%)	-0,03 _p	n.s.	0,10 _p	n.s.	-0,06 _p	n.s.	0,16 _s	n.s.	-0,02 _p	n.s.	-0,03 _p	n.s.	-0,25 _s	n.s.
T °C Máx.	-0,51 _p	n.s.	-0,40 _p	n.s.	0,19 _p	n.s.	-0,32 _s	n.s.	0,36 _p	n.s.	-0,44 _p	n.s.	0,21 _s	n.s.
T °C Mín.	-0,48 _p	n.s.	-0,56 _p	n.s.	0,01 _p	n.s.	-0,11 _s	n.s.	0,45 _p	n.s.	-0,27 _p	n.s.	0,30 _s	n.s.
salinidade	-0,27 _p	n.s.	-0,24 _p	n.s.	-0,16 _p	n.s.	-0,19 _s	n.s.	-0,02 _s	n.s.	0,24 _p	n.s.	0,01 _s	n.s.

Níveis de significância: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$ n.s. – não significante.

Na análise de correlação de Pearson, sem os dados da coorte de 2008, o recrutamento de plântulas e a precipitação ocorrida por ano, durante o período de monitoramento, apresentou correlação positiva significativa ($p < 0,05$, $R = 0,92$). Para as demais variáveis abióticas, não houve correlação significativa com o recrutamento e a mortalidade.

Os resultados da análise de correspondência canônica (CCA) mostraram que as correlações entre as variações no recrutamento de plântulas e as variáveis abióticas foram fracas e não significativas ($p > 0,05$). O mesmo resultado foi observado entre mortalidade e variáveis abióticas.

2.4 DISCUSSÃO

O recrutamento de plântulas de *R. mangle* na população ocorreu durante todo o período de estudo, mas em diferentes intensidades entre as gerações (coortes). Esta disponibilidade de plântulas ao longo dos anos está associada com a própria estrutura dos bosques, nos quais a espécie dominante, *R. mangle*, disponibiliza propágulos constantemente, e destes, alguns alcançam o estágio de plântula.

A espécie apresenta eventos contínuos de floração e frutificação, com a liberação de propágulos podendo ser observada ao longo de todo o ano, mas, quantitativamente, com flutuações acentuadas (Gill e Tomlinson, 1971; Fernandes, 1999). Resultados similares foram encontrados em Palawan, Filipinas, onde o recrutamento das plântulas de *Rhizophora* sp. ocorreu durante todo o período de estudo (Padilla et al., 2004). No presente estudo, apesar do recrutamento ter sido observado em todos os anos, este evento não foi registrado em alguns meses (Figura 2.2). Isto indica que pulsos de recrutamento ocorrem ao longo de cada ano, não apresentando um padrão entre os diferentes anos, confirmando a segunda hipótese proposta. Os anos 2010 e 2011 apresentaram maior número de recrutas. Dados de serapilheira coletados na área de setembro de 2010 até agosto de 2011 indicam que a queda de propágulos teve início em janeiro e se estendeu até agosto com pico de produção em maio (Oliveira e Tognella, dados não publicados).

Os valores do parâmetro N_0 das curvas de sobrevivência (Tabela 2.4; Figura 2.4a) e o parâmetro n_x das tabelas de vida (Tabela 2.3) mostram essa variabilidade

na intensidade de plântulas recrutadas em cada geração anual. Estes resultados podem estar relacionados com a reprodução da espécie e com as variáveis ambientais que os indivíduos adultos reprodutivos estão submetidos no período da produção das diferentes fenofases. Variações significativas na precipitação, associadas a mudanças na salinidade e no potencial redox da água intersticial, causaram estresse na produção de serapilheira e na fenologia de *R. mangle* ao longo da costa do estado de Campeche, México, onde as florestas apresentaram diferenças na plasticidade adaptativa (resiliência) (Chan-Keb et al., 2018). É provável que os padrões fenológicos sejam regulados por dois ou mais fatores ambientais, tais como: chuva, temperatura, vento e salinidade do solo, e o tempo de liberação do propágulo pode interagir de maneira diferente com a água e as correntes oceânicas que mudam sazonalmente (Van der Stocken et al., 2017).

No geral, os resultados da análise de correlação (Tabela 2.6) descrevem que não há relação entre o recrutamento mensal de plântulas e as variáveis ambientais avaliadas, exceto para alguns casos específicos. Este fato pode estar relacionado com o próprio ciclo de vida da espécie, uma vez que a relação pontual e direta entre o recrutamento e as variáveis ambientais torna-se difícil de detectar, pois estas atuam em diferentes intensidades e escalas temporais sobre os eventos fenológicos (floração, frutificação e liberação dos propágulos) como discutidos anteriormente. Os resultados da correlação podem ser esperados uma vez que nem todas as fenofases são explicadas pelas condições abióticas do ambiente, outros fatores também influenciam estes eventos (Fernandes, 1999), tais como os endógenos (Gill e Tomlinson, 1971; De Alvarenga et al., 2017) e a produtividade do bosque.

Quando avaliamos o recrutamento de plântulas em períodos secos e chuvosos, é possível verificar que 26% ($p < 0,05$, $R^2 = 0,26$) foi explicado pela precipitação ocorrida no período chuvoso. O período entre o estabelecimento do propágulo *ex situ*, a formação das raízes e dos primeiros pares foliares ocorreu dentro do intervalo de 30 dias (dados não publicados; Barcelos, 2017). Os resultados desse experimento permitem avaliar que ao se fixar, os propágulos levam em média 30 dias para estabelecer raízes e passar para o estágio de plântula. Considerando estas informações, pode-se estimar que o período de defasagem entre a liberação do propágulo e o recrutamento para o estágio plântula ocorre com maior intensidade

ainda no período chuvoso. A relação significativa entre precipitação e recrutamento anual, evidencia a importância da precipitação no desenvolvimento do sub-bosque.

Os resultados revelam que a precipitação nos meses mais secos e chuvosos é um dos fatores ambientais que está atuando no recrutamento das plântulas na população. É provável que alterações nos padrões de chuva possam refletir diretamente no recrutamento de novos indivíduos na população e na sua sobrevivência, uma vez que a intensidade e a periodicidade dos eventos reprodutivos da espécie podem ser modificadas pelo ambiente, inclusive precipitação (Gill e Tomlinson, 1971; Chan-Keb et al., 2018). A duração das fenofases também pode variar de acordo com a área (Hernández et al., 2011).

A relação significativa observada entre recrutamento e precipitação é fundamental para compreender como a população de *R. mangle* irá se comportar frente às variações no regime de precipitação. As alterações no nível relativo do mar, nas temperaturas médias e nos padrões de precipitação causados pelas mudanças climáticas podem ocasionar impactos nos ecossistemas costeiros, como por exemplo, os manguezais (Doney et al., 2012). Estudos realizados na costa do Pacífico da Colômbia mostraram que as mudanças atuais e esperadas nos regimes de precipitação parecem ser os principais impulsionadores macroclimáticos das alterações ecológicas nas florestas de mangue (Riascos et al., 2018).

A relação significativa entre o lançamento de propágulos de *R. mangle* e o período chuvoso é relatado por diferentes estudos fenológicos, como os realizados no estado do Amapá (Fernandes, 1999), Pará (Mehlig, 2006) e Pernambuco (Nadia et al., 2012). Outros estudos encontraram correlação significativa entre liberação de propágulos, por intervalos latitudinais, e precipitação (Van der Stocken et al., 2017). Esse evento na estação chuvosa pode ser considerado uma estratégia vantajosa para a espécie, pois propicia a dispersão dos seus propágulos por hidrocoria (Fernandes et al., 2007). A produção de frutos e a liberação dos propágulos no período chuvoso como registrado pelos estudos citados anteriormente, e o recrutamento de plântulas, como observado no presente estudo, indica uma sincronia entre esses três eventos, aumentando a probabilidade de sobrevivência das plântulas. Se o maior recrutamento fosse observado no período seco, o estresse hídrico seria mais um fator influenciando o desenvolvimento e a sobrevivência das

plântulas, como discutido por Ball (2002), Krauss et al. (2008) e Kodikara et al. (2018).

O fechamento da foz natural do rio Itaúnas, observado no final de outubro de 2011 (observações pessoais), pode ter alterado a circulação estuarina e conseqüentemente a produção dos bosques, a liberação e a dispersão dos propágulos para áreas vizinhas, afetando o recrutamento de novas plântulas em 2012, como registrado pelo menor número de recrutas na população (Figura 2.1; Tabela 2.3). A interação entre hidrodinâmica (ondas e correntes), vento e características do propágulo (densidade, morfologia e orientação da flutuabilidade) determina a sua dispersão (Van der Stocken et al., 2015). Se a hidrodinâmica local é modificada, o alcance de uma área adequada para o estabelecimento do propágulo também pode ser alterado, refletindo posteriormente no recrutamento e no desenvolvimento das plântulas. Além disto, variações da salinidade, como resultado das modificações impostas ao sistema pelo fechamento da foz natural, pode afetar a reprodução dos adultos, uma vez que essas variações durante certo período alteram a pressão osmótica do indivíduo (Chen e Twilley, 1998) e a fotossíntese e, conseqüentemente, o investimento de energia na produção da prole.

Os resultados mostram que a idade é um fator crítico na sobrevivência das plântulas de *R. mangle*. A observação da Figura 2.3 revela que a curva de sobrevivência de todas as coortes é do tipo III, correspondendo a uma função de decaimento exponencial, confirmando a primeira hipótese proposta. Isto significa que há elevada taxa de mortalidade inicial, mas uma vez que os indivíduos atinjam um tamanho crítico, seus riscos de morte diminuem (Townsend et al., 2010). Há um padrão similar na sobrevivência, como representado pelo declínio exponencial, independente do ano de recrutamento. Os valores do coeficiente de mortalidade (b) variaram entre as coortes, com apenas 2008 e 2009 apresentando valores próximos (Tabela 2.4). Isto significa que apenas estas duas tiveram declínio similar na sobrevivência. Apesar da variabilidade, pode ser observada maior mortalidade nos primeiros anos de vida (Figura 2.3) de todas as coortes. Resultado similar a outros estudos realizados em campo e laboratório (Jimenez et al., 1985; Mckee, 1995).

As curvas de sobrevivência são generalizações úteis, mas na prática os padrões de sobrevivência são mais complexos (Townsend et al., 2010) podendo

variar de acordo com o intervalo de tempo amostrado e a densidade da população. Resultados diferentes dos apresentados neste estudo foram encontrados por Rabinowitz (1978), para *R. mangle*, e Jimenez e Sauter (1991), para *A. bicolor* na Costa Rica. A coorte de *R. mangle* apresentou curva de sobrevivência do tipo II, quando avaliada durante 1 ano (Rabinowitz, 1978), assim como a de *A. bicolor* no intervalo de dois anos (Jimenez e Sauter, 1991).

Neste estudo, ao avaliar a sobrevivência das coortes nas três primeiras classes etárias, foram obtidas estimativas da curva do tipo III para as plântulas de todas as coortes, exceto 2011 que apresentou curva do tipo II. Apesar da sobrevivência, neste intervalo, apresentar declínio exponencial, os valores do coeficiente de mortalidade podem variar entre as diferentes classes etárias de uma mesma coorte.

Nossos resultados apontam que o quinto ano após o recrutamento se torna o referencial para ingresso no estágio subsequente, juvenil, ou de menor probabilidade de morte, como pode ser observado nas coortes 2008 e 2009. Quanto à mortalidade das plântulas, muitas morreram aproximadamente um mês após o seu recrutamento. As plântulas de *R. apiculata* apresentaram comportamento similar, podendo morrer a qualquer momento durante o ano, mas com maior intensidade após o seu estabelecimento (Tamai e Iampá, 1988). Elevada taxa de mortalidade de *R. mangle* também foi observada nos primeiros meses de monitoramento na Baía de Sepetiba no Rio de Janeiro (Soares et al., 2006).

Uma vez estabelecidas, as plântulas são afetadas por diferentes fatores ambientais, tais como: disponibilidade de luz e nutrientes, frequência de inundação, salinidade, temperatura (Jimenez e Sauter, 1991; Clarke e Allaway, 1993; Ellison e Farnsworth, 1993, 1996; McKee, 1993, Krauss et al., 2008), interações bióticas, como a competição entre os indivíduos (McKee, 1995; Field, 1998) e herbivoria (Souza e Sampaio, 2011). Além disso, as próprias características intrínsecas, como as reservas do propágulo (Ball, 1980; Smith e Snedacker, 2000), variação genética e genotípica, plasticidade e interação genótipo e ambiente (Proffitt e Travis, 2010). Estes fatores irão refletir diretamente na sua sobrevivência e, conseqüentemente, no recrutamento para o estágio jovem.

Mais de 80% ($R^2 > 0,80$) da sobrevivência das coortes foi explicada pela idade (Figura 2.3). Isto sugere que aquela variável está diretamente relacionada com as

características intrínsecas das plântulas, e que as variáveis abióticas não atuam de forma pontual, mas sim em diferentes intensidades e escalas temporais. Diferente do nosso estudo, a sobrevivência de plântulas plantadas em bosques de *R. mangle* na Flórida, avaliada durante 3 anos, foi afetada pela interação do gradiente de elevação (estresse), localização do plantio (diferentes ilhas), variação na disponibilidade de recursos, tamanho do propágulo (que variou de acordo com o genótipo materno) e pelo genótipo materno (Proffitt e Travis, 2010).

A complexidade e o desenvolvimento do bosque, quanto ao número de espécies, densidade, área basal e altura média, afetaram significativamente a mortalidade de plântulas de *Rhizophora* spp., avaliada durante um ano (Riascos et al., 2018). No presente estudo a complexidade do bosque como preditora da taxa de mortalidade das plântulas não foi investigada, mas pode ser considerado um dos fatores típicos que influenciam diretamente na dinâmica.

Nossos resultados evidenciam maior mortalidade de plântulas nos primeiros anos independente do momento do recrutamento. Isto pode ser explicado pelo declínio na reserva energética do hipocótilo das plântulas como observado por Rabinowitz (1978) e Smith e Snedacker (2000) e pela taxa de assimilação fotossintética sendo superada pela respiração (Rabinowitz, 1978). A mortalidade também pode ser explanada pelos mecanismos fisiológicos e tecidos ainda pouco desenvolvidos para tolerar o estresse do ambiente intertidal, por isso considerada fase crítica no ciclo de vida da espécie (Reyes-De la Cruz e López-Ocaña, 2002; Krauss et al., 2008), bem como pelo adensamento das plântulas. Uma vez que as reservas do hipocótilo são exauridas, as plântulas têm que lidar com seu ambiente e funcionar como autótrofos completos (Ball, 2002), tornando o indivíduo mais vulnerável frente às variáveis ambientais reduzindo a sua probabilidade de sobrevivência.

As parcelas de estudo estão inseridas em bosques de franja, inundados diariamente pela maré. Isto implica, possivelmente, na capacidade de sobrevivência das plântulas, em longo prazo, uma vez que o período de inundação afeta a aeração das raízes e compromete a sua morfologia e fisiologia, conseqüentemente, influencia no crescimento e no desenvolvimento do indivíduo (McKee, 1996). A elevada mortalidade da coorte observada nos primeiros anos pode estar relacionada tanto

com as características intrínsecas das plântulas quanto com o regime de inundação. Os distúrbios mecânicos associado com esse movimento tem sido identificado como uma das causas da mortalidade de plântulas estabelecida em manguezais (Thampanya et al., 2002; Padilla et al., 2004).

A coorte de 2013 apresentou relativamente maior declividade (-1,13) na curva de sobrevivência e menor valor de meia vida (0,62 anos). Este resultado pode está relacionado ao período acentuado de déficit hídrico ocorrido em 2014 (Tabela 2.2). Resultado similar foi observado para as coortes de plântulas de *A. bicolor* e *R. racemosa* na Costa Rica, onde a mortalidade foi maior no período seco (Jimenez e Sauter, 1991). As demais coortes apresentaram relativamente maior meia vida, aumentando a probabilidade de plântulas alcançarem o estágio jovem. Estima-se que plântulas de *R. mangle* sob copas fechadas, em condições naturais, levam de 6 a 9 anos, em média, e até 15 a 21 anos para alcançar o próximo estágio, considerado indivíduos jovens com altura superior a 85 cm, e variáveis como a disponibilidade de luz, de nutrientes e o particionamento da biomassa em tecidos fotossintéticos são fundamentais para que ocorra essa mudança (Kock, 1997).

Considerando as plântulas de todas as coortes, total de 1655 recrutas na população, apenas 80 indivíduos (5%) conseguiram alcançar o estágio juvenil durante o período de 7 anos. Neste contexto, nossos resultados indicam que as práticas de restauração e gestão dos manguezais precisam ser realizadas em longo prazo para verificar o êxito na sobrevivência da coorte. No que diz respeito à restauração, maior número de plântulas são necessárias para aumentar a probabilidade de desenvolvimento do sub-bosque e posterior recrutamento para a fase jovem e adulta.

Em relação às práticas de restauração elaboradas para o ecossistema manguezal, estas precisam considerar a escala temporal superior a 4 anos, uma vez que o conjunto de plântulas pertencentes a cada coorte decresce exponencialmente nos primeiros anos. Ultrapassar este limite permite estimar qual a probabilidade das plântulas, efetivamente, atingirem o estágio jovem, ou seja, quando alcançam 1 m de altura tornando-se estabelecida com sucesso no ambiente (Krauss et al., 2008).

Apesar da variabilidade no recrutamento e na mortalidade das plântulas durante o período de estudo, não houve diferença significativa ($p > 0,05$) entre essas

duas variáveis demográficas, indicando que a população estudada apresenta a capacidade de se manter. Resultados diferentes daqueles encontrados para populações de *Rhizophora* sp. em Palawan, Filipinas, onde a mortalidade excedeu o recrutamento (Padilla et al., 2004). O maior recrutamento observado em 2010 e 2011, em relação às demais coortes, foi fundamental para compensar a elevada mortalidade de plântulas em 2012 e 2014. Os resultados do presente estudo permite obter informações do número de recrutas *versus* mortalidade na população de interesse e avaliar a capacidade desta em recuperar após um distúrbio natural ou antrópico.

Dados não publicados de estimativa de tamanho e peso dos propágulos na área de estudo, reportam variação considerável no tamanho dos propágulos de *R. mangle*, no intervalo entre 12 a 42 cm, o que influencia diretamente no tamanho inicial das plântulas recrutadas. Sugere-se que esta heterogeneidade de altura permita a sobrevivência e o crescimento em uma ampla variedade de microhabitats no sub-bosque. Ao avaliar o desenvolvimento, em altura, modelos de crescimento agruparam diferentes plântulas, indicando elevada variabilidade de desempenho do conjunto de indivíduos, não apenas em valores, mas também em padrões de crescimento. Esta variabilidade, intrínseca ao indivíduo, pode ser observado nas distintas curvas de crescimento de alguns grupos de plântulas, onde o crescimento relativo é maior nos primeiros meses após o recrutamento com estabilização da altura, em geral, a partir de 3 a 4 meses da implantação, sendo amplificada pelas condições abióticas de sua localização espacial no bosque (Lima et al., 2018).

O maior tamanho do propágulo beneficiou (correlação positiva) plântulas de *Rhizophora* tanto na zona intertidal baixa, considerada ambiente menos estressante, quanto na intertidal alta, classificado como ambiente estressante (Proffit e Travis, 2010). A variabilidade de plântulas sobreviventes e que alcançaram o estágio jovem, provenientes de diferentes gerações, sugere que as características da planta-mãe influenciam na sobrevivência da coorte, com algumas plântulas apresentando melhor desempenho no ambiente do que outras, sugerindo ser reflexo da plasticidade da espécie frente às diferentes condições ambientais, como encontrado na literatura (Proffit e Travis, 2010). No presente estudo, nem todos os indivíduos que apresentam relativamente maior altura inicial possuem maior longevidade. Sendo

assim, sugere-se que além do comprimento do propágulo no momento do recrutamento há outros fatores cruciais influenciando a sobrevivência dos indivíduos no ambiente como discutido anteriormente.

A longevidade, em meses, das plântulas das coortes 2008, 2011 e 2012 apresentou correlação fraca, mas significativa, com a altura inicial (Tabela 2.5). Os resultados também mostram que nem todos os indivíduos que apresentaram relativamente maior altura inicial possuem maior longevidade, podendo outras características favorecer a longevidade daqueles que recrutaram com menor tamanho. Na literatura, a sobrevivência dos propágulos foi relacionada com o comprimento do hipocótilo (> 25 cm) (Goldberg e Heine, 2017). Resultados similares também foram encontrados para propágulos de *R. mangle* na Flórida, onde foi registrado relação positiva significativa entre a sobrevivência e o comprimento do hipocótilo, com valores entre 17 e 20 cm (Ewe, 2007). Esta relação pode ser explicada pelo fato de propágulos maiores apresentarem maior quantidade de reservas de amido no hipocótilo, tolerância à herbivoria, disponibilidade de água e nutrientes e maior taxa de crescimento relativo das raízes em relação às outras espécies de mangue (De Ryck et al., 2012). Por outro lado, as plântulas das demais coortes (2009, 2010 e 2013) não apresentaram relação significativa entre altura inicial e longevidade, sendo um indicativo de que, além do tamanho do hipocótilo, outros fatores estariam influenciando a sua longevidade.

Os bosques avaliados estão inseridos em área de preservação ambiental, mas estão sujeitos a impactos antrópicos e alterações na hidrodinâmica local em decorrência da abertura e do fechamento da foz natural. Avaliar se a população de plântulas de *R. mangle* está se mantendo em longo prazo, ou se a mortalidade é superior ao recrutamento, e vice-versa, torna-se crucial para reestabelecer planos de manejo e auxiliar nas atividades de gestão. Uma vez que a mortalidade excede o recrutamento, a capacidade do desenvolvimento do sub-bosque e do seu reestabelecimento frente a futuros impactos, como seca prolongada e redução do volume pluviométrico, torna-se comprometida, podendo requerer longos períodos para a recuperação da área impactada.

O recrutamento e o crescimento de plântulas é um indicativo de recuperação de florestas de mangue após algum distúrbio, como observado em pequenas áreas

do ecossistema no estuário do Piraquê-Açú (Espírito Santo) após chuva de granizo que impactou cerca de 30% da floresta (Servino et al., 2018). O conhecimento das variáveis demográficas, recrutamento e mortalidade, fornecem informações para a compreensão da dinâmica populacional e o seu comportamento frente às possíveis mudanças climáticas. A abordagem em nível de ecossistema avaliando interações bióticas e abióticas que afetam o recrutamento, a sobrevivência e o crescimento dos manguezais também é necessária para aumentar o sucesso dos projetos de restauração e para a conservação das áreas remanescentes (Donnelly e Walters, 2014).

Número relativamente baixo de plântulas de *R. mangle* alcançaram o estágio jovem, mas elas estavam sempre presentes nas áreas durante o período de estudo, indicando condições favoráveis para o recrutamento de outros indivíduos, mas não mudança de estágio com maior frequência. Isto pode estar relacionado à competição entre os indivíduos, adensamento e ao sombreamento no sub-bosque.

Apesar da simplicidade da tabela de vida, este método é efetivo na análise da dinâmica populacional fornecendo parâmetros essenciais para a avaliação e interpretação do comportamento da espécie frente às condições ambientais. Neste contexto, a aplicação do modelo Exponencial também se torna fundamental para análises de sobrevivência, uma vez que permite verificar a velocidade de declínio no número de sobreviventes e a partir de qual idade pode-se observar relativamente menor mortalidade. As respostas observadas nas diferentes coortes são fundamentais para a manutenção da resiliência do manguezal e são importantes de serem analisadas no contexto das mudanças climáticas.

2.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em resposta as principais hipóteses testadas nesse estudo, pode-se afirmar: A sobrevivência das diferentes coortes avaliadas correspondem a uma função Exponencial, apresentando elevada mortalidade nos dois primeiros anos de vida; 2) Não é possível observar padrões de recrutamento de plântulas ao longo do período avaliado, como pode ser verificado pela sua variabilidade interanual e intra-anual.

Considerando as diferentes coortes, todas apresentaram decaimento exponencial na curva de sobrevivência, mas com diferentes valores de coeficiente de mortalidade, ou seja, a intensidade no declínio do número de plântulas variou entre as gerações. No geral, a ausência de correlações significativas entre o recrutamento mensal de plântulas e as variáveis ambientais indica que a idade é um fator crítico na sobrevivência desse estágio. A elevada mortalidade nos primeiros anos pode estar mais fortemente relacionada com as características morfológicas e fisiológicas dos indivíduos do que com as variáveis ambientais, ou atuando conjuntamente.

O somatório do recrutamento em cada ano e a precipitação ocorrida no mesmo intervalo de tempo, indica que o período chuvoso está influenciando no recrutamento, bem como na mortalidade da coorte. Apesar da variabilidade entre as duas variáveis demográficas mencionadas, não há diferenças significativas entre elas, indicando que a população de plântulas estudada apresenta a capacidade de ser manter no ambiente.

As variáveis demográficas selecionadas indicaram a variabilidade de sobrevivência das coortes, apesar de apresentarem o mesmo padrão de declínio. O método de análise apresentado, apesar da sua simplicidade, é efetivo na análise da dinâmica populacional e a interpretação é simples sendo passível de ser replicado em outras áreas de manguezais, gerando informações de como a espécie se comporta frente às diferentes condições ambientais.

2.6 REFERÊNCIAS

- Alongi, D.M., 2015. The impact of climate change on mangrove forests. *Curr. Clim. Change Rep.* 1, 30-39.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., De Moraes, G.L.J., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Z.* 22, 711-728.
- Ball, M.C., 1980. Patterns of secondary succession in a mangrove forest of southern Florida. *Oecologia* 44, 226-235.
- Ball, M.C., 2002. Interactive effects of salinity and irradiance on growth: implications for mangrove forest structure along salinity gradients. *Trees* 16, 126–139.
- Barcelos, U.D., 2017. Efeito da densidade sobre o desenvolvimento inicial de plântulas de *Rhizophora mangle* L. em cultivos *in situ* e *ex situ*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Espírito Santo, Espírito Santo.
- Bernini E., Santos, C.F.N.R., Lage-Pinto, F., Chagas, G.P., Rezende, C.E. 2014. Fitossociologia de florestas de mangue plantadas e naturais no estuário do Rio das Ostras, Rio de Janeiro, Brasil. *Biotemas* 27, 37- 48.
- Chan-Keb, C.A., Agraz-Hernández, C.M., Muñoz-Salazar, R., Posada-Vanegas, G., Osti-Sáenz, J., Reyes Castellano, J.E., Conde-Medina, K.P., Vega-Serratos, B. E., 2018. Ecophysiological Response of *Rhizophora mangle* to the Variation in Hydrochemistry during Five Years along the Coast of Campeche, México. *Diversity* 10, 1- 9.
- Chen, R., Twilley, R.R., 1998. A gap dynamic model of mangrove forest development along gradients of soil salinity and nutrient resources. *J. Ecol.* 86, 37-51.
- Clarke, P.J., Allaway, W.G., 1993. The regeneration niche of the grey mangrove (*Avicennia marina*): effects of salinity, light and sediment factors on establishment, growth and survival in the field. *Oecologia* 93, 548-556.
- Clarke, P.J., 1995. The population dynamics of the mangrove *Avicennia marina*; demographic synthesis and predictive modelling. *Hydrobiologia* 295, 83-88.
- De Alvarenga, A.M.S.B., Botosso, P.C., Soffiatti, P., 2017. Stem growth and phenology of three subtropical mangrove tree species. *Braz. J. Bot.* 40, 907-914.

- Delgado, P., Jimenez, J., Justic, D. 1999. Population dynamics of mangrove *Avicennia bicolor* on the Pacific coast of Costa Rica. *Wetl. Ecol. Manag.* 7, 113–120.
- De Ryck, D.J., Robert, E.M., Schmitz, N., Van der Stocken, T., Di Nitto, D., Dahdouh-Guebas, F., Koedam, N. 2012. Size does matter, but not only size: Two alternative dispersal strategies for viviparous mangrove propagules. *Aquat. Bot.* 103, 66-73.
- Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Duffy, J.E., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J., Talley, L.D., 2012. Climate change impacts on marine ecosystems. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 4,11–37.
- Donnelly, M., Walters, L., 2014. Trapping of *Rhizophora mangle* propagules by coexisting early successional species. *Estuaries Coasts* 37, 1562-1571.
- Duke, N.C., Allen, J.A., 2006. *Rhizophora mangle*, *R. samoensis*, *R. racemosa*, *R. x harrisonii* (Atlantic-East Pacific red mangroves), in: Elevitch, C.R. (Ed.), *Species Profiles for Pacific Island Agroforestry*. Permanent Agriculture Resources (PAR), Hōlualoa, Hawai'i, pp. 1-18.
- Ellison, A.M., Farnsworth, E.J., 1993. Seedling survivorship, growth and response to disturbance in Belizean mangal. *Am. J. Bot.* 80, 1137-1145.
- Ellison, A.M., Farnsworth, E.J., 1996. Spatial and temporal variability in growth of *Rhizophora mangle* sapling on coral cays: link with variation in insolation, herbivory and local sedimentation rate. *J. Ecol.* 84, 717-731.
- Elster, C., 2000. Reasons for reforestation success and failure with three mangrove species in Colombia. *For. Ecol. Manag.* 131, 201-214.
- Estrada, G.C.D., Soares, M.L.G., 2017. Global patterns of aboveground carbon stock and sequestration in mangroves. *An Acad. Bras Ciências* 89, 973-989.
- Ewe, S.M.L., 2007. *Rhizophora mangle* Propagule Viability: Is Size Related to Survivorship? *Florida Scientist*, 275-283.
- Feller I.C., Friess D.A., Krauss K.W. and Lewis R.R. 2017. The state of the world's mangroves in the 21st century under climate change. *Hydrobiologia* 803: 1-12.
- Fernandes, M.E.B., 1999. Phenological patterns of *Rhizophora* L., *Avicennia* L. and *Laguncularia*. F. in Amazonian mangrove swamps. *Hydrobiologia* 413, 53-62.

- Fernandes, M.E.B., Nascimento, A.A.M., Carvalho, M.L., 2007. Estimativa da produção anual de serapilheira dos bosques de Mangue no Furo Grande, Bragança-Pará. *Rev. Árvore* 31, 949-958.
- Field, C.D., 1998. Rehabilitation of mangrove ecosystems: an overview. *Mar. Poll. Bull.* 37, 383-392.
- ggweather (Golden Gate Weather Services Comparative Climatic Data), 2018. Website: <http://ggweather.com/enso/oni.htm>, Accessed date: 29 June 2018.
- Gill, A.M., Tomlinson, P.B., 1971. Studies on the Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) Phenology of the Shoot. *Biotropica* 3, 109-124.
- Gilman, E.L., Ellison, J., Duke, N.C., Field, C., 2008. Threats to mangroves from climate change and adaptation options: a review. *Aquat. Bot.* 89, 237-250.
- Goldberg, N.A., Heine, J.N., 2017. Life on the leading edge: Phenology and demography of the red mangrove *Rhizophora mangle* L. at the northern limit of its expanding range. *Flora* 235, 76-82.
- Gurevitch, J., Scheiner, M., Fox, G.A., 2009. *Ecologia Vegetal*, Porto Alegre: Artmed, pp. 529.
- Harcombe, P.A., 1987. Tree life tables. *Bioscience* 37, 557-568.
- Hernández, C.A., Zaragoza, C.G., Iriarte-Vivar, S., Flores-Verdugo, F.J., Casasola, P.M., 2011. Forest structure, productivity and species phenology of mangroves in the La Mancha lagoon in the Atlantic coast of Mexico. *Wetl. Ecol. Manag.* 19, 273-293.
- Hett, J.M., Loucks, O.L., 1968. Application of life-table analyses to tree seedlings in Quetico Provincial Park, Ontario. *Forest. Chron.* 44, 29-32.
- IEMA. Plano de manejo do Parque Estadual de Itaúnas, 2004. Disponível em < http://www.meioambiente.es.gov.br/download/Itaunas_04_Fisico.pdf > Acesso em: setembro de 2016.
- Incaper (Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural), 2018. Website: <https://incaper.es.gov.br/>. Acesso em: Maio/2018.
- Jimenez, J.A., Lugo, A.E., Cintrón, G., 1985. Tree mortality in mangrove forests. *Biotropica* 17, 177-185.
- Jimenez, J.A., Sauter, K., 1991. Structure and dynamics of mangrove forests along a flooding gradient. *Estuaries* 14, 49-56.

- Kock, M.S. 1997. *Rhizophora mangle* L. seedlings development into the saplings stage across resource and stress gradients in subtropical Florida. *Biotropica* 29, 427-439.
- Kodikara, K.A.S., Jayatissa, L.P., Huxham, M., Dahdouh-Guebas, F., Koedam, N., 2018. The effects of salinity on growth and survival of mangrove seedlings changes with age. *Acta Bot. Brasilica* 32, 37-46.
- Krauss, K.W., Lovelock, C.E., Mckee, K.L., López-Hoffman, L., Ewe, S.M., Sousa, W.P., 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: a review. *Aquat. Bot.* 89, 105-127.
- Lamb, E.G., Cahill, J.F., 2006. Consequences of differing competitive abilities between juvenile and adult plants. *Oikos* 122, 502–12.
- Legendre, P., Legendre, L., 1994. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier.
- Leite, M.D.M.L., Rezende, C.F., Silva, J.R.F., 2012. Tabela de vida do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda: Ucididae), no manguezal do Rio Coreaú, Nordeste do Brasil. *Arq. Ciências do Mar* 45, 75-81.
- Lima, K.O.O., Tognella, M.M.P., Cunha, S.R. Andrade, H.A., 2018. Growth models of *Rhizophora mangle* L. seedlings in tropical southwestern Atlantic. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 207, 154-163.
- Londe, V., Salles, D.M., Leite, M.G.P.L., Antonini, Y. 2013. Estrutura da vegetação de mangue associada ao gradiente de Inundação no litoral norte do Espírito Santo, Brasil. *Rev. Árvore* 37, 629-637.
- Macdonald, D.W., Newman, C., 2002. Population dynamics of badgers (*Meles meles*) in Oxfordshire, UK: numbers, density and cohort life histories, and a possible role of climate change in population growth. *J. Zool.* 256, 121-138.
- McKee, K.L., 1993. Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution: reciprocal effects? *J. Ecol.* 81, 477-487.
- McKee K.L. 1995. Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of establishment ability and physico-chemical factors. *Oecologia* 101: 448-460.
- McKee, K.L., 1996. Growth and physiological responses of neotropical mangrove seedlings to root zone hypoxia. *Tree Physiology* 16, 883-889.

- Mehlig, U., 2006. Phenology of the red mangrove, *Rhizophora mangle* L., in the Caeté Estuary, Pará, equatorial Brazil. *Aquat. Bot.* 84, 158-164.
- Nadia, T.L., Morellato, L.P.C., Machado, I.C., 2012. Reproductive phenology of a northeast Brazilian mangrove community: Environmental and biotic constraints. *Flora* 207, 682-692.
- Oliveira R.G. and Tognella M.M.P. 2014. Processo de colonização do manguezal do Rio Tavares por análise da estrutura de diferentes bosques. *Braz. J. Aquat. Sci. Technol.* 18, 9-18.
- Padilla, C., Fortes, M.D., Duarte, C.M., Terrados, J., Kampa-Nielsen, L., 2004. Recruitment, mortality and growth of mangrove (*Rhizophora* sp.) seedlings in Ulugan Bay, Palawan, Philippines. *Trees* 18, 589-595.
- Proffitt, C.E., Travis, S.E., 2010. Red mangrove seedling survival, growth, and reproduction: effects of environment and maternal genotype. *Estuaries and Coasts* 33: 890-901.
- Rabinowitz, D., 1978. Mortality and initial propagule size in mangrove seedlings in Panama. *J. Ecol.* 66, 45-51.
- R Core Team, 2015. R: A language and an environment for statistical computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Reyes-De La Cruz, A., Hernández-Trejo, H., Lopez-Ocaña, G., 2002. Evolución preliminar de los efectos de inundación y herbivoría sobre plántulas de mangle. *Universidad y Ciencia, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco*, pp. 135-139.
- Riascos, J.M., Cantera, J.R., Blanco-Libreros, J.F., 2018. Growth and mortality of mangrove seedlings in the wettest Neotropical mangrove forests during ENSO: implications for vulnerability to climate change. *Aquat. Bot.* 147, 34-42.
- Ricklefs, R.E., 2001. *A Economia da Natureza*, Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 5ª ed., pp. 504.
- Schaeffer-Novelli, Y., Cintrón, G., 1986. Guia para estudo de áreas de manguezal: estrutura, função e flora. *Caribbean Ecological Research*, São Paulo, pp. 150.
- Schaeffer-Novelli, Y., Cintron-Molero, G., Adame, R.R., Camargo, T.M., 1990. Variability of mangrove ecosystems along the Brazilian coast. *Estuaries* 13, 204-218.

- Schaeffer-Novelli, Y., Soriano-Sierra, E.J., Vale, C.C.D., Bernini, E., Rovai, A.S., Pinheiro, M.A.A., Schmidt, A.J., Almeida, R., Coelho Júnior, C., Menghini, R.P., Martinez, D.I., Abuchahla, G.M.O., Cunha-Lignon, M., Charlier-Sarubo, S., Shirazawa-Freitas, J., Cintrón-Molero, G., 2016. Climate changes in mangrove forests and salt marshes. *Braz. J. Oceanogr.* 64, 37-52.
- Servino, R.N., Gomes, L.E.O., Bernardino, A.F., 2018. Extreme weather impacts on tropical mangrove forests in the Eastern Brazil Marine Ecoregion. *Sci. Total Environ.* 628, 233-240.
- Silveira, A.P., Martins, F.R., Araújo, F.S., 2016. Life history and population dynamics of a tree species in tropical semi-arid climate: A case study with *Cordia oncocalyx*. *Austral Ecol.* 42, 329-340.
- Simpson, L.T., Osborne, T.Z., Feller, I.C., 2016. Establishment and biomass allocation of black and red mangroves: response to propagule flotation duration and seedling light availability. *J. Coast Res.* 33, 1126-1134.
- Smith, F.R., Granger, J.E., 2017. Survival and life expectancy of the tree *Protea roupelliae* subsp. *roupelliae* in a montane grassland savanna: effects of fire regime and plant structure. *Austral Ecol.* 42, 422-432.
- Smith, S.M., Snedaker, S.C., 2000. Hypocotyl function in seedling development of the red mangrove, *Rhizophora mangle* L. *Biotropica* 32, 677-685.
- Soares, M.L.G., Schaeffer-Novelli, Y., 2005. Above-ground biomass of mangrove species. I. Analysis of models. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 65, 1-18.
- Soares, M.L.G., Silva, J.R.C.M.G., Cavalcanti, V.F., Almeida, P.M.M., Monteiro, A.S., Chaves, F.O., Estrada, G.C.D., Barbosa, B., 2006. Regeneração de floresta de mangue atingida por óleo na baía de Guanabara (Rio de Janeiro, Brasil): resultados de 5 anos de monitoramento. *Geochimica Brasil* 20, 38-61.
- Sousa, W.P., Kennedy, P.G., Mitchell, B.J., Ordóñez, L., Benjamín, M., 2007. Supply-side ecology in mangroves: do propagule dispersal and seedling establishment explain forest structure? *Ecol. Monogr.* 77, 53-76.
- Souza, M.M.A., Sampaio, E.V.S.B., 2011. Predation on propagules and seedlings in mature and regenerating mangroves in the coast of Ceará, Brazil. *Hydrobiologia* 661, 179-186

- Tamai, S., Iampa, P., 1988. Establishment and growth of mangrove seedling in mangrove forests of southern Thailand. *Ecol. Res.* 3, 227-238.
- Thampanya, U., Vermaat, J.E., Duarte, C.M., 2002. Colonization success of common Thai mangrove species as a function of shelter from water movement. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 237, 111–120.
- Townsend, C.R., Begon, M., Harper, J.L., 2010. *Fundamentos em Ecologia*, 3rd ed., Porto Alegre: Artmed, pp. 576.
- Van der Stocken, T., Vanschoenwinkel, B., De Ryck, D.J., Bouma, T.J., Dahdouh-Guebas, F., Koedam, N., 2015. Interaction between water and wind as a driver of passive dispersal in mangroves. *PloS One* 10, 1 -17.
- Van der Stocken, T., López-Portillo, J., Koedman, N., 2017. Seasonal release of propagules in mangroves – Assessment of current data. *Aquat. Bot.* 138, 92-99, 2017.
- Zamprogno, G.C., Tognella, M.M.P., Quaresma, V.D.S., Costa M.B.D., Pascoalini S.S., Couto, G.F.D., 2016. The structural heterogeneity of an urbanised mangrove forest area in southeastern Brazil: Influence of environmental factors and anthropogenic stressors. *Braz. J. Oceanogr.* 64, 157-172.
- Zar, J.H., 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, US.
- Zhila, H., Mahmood, H., Rozainah, M.Z., 2014. Biodiversity and biomass of a natural and degraded mangrove forest of Peninsular Malaysia. *Environ. Earth. Sci.* 71, 4629–4635.

CONCLUSÕES GERAIS

Três modelos foram os mais adequados, Monomolecular, Logístico 3 parâmetros e Gompertz, para explicar a variabilidade do crescimento das plântulas ao longo do período de estudo. Assim, os resultados deste estudo enfatiza o comportamento do ecossistema manguezal como um sistema de alta resiliência e esta capacidade ecológica é sustentada pela variabilidade de comportamentos para o crescimento conforme foi apresentado pela espécie estudada, não sendo observado um único modelo que descreva a dinâmica de crescimento.

O ajuste de modelos e a estimativa de parâmetros de crescimento é uma abordagem simples, de grande potencialidade, que pode ser aplicada em diferentes áreas do manguezal, com baixa demanda de informação (e. g. altura e tempo). Além disso, pode resultar em grande enriquecimento do conhecimento sobre a associação entre os padrões de crescimento e as características locais de diferentes bosques.

Os resultados apresentados permitem identificar a rapidez com que a taxa de crescimento relativo diminui com o aumento do tamanho, ou seja, mostra como a plântula cresce mais lentamente conforme o tamanho aumenta. A maioria dos indivíduos modelados apresentou rápido crescimento nos primeiros meses após o recrutamento, com estabilização da altura em geral a partir de 3 a 4 meses da implantação. Esta relação direta entre altura e o período logo após o recrutamento também pode ser observado entre a sobrevivência das coortes e a idade. Sendo possível inferir que a maior mortalidade ocorre nos primeiros meses após a implantação e a sobrevivência das coortes declina exponencialmente em função da idade (anos).

A variabilidade no crescimento dos indivíduos e na sobrevivência das coortes, provavelmente, está relacionada mais com a idade do indivíduo, do que aos fatores ambientais. Sugere-se que a heterogeneidade de altura permita a sobrevivência e o crescimento em uma ampla variedade de microhabitats no sub-bosque. Esta variabilidade, intrínseca ao indivíduo, pode ser observada nas diferentes curvas de crescimento de alguns grupos de plântulas e no coeficiente de mortalidade, ou seja,

inclinação da curva de sobrevivência, das diferentes coortes, como apresentado pelas curvas de sobrevivência.

Apesar dos diferentes valores do coeficiente de mortalidade entre as coortes, todas apresentaram o mesmo padrão de declínio, sendo caracterizadas ecologicamente por curvas de sobrevivência do tipo III. Esta curva apresenta elevada mortalidade após o recrutamento no bosque, o que indica que a idade é um fator crítico da mortalidade do estágio plântula.

As informações geradas a partir de estudos em longo prazo permitem avaliar se o recrutamento e a mortalidade de plântulas estão ocorrendo na mesma proporção, ou se essas variáveis diferem significativamente ao longo dos anos. Esta análise permite compreender como a população de *R. mangle* irá se comportar frente às alterações das variáveis ambientais e a capacidade de regeneração do bosque.

A elaboração da tabela de vida e a análise de sobrevivência, por meio do ajuste do modelo Exponencial, mostrou-se eficaz como método para interpretação da dinâmica populacional das coortes anuais das plântulas de *R. mangle*. Além disto, fornece parâmetros essenciais para a avaliação e a compreensão do comportamento desta espécie frente às condições ambientais.

Os resultados apresentados neste estudo reforçam a importância de estudos em longo prazo em manguezais e como o crescimento de plântulas e a sobrevivência das coortes são variáveis ao longo do tempo. Enfatiza a necessidade de monitorar o desenvolvimento e a sobrevivência de plântulas abrangendo maior escala temporal, uma vez que poucos indivíduos conseguem alcançar efetivamente o estágio jovem. O comportamento observado nas diferentes coortes é fundamental para a manutenção da resiliência do manguezal e é importante ser analisado no contexto das mudanças climáticas. Recomenda-se a continuidade deste estudo, bem como, o desenvolvimento em diferentes áreas para avaliar, de forma conjunta, a dinâmica populacional em ambientes onde diferentes fatores estão atuando.



Contents lists available at ScienceDirect

Estuarine, Coastal and Shelf Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecss



Growth models of *Rhizophora mangle* L. seedlings in tropical southwestern Atlantic



Karen Otton de Oliveira Lima^a, Mônica Maria Pereira Tognella^{a,b,c,*}, Simone Rabelo Cunha^d, Humber Agreili de Andrade^d

^a Departamento de Oceanografia, Universidade Federal do Espírito Santo, Avenida Fernando Ferrari, 514, CEP 39075-914 Vitória, ES, Brazil

^b Departamento de Ciências Aplicadas e Biológicas, Centro Universitário Norte do Espírito Santo, Universidade Federal do Espírito Santo, Rodovia 499, 101 Norte, Im. 06, Ilheus Ilheus, CEP 39062-900 Ilheus, ES, Brazil

^c Departamento de Oceanografia, CIB, Universidade Federal do Pernambuco (UFPE), Av. Arquitetura, s/n, Cidade Universitária, CEP 50670-901, Recife, PE, Brazil

^d Instituto de Modelagem Matemática Aplicada, Departamento de Processos Agropecuários Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE, Brazil

ARTICLE INFO

Keywords:
Mangrove
Field monitoring
Forest
Growth curve
Model

ABSTRACT

The present study selected and compared regression models that best describes the growth curves of *Rhizophora mangle* seedlings based on the height (m) and time (days) variables. The Linear, Exponential, Power law, Monomolecular, Logistic, and Gompertz models were adjusted with nonlinear formulations and minimization of the sum of the squares of the residues. The Akaike Information Criterion was used to select the best model for each seedling. After this selection, the determination coefficient, which evaluates how well a model describes height variation as a time function, was inspected. Differing from the classic population ecology studies, the Monomolecular, Three-parameter Logistic, and Gompertz models presented the best performance in describing growth, suggesting they are the most adequate options for long-term studies. The different growth curves reflect the complexity of stem growth at the seedling stage for *R. mangle*. The analysis of the joint distribution of the parameters initial height, growth rate, and asymptote also allowed the study of the species ecological attributes and to describe its intraspecific variability in each model. Our results provide a basis for interpretation of the dynamics of seedlings growth during their establishment in a mature forest, as well as its regeneration processes.

1. Introduction

Rhizophora mangle L. (Rhizophoraceae) is a pantropical tree species (Tomlinson, 1996), dominant in the Brazilian mangroves (Schaffner-Nowell et al., 1990; Duke and Allen, 2006), and with a latitudinal distribution comprising an extension of approximately 3,700 km of the Brazilian coastline. The widespread occurrence of this species is due to its tolerance to different conditions of salinity and temperature (Cataluña-Moya et al., 2013), among other adaptations like viviparity (Turner et al., 2000), buoyancy, and longevity of the propagules (Rubinowitz, 1976) that allow its establishment and growth in the mangroves. Intraspecific differences may be relevant in understanding the ecological behavior of a population or system (Jørgensen and Park, 2011). Moreover, these functional, diversified characteristics of the species contribute to assessing the properties of the ecosystem that are difficult to understand in the context of the population average.

Knowing the growth pattern of mangrove seedlings provides a basis to understand the mangrove's ability to self-maintain, regenerate, and even colonize new areas. The models based on seedling stage offer

information on the potential and dynamics of its stem growth and allow to estimate the time required for each development phase. The seedling phase is considered critical due its reduced stem, rapid initial growth rate, physiological mechanisms and stresses that are still underdeveloped to withstand the stress of the terrestrial environment (Raya-Dela Cruz et al., 2002; Krauss et al., 2008). Thus, survival during the seedling phase is fundamental to guarantee the maintenance of a population (Harper, 1977), since it influences all the regeneration dynamics which is important to determine the forest structure (Hall, 2002).

The analysis of time series with growth data identifies patterns at short time intervals and evaluates the moment when the increase in height becomes not significant in comparison to that previously achieved, relating the growth to the observed environmental conditions (Mocenni and Tolo, 2006). This analysis also allows predictions on the growth pattern behavior, that is, it permits extrapolating to the future the relationships between variables previously observed in the past (Mocenni and Tolo, 2006).

Evaluation of the individual growth patterns of *R. mangle* at the

* Corresponding author. Departamento de Oceanografia, Universidade Federal do Espírito Santo, Avenida Fernando Ferrari, 514, CEP 39075-914, Vitória, ES, Brazil.
E-mail addresses: monica.tognella@ufes.br (M.M.P. Tognella).

<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.03.001>

Received 15 December 2017; Received in revised form 21 March 2018; Accepted 26 March 2018

Available online 27 March 2018

0167-9314/© 2018 Published by Elsevier B.V.