

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - BACHARELADO

**ATIVIDADE FOTOSSINTÉTICA DE *Rhizophora mangle* L. E *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn
EM DUAS FLORESTAS DE FRANJA NO
MANGUEZAL DO RIO SÃO MATEUS
CONTRASTANDO EM SALINIDADE.**

YASMIM DE ASSIS FARIA

São Mateus/ES

06/2022

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - BACHARELADO**

**ATIVIDADE FOTOSSINTÉTICA DE *Rhizophora mangle* L. E *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn
EM DUAS FLORESTAS DE FRANJA NO
MANGUEZAL DO RIO SÃO MATEUS
CONTRASTANDO EM SALINIDADE**

YASMIM DE ASSIS FARIA

Monografia de conclusão de curso apresentada ao Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de BACHAREL EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS.

Orientadora: Dra. Dielle Meire de Santana Lopes

São Mateus/ES

06/2022



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO

FOLHA DE APROVAÇÃO

Autor: Yasmim de Assis Faria

Título: “ATIVIDADE FOTOSSINTÉTICA DE *Rhizophora mangle* L. E *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn EM DUAS FLORESTAS DE FRANJA NO MANGUEZAL DO RIO SÃO MATEUS CONTRASTANDO EM SALINIDADE”

Monografia do Curso de Ciências Biológicas (Bacharelado)
Defendida e aprovada em 30/06/2022

Com nota 9,5 pela comissão julgadora:

Dielle Meire de S. Lopes

Dra. Dielle Meire de Santana Lopes
Orientadora e presidenta da Comissão Examinadora

MSc Marcel Merlo Mendes
Examinador

Sávia Soares Pascoalini

Dra. Sávia Soares Pascoalini
Examinadora

Centro Universitário Norte do Espírito Santo

ASSINATURA

Documento original assinado eletronicamente, conforme MP 2200-2/2001, art. 10, § 2º, por:

MARCEL MERLO MENDES
CIDADÃO
assinado em 20/07/2022 13:18:41 -03:00



INFORMAÇÕES DO DOCUMENTO

Documento capturado em 20/07/2022 13:18:41 (HORÁRIO DE BRASÍLIA - UTC-3)
por MARCEL MERLO MENDES (CIDADÃO)
Valor Legal: ORIGINAL | Natureza: DOCUMENTO NATO-DIGITAL

A disponibilidade do documento pode ser conferida pelo link: <https://e-docs.es.gov.br/d/2022-KFG20Z>

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por ter me permitido chegar até aqui e me dar força e perseverança para suportar todos os momentos difíceis durante o tempo que estive fora.

Aos meus pais, por todo o apoio ao longo desses anos e por estarem sempre presentes. Obrigada pelas orações, por serem meu alicerce e por não medirem esforços para me manter em São Mateus. Amo vocês!

Ao meu esposo, que esteve comigo desde o início, me motivando e me acalmando nos meus momentos de instabilidade. Você foi essencial no meu amadurecimento pessoal e espiritual.

À minha orientadora, Dielle, por abraçar esse desafio e dedicar seu tempo nas análises, correções e mensagens, sempre muito atenciosa!

Ao meu coORIENTADOR, Antelmo, pessoa de um coração enorme, a quem tenho muita admiração e respeito. Muito obrigada por me acolher, me motivar, me acalmar e principalmente, por ter confiado em mim. Obrigada pela dedicação em me ensinar, me auxiliar nos campos e nas análises, por me atender até mesmo nos momentos de descanso enquanto tomava um cafézinho.

Aos meus colegas do laboratório de Ecofisiologia Vegetal, pelas conversas, risadas e artigos compartilhados. Em especial à Uly, do laboratório de Gestão em Manguezais (GEMA), que me ajudou no campo com as coletas. Ao Lucas, que esteve comigo durante as leituras noturnas de IC, pelo auxílio nas interpretações e pelo otimismo de sempre. Obrigada por sempre me socorrer e me ajudar.

Aos meus Bioamigos, Jackson, Rayelle, Rafaelly e Lorem, que me ajudaram nas avaliações, colocando disquinhos em saquinhos na maior alegria. Obrigada pelo companheirismo em todos os momentos.

Aos meus examinadores, Marcel e Sália, por aceitar e disponibilizar tempo na leitura da monografia.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio financeiro que muito ajudou na minha permanência na universidade.

E por fim, a todos aqueles que contribuíram direta ou indiretamente para que esse projeto acontecesse e que torceram para que eu chegasse até o final!

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS.....	4
2.1 Objetivo Geral	4
2.2 Objetivos Específicos	4
3. MATERIAL E MÉTODOS	4
3.1 Área de Estudo	4
3.2 Amostragem	5
3.3 Salinidade Intersticial	6
3.4 Avaliações Fisiológicas.....	7
3.4.1 Atributos foliares	7
3.4.2 Fluorescência transiente da clorofila <i>a</i>	8
3.4.3 Fluorescência modulada da clorofila <i>a</i>	8
3.4.4 Pigmentos fotossintéticos	9
3.5 Análise Estatística	9
4. RESULTADOS	10
4.1 Salinidade.....	10
4.2 Atributos Foliares	10
4.3 Pigmentos Fotossintéticos	10
4.4 Fluorescência da Clorofila <i>a</i>	11
4.5 Análise dos Componentes Principais (PCA).....	12
5. DISCUSSÃO.....	13
6. CONCLUSÃO	16
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	16

RESUMO

Os manguezais são ecossistemas altamente dinâmicos que sofrem uma forte influência das marés. Devido a este fenômeno, recebem, ao longo do dia, variadas concentrações de sal. As respostas fisiológicas a essas concentrações variam entre as espécies de mangue e podem afetar suas distribuições espaciais e abundâncias de indivíduos. *Rhizophora mangle* L. e *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. são espécies dominantes da costa brasileira, e que apresentam respostas fisiológicas distintas frente a este agente estressor. No presente estudo, o objetivo foi caracterizar as principais respostas fisiológicas de *R. mangle* e *L. racemosa* em dois sítios que apresentam diferentes concentrações salinas. Os dados foram coletados em duas florestas de franja no manguezal do rio São Mateus, Conceição da Barra-ES, em outubro de 2019. Os sítios diferiram estatisticamente em salinidade (alta salinidade=29,7 ups e baixa salinidade=16,2 ups). Entre os sítios, suculência (SUC) e massa foliar por área (MFA) foram inversamente proporcionais e em alta salinidade, MFA foi maior em *R. mangle*. Houve diferença para os pigmentos fotossintéticos entre as plantas no sítio de alta salinidade, com menores valores em *R. mangle*. Maiores valores de ΦD_0 (rendimento quântico máximo de dissipação não-fotoquímica) foram registrados em *R. mangle* e os maiores de valores de ΦP_0 (rendimento quântico máximo do FSII) e PI_{ABS} (índice de desempenho total) em *L. racemosa*. Diferença significativa foi observada entre as espécies em baixa salinidade para NPQ (*quenching* não fotoquímico) e qP (*quenching* fotoquímico), com maiores valores em *R. mangle* e *L. racemosa*, respectivamente. Os valores de PI_{ABS} indicam maior eficiência na captura e transporte de energia pelo FSII de *L. racemosa* em relação a *R. mangle*. No entanto, valores de ΦP_0 entre 0,75-0,85 inferem que ambas as espécies se mantiveram fotossinteticamente ativas perante o aumento de salinidade. A relação inversa de ΦP_0 e ΦD_0 entre as espécies em baixa salinidade indica que, devido à maior eficiência fotossintética, uma menor fração da energia luminosa foi dissipada na forma de calor em plantas de *L. racemosa*. E o aumento de NPQ é um indicativo que *R. mangle* também possui um eficiente mecanismo de dissipação de energia. Diante disso, os resultados obtidos neste estudo evidenciam que salinidades abaixo de 30 não foram suficientes para causar danos ao FSII de plantas jovens de *R. mangle* e *L. racemosa*. E uma maior tolerância foi observada em *L. racemosa*.

Palavras-chave: Fluorescência da clorofila *a*. Atributos foliares. Fotossíntese. Pigmentos fotossintéticos. PCA.

ABSTRACT

Mangroves are highly dynamic ecosystems that are strongly influenced by the tides. Due to this phenomenon, they receive different concentrations of salt throughout the day. Physiological responses to these concentrations vary among mangrove species and may affect their spatial distributions and abundance of individuals. *Rhizophora mangle* L. and *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. are dominant species of the Brazilian coast, and present distinct physiological responses to this stressor agent. In the present study, the objective was to characterize the main physiological responses of *R. mangle* and *L. racemosa* in two sites with different saline concentrations. Data were collected in two fringe forests in the São Mateus River mangrove, Conceição da Barra-ES, in October of 2019. The sites statistically differed in salinity (high salinity=29.7 ups and low salinity=16.2 ups). Among the sites, succulence (SUC) and leaf mass per area (LMA) were inversely proportional and in high salinity, LMA was higher in *R. mangle*. There was a difference for photosynthetic pigments among plants in the high salinity site, with lower values in *R. mangle*. Higher values of ΦD_0 (maximum quantum yield of non-photochemical dissipation) were recorded in *R. mangle* and the highest values of ΦP_0 (maximum quantum yield of PSII) and PI_{ABS} (total performance index) in *L. racemosa*. A significant difference was observed between the species in low salinity for NPQ (non-photochemical quenching) and qP (photochemical quenching), with higher values in *R. mangle* and *L. racemosa*, respectively. The PI_{ABS} values indicate greater efficiency in capturing and transporting energy by PSII of *L. racemosa* in relation to *R. mangle*. However, ΦP_0 values between 0.75-0.85 infer that both species remained photosynthetically active with increasing salinity. The inverse relationship of ΦP_0 and ΦD_0 among species at low salinity indicates that, due to the higher photosynthetic efficiency, a smaller fraction of light energy was dissipated as heat in *L. racemosa* plants. And the increase in NPQ is an indication that *R. mangle* also has an efficient energy dissipation mechanism. Therefore, the results obtained in this study show that salinities below 30 were not enough to cause damage to the PSII of young plants of *R. mangle* and *L. racemosa*. And greater tolerance was observed in *L. racemosa*.

Keywords: Chlorophyll *a* fluorescence. Leaf attributes. Photosynthesis. Photosynthetic pigments. PCA.

1. INTRODUÇÃO

Os manguezais são ecossistemas costeiros caracterizados por solos lamosos, alagadiços, salinos, hipóxicos e ricos em matéria orgânica (ROSSI & MATTOS, 2002). Se distribuem ao longo de toda região tropical e subtropical e nas zonas costeiras temperadas de clima quente e úmido (SOARES et al., 2015). No Espírito Santo, ocupa uma área de aproximadamente 70 km², desde o riacho Doce até o rio Itabapoana (VALE & FERREIRA, 1998). As espécies florísticas predominantes nestes bosques são *Rhizophora mangle* L., *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn., *Avicennia schaueriana* Stapft & Leechm. e *Avicennia germinans* (L.) Stearn., associados a outros gêneros, como *Spartina*, *Acrostichum* e *Talipariti* (antigo *Hibiscus*) (SILVA et al., 2005; BOVINI, 2010).

Por ser um ambiente de transição, o manguezal é um elo de ligação ecológica entre o continente e o oceano, com espécies submetidas a variações da salinidade diariamente (SCHAEFFER-NOVELLI, 1991). Sua estrutura funciona como barreira ecológica a agentes estressantes, como energia de ondas, tempestades tropicais, poluentes e erosão (ALONGI, 2014; BARBIER, 2016). Desempenha um papel de exportador de matéria orgânica para o estuário, contribuindo com a produção primária e sendo a base da cadeia alimentar. Além de gerar condições favoráveis de alimentação, é local de abrigo e reprodução de muitas espécies marinhas, sendo assim conhecido como “berçário natural” (TOMLINSON, 1986). É fonte de subsistência para comunidades tradicionais, mantendo os comércios de frutos do mar locais e nacionais (DUKE et al., 2014; SCHAEFFER-NOVELLI & COELHO JUNIOR, 2018; SOUZA et al., 2018).

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

mais interiores do manguezal, após as florestas de franja, onde a renovação das águas ocorre muito mais lentamente do que região frontal (franja), sendo o movimento das águas estacional difícil de ser detectado (CINTRON & SCHAEFFER-NOVELLI, 1983).

O ecossistema de manguezal é altamente dinâmico e regido por fenômenos ambientais que influenciam fortemente o balanço de carbono e o crescimento das espécies vegetais (BARR et al., 2009). As marés estão entre os fenômenos que regem esse ecossistema e são responsáveis pela entrada de águas salinas que ocasionam a exposição das florestas de mangue a diferentes gradientes salinos (CORREIA & SOVIERZOSKI, 2005). De acordo com Takemura et al. (2000) a concentração de sal pode variar desde água doce até condições hipersalinas. Em geral, observa-se um gradiente variável de salinidade, no qual a concentração de sal é maior próximo ao mar e diminui com a intrusão a montante (SOUZA et al., 2018). Assim, a salinidade se caracteriza o principal estressor abiótico ao qual o mangue está sujeito, atuando como regulador do desenvolvimento e da produtividade das florestas de mangue (MEDINA et al., 1990; SOBRADO & BALL, 1999).

As respostas aos gradientes de salinidade variam amplamente entre as espécies de mangue e podem afetar suas distribuições e abundâncias (BALL, 1988; KRAUSS et al., 2008). A depender da concentração, a salinidade pode alterar o fluxo de energia pelas biomembranas (RANGANI et al., 2016), a concentração de clorofila (AGHALEH et al., 2009) e os atributos foliares (COSTA et al., 2003), levando a produtividade primária líquida ao declínio e comprometendo o crescimento e sobrevivência das espécies (BALL, 1996; BALL et al., 1997). Em contrapartida, espécies de mangue apresentam mecanismos fisiológicos que garantem a tolerância ao sal, como a exclusão de sal por ultrafiltração das raízes, excreção por glândulas específicas e senescência da folha para remover o excesso de sal armazenado (TOMLINSON, 1986).

A fluorescência da clorofila *a* é um indicador sensível de conversão de energia fotossintética que possibilita avaliar a absorção e o aproveitamento da energia luminosa pelo fotossistema II (FSII) e, conseqüentemente, a eficiência fotossintética (SCHREIBER et al., 1995). Com o aumento da salinidade, as espécies mais tolerantes tendem a aumentar sua eficiência fotoquímica, dado à uma maior assimilação de CO₂ (NAIDOO et al., 2002). Além disso, o excesso de sal pode reduzir a concentração de clorofila, que está diretamente correlacionada com o desempenho fotossintético (SOBRADO, 1999; NAIDOO et al., 2002).

As características foliares, também chamada atributos foliares, como MFA (massa foliar por área) e SUC (suculência), são amplamente utilizadas para demonstrar o desempenho ecofisiológico das espécies (GARNIER et al., 2001; WRIGHT et al., 2002), e estão relacionadas aos processos ecossistêmicos por influenciar os fluxos de carbono, nutrientes e estoques de biomassa (REICH et al., 1992; WRIGHT et al., 2002). Plantas com alta MFA apresentam maior longevidade foliar, e permite à espécie fixar mais carbono (WRIGHT et al., 2002). Portanto, o investimento em estrutura foliar está associado a taxa fotossintética, ou seja, quanto mais a planta investe na folha, maior o investimento na fotossíntese.

As espécies *Rhizophora mangle* L. e *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn., predominantes na costa brasileira, crescem em ambientes com ampla salinidade, desde a água doce até a salinidade da água do mar (SUÁREZ, 2003; SOBRADO, 2005). A primeira espécie de mangue cresce em zonas costeiras salinas de regiões tropicais e subtropicais do Atlântico, apesar de se desenvolver bem em água doce (TOMLINSON, 1986; HAO et al., 2009). *L. racemosa* ocupa a zona média e alta entre marés das florestas de mangue, desenvolve-se em salinidades contrastantes, desde água doce até níveis acima da água do mar (35 de salinidade) (SOBRADO, 2004, 2005; SUÁREZ, 2003). No entanto, apresentam respostas ecofisiológicas distintas em relação à salinidade. *R. mangle* elimina o excesso de sal por mecanismo de ultrafiltração, que ocorre nas membranas das células da raiz (SCHOLANDER, 1962) e a espécie *L. racemosa*, considerada uma excretora de sal, regula os níveis interfoliares de sal secretando o excesso através de estrutura análoga às glândulas foliares (TOMLINSON, 1986).

De acordo com Sobrado (2004) *L. racemosa* é considerada mais tolerante a alta salinidade, uma vez que a espécie apresenta aumento na concentração de clorofila *a* e *b*, na eficiência fotossintética, com maior aquisição de carbono e biomassa, além de ampliação da espessura e conteúdo de água na folha, de maneira a garantir o crescimento e sobrevivência da planta quando comparada a *R. mangle* (NAIDOO et al., 2002; SOBRADO, 2005; PARIDA & JHA, 2010).

Diante do exposto, o estudo dos mecanismos morfofisiológicos das espécies de mangue é imprescindível para compreender a capacidade que estas têm de crescer e se desenvolver, em resposta às variantes ambientais, possibilitando assim uma melhor estabilidade no ambiente. Para isso, são utilizadas técnicas não destrutivas, rápidas e confiáveis, como a fluorescência da clorofila *a* e a quantificação do teor de pigmentos fotossintéticos, para monitorar o desempenho fotossintético, que determina o crescimento e sobrevivência das espécies de mangue. Estas

podem ser consideradas em programas de manejo e restauração de florestas de mangue. E se faz necessário também devido ao interesse socioeconômico e à obrigatoriedade de utilização sustentável do ecossistema Manguezal, conforme a Lei Federal nº 12.651/2012 – Código Florestal Brasileiro vigente (BRASIL, 2012).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Avaliar a eficiência fotossintética de *Rhizophora mangle* L. e *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. em salinidades contrastantes.

2.2 Objetivos Específicos

Avaliar a variação de atributos foliares como: massa foliar por área (MFA) e suculência (SUC) em plantas de *R. mangle* e *L. racemosa*.

Avaliar o índice de pigmentos fotossintéticos em plantas de *R. mangle* e *L. racemosa*.

Avaliar parâmetros da fluorescência da clorofila *a* em plantas de *R. mangle* e *L. racemosa*.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado em Conceição da Barra (18°35'31'' S; 39°44'04'' W), Norte do Espírito Santo, em duas florestas de franja no manguezal do Rio São Mateus localizados no estuário inferior e superior (Figura 1). Pontal do Sul localiza-se a 2,8 km da foz do rio, e apresenta maior salinidade (AS- alta salinidade). Barreiras está situada 7,5 km à montante da foz e possui menor salinidade (BS- baixa salinidade). Ambos os sítios estão situados em áreas com condição de inundação similar (LOPES et al., 2019). Neste estudo, a salinidade foi a variável analisada.

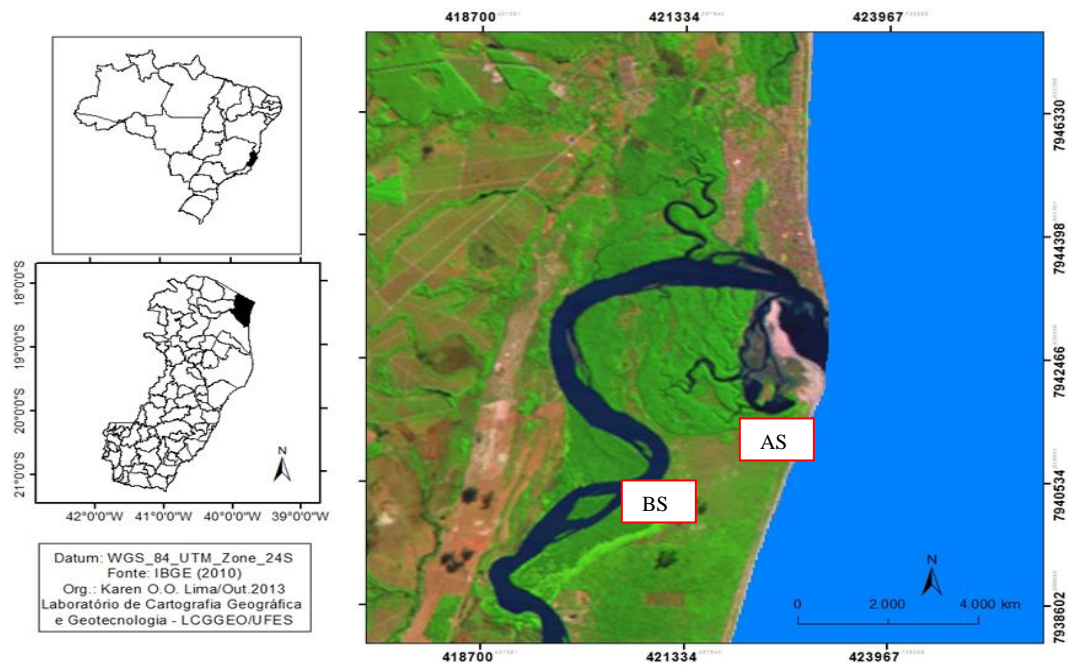


Figura 1. Localização geográfica do município de Conceição da Barra e do Manguezal situado no estuário do rio São Mateus com as áreas de estudo denominadas AS – Pontal do Sul e BS – Barreiras. Fonte: GEMA.

Quanto à estrutura vegetal do mangue, além das espécies estudadas (*R. mangle* e *L. racemosa*) há ocorrência de duas outras espécies: *Avicennia germinans* (em BS) e *Avicennia schaueriana* (em AS). Em BS, há dominância de *L. racemosa* em relação a *R. mangle*. Em oposição, no sítio de maior salinidade, *R. mangle* mostra-se dominante (LOPES, 2014).

3.2 Amostragem

Foram coletadas duas amostras de cinco indivíduos jovens (com aproximadamente 1 metro de altura) de *R. mangle* e *L. racemosa* em cada sítio. As coletas foram realizadas no mês de outubro de 2019. A precipitação mensal foi de 188,2 mm, de acordo com o Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). No entanto, apesar do mês ser considerado chuvoso, está refletindo os meses de período seco.



Figura 2. Folhas das espécies de mangue do presente estudo. A- Mangue-branco (*Laguncularia racemosa*) e B- mangue-vermelho (*Rhizophora mangle*). Fonte: Google Images.

3.3 Salinidade Intersticial

Para cada sítio, foram feitos três perfurações no sedimento de aproximadamente 30 cm de profundidade e inseridos canos de cloreto de polivinila (PVC). Os canos com 50 cm de comprimento e 5 cm de diâmetro foram perfurados em toda sua volta, cerca de 20 cm da base, sendo o fundo vedado com tampa de PVC. A porção superior foi fechada com tampa de PVC para evitar a entrada de água da chuva. O registro da salinidade foi feito com a água armazenada no interior do cano, em um medidor portátil modelo HQ40D (HACH Company).



Figura 3. Cano de PVC utilizado para coleta de água e registro da salinidade. Fonte: Própria.

3.4 Avaliações Fisiológicas

3.4.1 Atributos foliares

Com o auxílio de um cortador de metal foram retirados três discos foliares de $1,10 \text{ cm}^2$ (A), de cinco plantas. Os discos foram hidratados em água destilada por um período de 24 horas. Após a hidratação, a espessura (mm) foi medida com um paquímetro digital ($\pm 0,01 \text{ mm}$), e a massa saturada (MSt) com uma balança eletrônica digital (0,001g). Para obtenção da massa seca (MSc), os discos hidratados foram colocados em estufa de secagem na temperatura de 60°C , até se obter peso seco (constante). Os valores encontrados foram utilizados para determinar os atributos foliares especificados a seguir:

Suculência (SUC) e massa foliar por área (MFA):

SUC (g m^{-2}) foi calculada pela diferença entre a massa saturada e a massa seca dividida pela área dos discos utilizados (KLUGE & TING, 1978).

A MFA (g m^{-2}) foi estimada pela razão entre a MSc e A.



Figura 4. Medição da espessura (ESP) com paquímetro digital ($\pm 0,01 \text{ mm}$). Fonte: Própria.

3.4.2 Fluorescência transiente da clorofila *a*

A fluorescência da clorofila *a* foi medida no primeiro par de folhas totalmente expandida e previamente adaptada ao escuro por 30 minutos, utilizando-se um Handy-PEA (Hansatech, UK). Os registros foram obtidos entre 07:00h e 09:00h. A fluorescência transiente OJIP foi analisada conforme o teste JIP, com base na teoria de fluxo de energia em biomembranas (STRASSER & STRASSER, 1995).



Figura 5. Fluorômetro não modulado Handy-PEA (Hansatech, UK) utilizado para medição da fluorescência transiente da clorofila *a*. Fonte: Própria.

3.4.3 Fluorescência modulada da clorofila *a*

A fluorescência modulada da clorofila *a* foi medida no primeiro par de folhas totalmente expandida com um fluorômetro de amplitude de pulso modulado (Mini-Pam, Heinz Walz, Effeltrich, Alemanha) equipado com um porta-clipe de folha 2030-B padrão por 2 minutos. Os registros foram obtidos entre 07:00h e 09:00h.



Figura 6. Medição da fluorescência modulada da clorofila *a* com fluorômetro modulado Mini-Pam, Heinz Walz, Effeltrich, Alemanha. Fonte: Própria.

3.4.4 Pigmentos fotossintéticos

Os índices de clorofila *a*, *b* e total foram determinados por um medidor eletrônico de teor de clorofila (ClorofiLOG, FALKER).

3.5 Análise Estatística

Os valores de salinidade, atributos foliares, teor da clorofila, e os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foram analisados estatisticamente por Kruskal-Wallis ANOVA, para determinar diferenças entre áreas de alta (AS) e baixa (BS) salinidade, e as médias foram comparadas pelo teste Tukey a 5% de significância ($p < 0,05$). Análise de Componentes Principais separadas por espécie foi obtida para verificar diferenças entre salinidade, contemplando as áreas de maior (AS) e menor (BS) salinidade, sendo construída por meio de matriz de correlação dos dados (LEGENDRE & LEGENDRE, 1994). Para isto empregou-se o programa R (R CORE TEAM, 2018).

4. RESULTADOS

4.1 Salinidade

A salinidade diferiu estatisticamente ($p < 0,05$) entre os sítios alta salinidade (AS) e baixa salinidade (BS), apresentando valores médios de 29,7 ups e 16,2 ups, respectivamente. Este, confirma a diferença de salinidade desejada para o estudo em questão.

4.2 Atributos Foliare

Os valores de SUC e MFA apresentados na Tabela 1 foram diferentes significativamente em ambas as espécies estudadas. Entre os sítios, os atributos foram maiores para MFA e menores para SUC em BS, e em AS menor MFA e maior SUC. Para MFA, também houve diferença entre as espécies em AS, com maiores valores encontrados em *R. mangle*.

Tabela 1. Suculência (SUC) e massa foliar por área (MFA) de folhas de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa* em manguezais com diferentes concentrações de salinidade: BS (Baixa salinidade) e AS (Alta salinidade). Letras maiúsculas na horizontal indicam comparação ($p < 0,05$) da espécie entre áreas (AS x BS). Letras minúsculas na horizontal indicam comparações ($p < 0,05$) entre espécies (*Rhizophora mangle* x *Laguncularia racemosa*) em uma mesma área. Letras iguais não diferem entre si significativamente.

Atributos	<i>Rhizophora mangle</i>		<i>Laguncularia racemosa</i>	
	AS	BS	AS	BS
SUC (g/m ²)	341.5 ± 53 Aa	286.1 ± 25 Ba	379.3 ± 39 Aa	303.5 ± 57 Ba
MFA (g/m ²)	167.7 ± 25 Ba	194.9 ± 7.7 Aa	135.5 ± 14 Bb	196.7 ± 24 Aa

4.3 Pigmentos Fotossintéticos

O aumento da salinidade alterou significativamente os pigmentos fotossintéticos analisados (Tabela 2). Diferenças dentro da espécie foram encontradas apenas em *R. mangle* para clorofila *a*, *b* e total, onde os maiores valores foram registrados em BS. Na comparação entre espécies, houve diferença entre as plantas no sítio de alta salinidade, com menores valores em *R. mangle*.

Tabela 2. Índice de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total em folhas de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa* em manguezais com diferentes concentrações de salinidade: BS (Baixa salinidade) e AS (Alta salinidade). Letras maiúsculas na horizontal indicam comparação ($p < 0,05$) da espécie entre áreas (AS x BS). Letras minúsculas na horizontal indicam comparações ($p < 0,05$) entre espécies (*Rhizophora mangle* x *Laguncularia racemosa*) em uma mesma área. Letras iguais não diferem entre si significativamente.

Pigmentos	<i>Rhizophora mangle</i>		<i>Laguncularia racemosa</i>	
	AS	BS	AS	BS
Clorofila <i>a</i>	42,41 ± 2,287 Bb	45,41 ± 1,474 Aa	44,67 ± 1,145 Aa	45,52 ± 1,731 Aa
Clorofila <i>b</i>	15,92 ± 3,195 Bb	19,56 ± 2,893 Aa	19,71 ± 2,625 Aa	19,92 ± 2,775 Aa
Clorofila total	58,33 ± 5,371 Bb	64,97 ± 4,139 Aa	64,38 ± 3,695 Aa	65,44 ± 4,347 Aa

4.4 Fluorescência da Clorofila *a*

Para os parâmetros do teste JIP (Tabela 3), a resposta das espécies nos sítios de alto e baixo sal não diferiram. No entanto, na comparação entre espécies em AS, houve diferença para o número de centros de reação ativos por secção transversal (RC/CS₀) e índice de desempenho total (PI_{ABS}). *L. racemosa* obteve maiores valores em PI_{ABS} e *R. mangle* em RC/CS₀. Em BS foi observado diferença estatística para o rendimento quântico máximo do fotossistema II (ΦP₀), rendimento quântico máximo de dissipação não-fotoquímica (ΦD₀) e no PI_{ABS}. Os maiores valores de ΦD₀ foram registrados em *R. mangle* e os maiores de valores de ΦP₀ e PI_{ABS} em *L. racemosa*.

Tabela 3. Parâmetros do Teste-JIP relacionados ao rendimento quântico máximo do fotossistema II (ΦP₀); rendimento quântico máximo de dissipação não-fotoquímica (ΦD₀); número de centros de reação ativos por secção transversal (RC/CS₀) e índice de desempenho total (PI_{ABS}) de plantas de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa* em diferentes concentrações de salinidade: BS (Baixa salinidade) e AS (Alta salinidade). Letras maiúsculas na horizontal indicam comparação (p<0,05) da espécie entre áreas (AS x BS). Letras minúsculas na horizontal indicam comparações (p<0,05) entre espécies (*Rhizophora mangle* x *Laguncularia racemosa*) em uma mesma área. Letras iguais não diferem entre si significativamente.

Parâmetro	<i>Rhizophora mangle</i>		<i>Laguncularia racemosa</i>	
	AS	BS	AS	BS
RC/CS ₀	411,847 ± 44,609 Aa	378,704 ± 61,493 Aa	308,521 ± 72,188 Ab	335,665 ± 30,858 Aa
ΦD ₀	0,179 ± 0,008 Aa	0,201 ± 0,010 Aa	0,196 ± 0,024 Aa	0,183 ± 0,011 Ab
ΦP ₀	0,810 ± 0,008 Aa	0,799 ± 0,010 Ab	0,804 ± 0,024 Aa	0,817 ± 0,011 Aa
PI _{ABS}	31,502 ± 6,605 Ab	27,747 ± 6,579 Ab	45,121 ± 15,819 Aa	52,834 ± 17,154 Aa

A Tabela 4 mostra os resultados da fluorescência modulada a partir da comparação entre os sítios e entre as espécies em baixo e alto sal. Diferenças entre os sítios foram significativas para os parâmetros qP (*quenching* fotoquímico) em *R. mangle* e *L. racemosa*, e para ETR (taxa

relativa de transporte de elétrons) em *L. racemosa*, sendo maiores em BS. Houve diferença significativa entre as espécies em BS para NPQ (*quenching* não fotoquímico) e qP, maiores valores foram observados em *R. mangle* e *L. racemosa*, respectivamente.

Tabela 4. Parâmetros da fluorescência modulada da clorofila *a* relacionados com *quenching* não fotoquímico (NPQ); *quenching* fotoquímico (qP) e taxa relativa de transporte de elétrons (ETR) de plantas de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa* em diferentes concentrações de salinidade: BS (Baixa salinidade) e AS (Alta salinidade). Letras maiúsculas na horizontal indicam comparação ($p < 0,05$) da espécie entre áreas (AS x BS). Letras minúsculas na horizontal indicam comparações ($p < 0,05$) entre espécies (*Rhizophora mangle* x *Laguncularia racemosa*) em uma mesma área. Letras iguais não diferem entre si significativamente.

Parâmetro	<i>Rhizophora mangle</i>		<i>Laguncularia racemosa</i>	
	AS	BS	AS	BS
NPQ	1,608 ± 0,180 Aa	1,69 ± 0,266 Aa	1,348 ± 0,477 Aa	0,97 ± 0,432 Ab
qP	0,4964 ± 0,060 Ba	0,58275 ± 0,020 Ab	0,5574 ± 0,093 Ba	0,67025 ± 0,027 Aa
ETR	21,42 ± 2,308 Aa	24,95 ± 2,224 Aa	26,4 ± 7,007 Ba	32,975 ± 4,219 Aa

4.5 Análise dos Componentes Principais (PCA)

Os dois primeiros componentes principais (PCs) explicaram 80,72% da variância total, com PC1 e PC2 respondendo por 55,21% e 25,52%, respectivamente (Tabela 5).

O resultado da PCA (Figura 7) destaca três grupos formados por *L. racemosa* em baixa salinidade e *R. mangle* em ambos os sítios. O rendimento quântico máximo de dissipação não-fotoquímica (ΦD_0) está associado com o *quenching* não fotoquímico (NPQ) em plantas de *R. mangle* crescendo em menor salinidade, por outro lado em plantas de *L. racemosa* o rendimento quântico máximo do fotossistema II (ΦP_0) está associado com o índice de desempenho total (PI_{ABS}), taxa relativa de transporte de elétrons (ETR) e *quenching* fotoquímico (qP). No sítio de maior salinidade destaca-se atributo foliar SUC associado ao número de centros de reação por secção transversal (RC/CS_0) em *R. mangle*. Além disso, uma correlação negativa foi observada entre *R. mangle* em alta salinidade e os pigmentos fotossintéticos.

Tabela 5. Desvio padrão, proporção de variação e proporção cumulativa em relação aos dois componentes principais (PC1 e PC2) para as variáveis analisadas em plantas de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa* sob diferentes concentrações de salinidade: BS (Baixa salinidade) e AS (Alta salinidade).

Componentes principais	PC1	PC2
Desvio Padrão	2.5738	1.7499
Proporção de Variação	0.5521	0.2552
Proporção Cumulativa	0.5521	0.8072

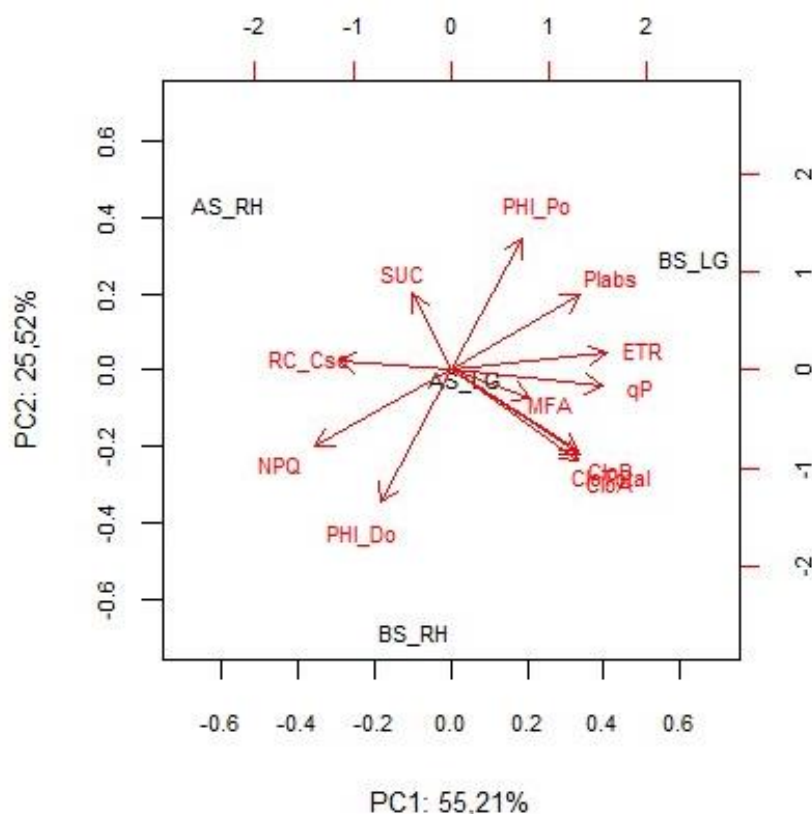


Figura 7. Distribuição das variáveis analisadas de acordo com a Análise de Componentes Principais (PCA) em plantas de *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa* sob diferentes concentrações de salinidade: BS (Baixa salinidade) e AS (Alta salinidade).

5. DISCUSSÃO

As variações dos atributos foliares mostram diferentes estratégias das plantas para utilizar dos recursos, proporcionando eficiências de crescimento diferenciadas em diferentes condições ambientais (LEÃO, 2010). MFA reflete o investimento da folha com base principalmente em carbono (EAMUS et al., 1999). Logo, altos valores de MFA são um indicativo de uma maior proporção deste por área da folha. Contudo, a limitação do ganho de carbono em ambientes de alta salinidade se associa com uma maior tolerância de *L. racemosa*, onde, segundo Ball (1988), quanto maior a faixa de tolerância da espécie em relação às

flutuações de salinidade, menor é sua taxa de crescimento sobre condições ideais, o que resulta em uma menor massa foliar (BALL, 1986; 1988). No entanto, a variação da salinidade não foi suficientemente alta para alterar a taxa de crescimento e processos fotossintéticos.

O aumento de SUC conforme a elevação da salinidade em ambas as espécies é justificado pelo aumento da absorção de água, que tem como consequência a turgescência celular (JENNINGS, 1976; SUÁREZ & SOBRADO, 2000). Dessa maneira, promove a diluição do sal e reduz sua concentração intracelular, auxiliando na tolerância a salinidade. Os resultados corroboram com o estudo de Sobrado (1999), que observou a mesma tendência, em plantas de *Avicennia germinans*.

O resultado obtido através da medição do teor de clorofila infere a redução na síntese e aumento da *lise* dos pigmentos fotossintéticos em função da maior salinidade (ASHRAF, 2003). Apesar da redução de pigmentos indicarem, no geral, um declínio do desempenho fotossintético das plantas (SOBRADO, 1999; LOPES, 2014), o presente estudo demonstra que o tensor não foi suficiente para afetar PI_{ABS} . Possivelmente, devido as plantas estarem localizadas dentro do seu ótimo salino, ou seja, a salinidade não foi suficientemente alta para alterar os processos fotoquímicos. Entretanto, o menor teor de clorofila em *R. mangle* coincide com seu menor PI_{ABS} , quando comparado com *L. racemosa* em AS.

Lopes et al. (2019) relataram menor índice de desempenho para plantas de *R. mangle* no sítio de maior salinidade. Além disso, os mesmos autores observaram que apesar das plantas de *R. mangle* estarem crescendo em uma área de menor salinidade, a variação salina (baixa, intermediária e alta) ao longo das estações seca e chuvosa também acarretou estresse fotoquímico com relação ao transporte de elétrons no lado acceptor do FSII. A área do estudo correspondeu a mesma área denominada de BS no presente estudo.

Os resultados observados no presente estudo apontam que maior valor de RC/CS_0 em alta salinidade para *R. mangle* infere o desligamento dos centros de reação por secção transversal (BAKER & ROSENQVIST, 2004; BAKER, 2008). Comparação entre as espécies mostrou menor RC/CS_0 e maior clorofila *b* em *L. racemosa*, resultado corrobora com o estudo de Lopes (2014), que observou a mesma tendência e relacionou a diminuição de RC/CS_0 com o aumento de clorofila *b* em *L. racemosa*.

Em baixa salinidade, a relação inversamente proporcional de ΦP_0 e ΦD_0 entre as espécies indica que, devido à maior eficiência fotossintética, uma menor fração da energia luminosa foi dissipada na forma de calor (OLIVEIRA et al., 2018) como observado em plantas

de *L. racemosa*. Porém, apesar de não apresentar diferença significativa entre AS e BS, *L. racemosa* mostrou uma tendência na capacidade de ajustar o mecanismo de dissipação de energia, frente ao tensor, pois, ao contrário de *R. mangle*, *L. racemosa* aumentou esse parâmetro. Esse comportamento evidencia uma medida de proteção ao fotossistema, e não compromete o desempenho fotoquímico (LOPES, 2014).

Por outro lado, o aumento de NPQ em baixa salinidade é um indicativo que *R. mangle* também possui um eficiente mecanismo de dissipação de energia radiante na forma de calor, que pode envolver processos de ciclo das xantofilas, capazes de, através da ligação de prótons e zeaxantina com as proteínas do complexo antena, liberarem uma parte da energia absorvida na forma de calor, assim, evitando danos ao aparelho fotossintético (DEMMIG-ADAMS & ADAMS, 1996; NAIDOO et al., 2002; NETO et al., 2011), o que pode ser refletido pelo seu menor ΦP_0 . Resultados semelhantes foram vistos por Naidoo et al. (2002) que encontraram maiores valores de NPQ, em *Hibiscus tiliaceus* e *Avicennia marina*, atribuídos aos mesmos mecanismos e corroborados com os resultados de Björkman et al. (1988).

Em geral, ΦP_0 é utilizado como um indicativo de estresse. Porém, apesar de *R. mangle* possuir um menor valor médio de ΦP_0 igual a 0,799 em baixa salinidade, em relação a *L. racemosa* (0,817), a diferença não infere um estresse. Nesse estudo, a diferença inferior a 3% entre as espécies pode estar refletindo uma baixa sensibilidade do parâmetro (STIRBET & GOVINDJEE, 2011). Contudo, valores de ΦP_0 entre 0,75-0,85 inferem que ambas as espécies se mantiveram fotossinteticamente ativas perante o aumento de salinidade (HUNT, 2003; OLIVEIRA et al., 2006). Resultado que corrobora com o estudo de Falqueto et al. (2008), que considerou uma semelhança na capacidade de ambas as espécies de manter a eficiência fotoquímica em resposta a variação da salinidade.

Assim, o valor de PI_{ABS} foi considerado mais preciso, devido a abrangência paramétrica que descreve de maneira mais eficiente os processos que envolvem o desempenho total do FSII (STRASSER et al., 2010). Os maiores valores para *L. racemosa* em ambos os sítios indicam maior eficiência na captura e transporte de energia pelo FSII em relação a *R. mangle*.

O valor de qP quantifica a capacidade fotoquímica do FSII. A diminuição deste parâmetro corresponde à redução da fração de centros de reação abertos (KONRAD et al., 2005). Em BS, *L. racemosa* apresentou significativamente um maior número de centros de reação abertos em relação a *R. mangle* e manteve sua taxa de transporte de elétrons (ETR) e PI_{ABS} maiores. O aumento de qP indica uma rápida ativação das enzimas de carboxilação,

revelando que mais energia foi convertida nos processos primários das reações fotoquímicas (KRAUSE & WEIS, 1991). Esse comportamento pode ser devido a sua forma de excluir o sal a partir de estrutura análoga às glândulas de sal, caracterizadas segundo Tomlinson (1986) como: células com citoplasma denso, na base de uma profunda e irregular depressão epidermal, capazes de secretar o excesso de sal de maneira mais eficiente que *R. mangle*.

6. CONCLUSÃO

Os resultados obtidos neste estudo evidenciam que, sob salinidades abaixo de 30, o FSII de plantas jovens de *R. mangle* e *L. racemosa* mantém-se fotossinteticamente ativos. Uma maior tolerância foi observada em *L. racemosa*, refletida no seu índice de desempenho total do FSII, que pode ser inferido pelos seus mecanismos mais eficientes de extrusão de sal e dissipação energética. Apesar das diferentes respostas fotossintéticas, ambas as espécies se mostram resistentes à variação de salinidade.

Frente ao interesse econômico e social e à obrigatoriedade de utilização sustentável do ecossistema Manguezal, este estudo se faz necessário a nível comparativo em pesquisas que envolvam o impacto antrópico sobre esse ecossistema.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGHALEH, M. et al. Salt stress effects on growth, pigments, proteins and lipid peroxidation in *Salicornia persica* and *S. europaea*. **Biologia plantarum**, v. 53, n. 2, p. 243-248, 2009.

ALONGI, D. M. Carbon cycling and storage in mangrove forests. **Annu. Rev. Mar. Sci.**, v. 6, p. 195–219, 2014.

ASHRAF, M. Relationships between leaf gas exchange characteristics and growth of differently adapted populations of Blue panicgrass (*Panicum antidotale* Retz.) under salinity or waterlogging. **Plant Science**, v. 165, p. 69-75, 2003.

BALL, M. C. Ecophysiology of mangroves. **Trees**, v. 2, p. 129-142, 1988.

BALL, M. C. Comparative Ecophysiology of Mangrove Forest and Tropical Lowland Moist Rainforest. In: MULKEY, S. S.; CHAZDON, R. L. & SMITH, A. P. (org.). **Tropical forest plant ecophysiology**. Boston: Springer, 1996. p.461-496.

- BALL, M. C. et al. Growth and water use of the mangroves *Rhizophora apiculata* and *R. stylosa* in response to salinity and humidity under ambient and elevated concentrations of atmospheric CO₂. **Plant, Cell and Environment**, v. 20, p. 1158-1166, 1997.
- BAKER, N. R. & ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 403, p. 1607-1621, 2004.
- BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 89-113, 2008.
- BARBIER, E. B. The protective service of mangrove ecosystems: A review of valuation methods. **Mar Pollut Bull**, v. 09, p. 676–681, 2016.
- BARR, J. G. et al. Physiological responses of red mangroves to the climate in the Florida Everglades. **Journal of Geophysical Research**, v. 114, p. 1-13, 2009.
- BJÖRKMAN, O. et al. Mangrove photosynthesis: responses to high irradiance stress. **Aust J Plant Physiol.**, v. 15, p. 43–61, 1988.
- BRASIL. Lei Federal nº 12.651, de 25 de maio de 2012: Código Florestal. Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa e dá outras providências. Brasília, 25 mai. 2012. Disponível em: <http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2011-2014/2012/lei/112651.htm>. Acesso em 15 jun. 2022.
- BOVINI, M. G. A new combination in the genus *Talipariti* (Malvaceae). **Rodriguésia**, v. 61, p. 19-21, 2010.
- CINTRON, G. & SCHAEFFER-NOVELLI, Y. **Introduccion a la ecologia del manglar**. Oficina Regional de Ciencia y tecnologia de la UNESCO Para América Latina y el Caribe - ROSTLAC. Montevideo. 109 p. 1983.
- CORREIA, M. D. & SOVIERZOSKI, H. H. **Ecosistemas marinhos: recifes, praias e manguezais**. Maceió: Edufal, 2005.
- COSTA, P. H. A. et al. Crescimento e níveis de solutos orgânicos e inorgânicos em cultivares de *Vigna unguiculata* submetidos à salinidade. **Revista Brasil. Bot.**, v. 26, n.3, p. 289-297, 2003.

- DEMMIG-ADAMS, B., & ADAMS III, W. W. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. **Trends in Plant science**, v. 1, n. 1, p. 21-26, 1996.
- DUKE, N. et al. **The importance of mangroves to people: A call to action**. Cambridge: United Nations Environment Programme World Conservation Monitoring Centre (UNEP-WCMC), 2014.
- EAMUS, D. et al. A cost-benefit analysis of leaves of eight Australian savanna tree species of differing leaf life-span. **Photosynthetica**, v.36, n.4, p.575-586, 1999.
- FALQUETO, A. R. et al. Photosynthetic performance of mangroves *Rhizophora mangle* and *Laguncularia racemosa* under field conditions. **Revista Árvore**, v. 32, n. 3, p. 577-582, 2008.
- GARNIER, E. et al. Consistency of species ordenação based on functional leaf traits. **New Phytologist** v. 152, p. 69-83, 2001.
- HAO, G. et al. Hydraulic redistribution in dwarf *Rhizophora mangle* trees driven by interstitial soil water salinity gradients: impacts on hydraulic architecture and gas exchange. **Tree Physiology**, v. 29, p. 697 – 705, 2009.
- HUNT, S. Measurements of photosynthesis and respiration in plants. **Physiologia Plantarum**, v. 117, p. 314-325, 2003.
- JENNINGS, B. D. The effects of sodium chloride on higher plants. **Biological reviews**, v. 51, n. 4, p. 453-486, 1976.
- KLUGE, M. & TING, I. P. **Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation**. Berlin: Springer-Verlag, 1978.
- KONRAD, M. L. F. et al. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em seis cultivares de cafeeiro sob estresse de alumínio. **Bragantia**, v. 64, n. 3, p. 339-347, 2005.
- KRAUSE, G. H. & WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, v. 42, p. 313-349, 1991.
- KRAUSS, K. W. et al. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. **Aquatic Botany**, v.89, p.105–127, 2008.
- LEÃO, T. Variação de atributos foliares entre diferentes estágios de regeneração da floresta na Caatinga. In: LEAL, I. R.; ALMEIDA, W. R. & AGUIAR, A. V. (orgs.). **Ecologia da Caatinga: curso de campo 2009**. Recife : Ed. Universitária da UFPE, 2010. p. 314-324.

- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. **Numerical ecology**. Elsevier, Amsterdam, 1994.
- LOPES, D. M. S. **Relação da estrutura e fotossíntese em espécies de mangue no rio São Mateus**. 2014. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Tropical) – Universidade Federal do Espírito Santo, São Mateus.
- LOPES, D. M. S. et al. Salinity variation effects on photosynthetic responses of the mangrove species *Rhizophora mangle* L. growing in natural habitats. **Photosynthetica**, v. 57, n. 4, p. 1142-1155, 2019.
- MEDINA, E. et al. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content and drought resistance in tropical rain forests of the upper Rio Negro Region. **Biotropica**, v. 22, p. 51–64, 1990.
- NAIDOO, G et al. Changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of two mangroves and a mangrove associate in response to salinity in the natural environment. **Trees**, v.16, p.140-146, 2002.
- NETO, A. D. A et al. Fluorescência da clorofila como uma ferramenta possível para seleção de tolerância à salinidade em girassol. **Revista Ciência Agrônômica**, v. 42, n. 4, p. 893-897, 2011.
- OLIVEIRA, C. R. M. et al. Trocas gasosas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) e seringueiras (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) em diferentes sistemas de cultivo na região de Lavras, MG. **Revista Árvore**, v. 30, n. 2, p. 197-206, 2006.
- OLIVEIRA, W. J. et al. Fluorescência da clorofila como indicador de estresse salino em feijão caupi. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, v. 12, n. 3, p. 2592, 2018.
- PARIDA, A. K. & JHA, B. Salt tolerance mechanisms in mangroves: a review. **Trees**, v. 24, p. 199-217, 2010.
- R CORE TEAM. **R: A Language and an Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>. 2018. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: Maio. 2022.
- RANGANI, J. et al. Coordinated changes in antioxidative enzymes protect the photosynthetic machinery from salinity induced oxidative damage and confer salt tolerance in an extreme halophyte *Salvadora persica* L. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 50, 2016.

- REICH, P. B. et al. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological Monographs**, v. 62, n. 3, p. 365-392, 1992.
- ROSSI, M. & MATTOS, I. F. A. Solos de mangue do estado de São Paulo: caracterização química e física. **Revista do Departamento de Geografia**, v. 15, p. 101-113, 2002.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y. Manguezais brasileiros. Professorial thesis. Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, 1991. p. 42.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y. et al. Brazilian mangroves. **Aquatic Ecosystem Health and Management**, v. 3, p. 561-570, 2000.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y. & COELHO-JUNIOR, C. Atlas dos manguezais do Brasil. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), 2018. p. 39.
- SCHREIBER, U. et al. Chlorophyll Fluorescence as a Nonintrusive Indicator for Rapid Assessment of In Vivo Photosynthesis. In: _____. **Ecophysiology of photosynthesis**. Berlin: Springer-Verlag, 1995. p. 49-70.
- SCHOLANDER, P. F. How mangrove desalinated water. **Physiol. Plant**, v. 21, p. 251-261, 1968.
- SILVA, M. A. B. et al. Características estruturais de bosques de mangue do estuário do rio São Mateus, ES, Brasil. **Acta bot. bras.**, v. 19, n. 3, p. 465-471, 2005.
- SOARES, M. L. G. et al. Photosynthetic capacity and intrinsic water-use efficiency of *Rhizophora mangle* at its southernmost western Atlantic range. **Photosynthetica**, v. 53, 2015.
- SOBRADO, M. A. Leaf photosynthesis of the mangrove *Avicennia germinans* as affected by NaCl. **Photosynthetica**, v. 36, n. 4, p. 547-555, 1999.
- SOBRADO, M. A. Influence of external salinity on the osmolality of xylem sap, leaf tissue and leaf gland secretion of the mangrove *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. **Trees**, v.18, p. 422-427, 2004.
- SOBRADO, M. A. Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as affected by salinity. **Photosynthetica**, v. 43, p. 217-221, 2005.
- SOBRADO, M. A. & BALL, M. C. Light use in relation to carbon gain in the mangrove, *Avicennia marina*, under hypersaline conditions. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 26, p. 245– 251, 1999.

- SOUZA, C. A. et al. Biodiversidade e conservação dos manguezais: importância bioecológica e econômica. *In*: PINHEIRO, M. A. A. & TALAMONI, A. C. B. (org.). **Educação Ambiental sobre Manguezais**. São Vicente: Unesp, 2018. p. 16-56.
- STIRBET, A. & GOVINDJEE. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll *a* fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 104, p. 236-257, 2011.
- STRASSER, B. J. & STRASSER, R. J. Measuring fast fluorescent transients to address environmental questions: the JIP-test. *In*: MATHIS, P. (Ed.). **Photosynthesis: From Light to Biosphere**. Kluwer Academic Publishers, 1995. p. 977-980.
- STRASSER, R. J. et al. Simultaneous *in vivo* recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1797, p. 1313-1326, 2010.
- SUÁREZ, N. Leaf longevity, construction, and maintenance costs of three mangrove species under field conditions. **Photosynthetica**, v. 41, p. 373-381, 2003.
- SUÁREZ, N. & SOBRADO, M. A. Adjustments in leaf water relations of mangrove (*Avicennia germinans*) seedlings grown in a salinity gradient. **Tree Physiology**, v. 20, p. 277-282, 2000.
- TAKEMURA, T. et al. Physiological and biochemical responses to salt stress in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza*. **Aquatic Botany**, v. 68, p. 15–28, 2000.
- TOMLINSON, P. B. **The botany of mangroves**. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. p. 419.
- VALE, C. C. & FERREIRA, R. D. Os manguezais do litoral do Estado do Espírito Santo. *In*: SIMPÓSIO DE ECOSSISTEMAS DA COSTA BRASILEIRA, 1998, São Paulo. **Anais**. São Paulo: ACIESP, 1998. p. 88-94.
- WRIGHT, I. J. et al. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor has different consequences for leaf life span. **Journal of Ecology**, v. 90, p. 534-543, 2002.