



## **ESTRUTURA E FUNÇÃO DOS MANGUEZAIS: REVISÃO CONCEITUAL**

---

Tatiane Matuchack Joseph Lima<sup>1</sup> & Mônica Maria Pereira Tognella<sup>2</sup>

1. Mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Ambiental da Universidade Federal do Espírito Santo, Rodovia ES 010, Km 16, 565, Santa Cruz, Aracruz, Espírito Santo
2. Pesquisadora doutora Universidade Federal do Espírito Santo, CEUNES/DCAB, Rod. BR -101 Norte, Km 60, Campus de São Mateus, ES  
([monica.tognella@gmail.com](mailto:monica.tognella@gmail.com))

**Recebido em: 06/10/2012 – Aprovado em: 15/11/2012 – Publicado em: 30/11/2012**

---

### **RESUMO**

Na literatura mundial há inúmeras controvérsias a respeito do entendimento ecológico dos manguezais na avaliação de sua estrutura e funcionamento quando avaliados sob o ponto de vista da ecologia terrestre. Foram avaliadas 100 publicações relacionadas ao entendimento dos dados de estrutura e das funções dos manguezais uma vez que se entende que a ecologia deste ecossistema deve ser interpretada sob uma perspectiva distinta daquela empregada pela ecologia de florestas continentais. Somente após a década de 80, quando os estudos integrados de ecologia de manguezal foram ampliados para outras regiões que não a região caribenha, foi possível distinguir que o manguezal possui seu funcionamento fortemente associado aos fatores abióticos e que estes juntamente com as interações bióticas atuam sobre a estrutura, tornando-a singular. A análise mostra que no Brasil existem poucos estudos de ecologia de manguezal realizados de forma integrada, comprometendo de certa forma o entendimento da estrutura e do funcionamento deste ecossistema ao longo do litoral brasileiro.

**PALAVRAS-CHAVE:** Geomorfologia, biomassa, conectividade, sucessão, zonação

### **STRUCTURE AND FUNCTION IN MANGROVE ECOSYSTEM: A REVIEW**

#### **ABSTRACT**

There are a lot of controversial hypotheses when we are talking about knowledge in ecology of mangroves. Most of them were interpreted from the point of view of terrestrial ecology and it was difficult to understanding its structure and function. We evaluated 100 publications related to the thoughtful of data structure and functions of mangroves that once we recognize that ecology of this ecosystem must be evaluated from a perspective different from that employed by continental forest ecology. Only after the 80's, when the integrated study of ecology of mangroves have been expanded to regions other than the Caribbean region, it was possible to distinguish the mangrove has its operation strongly associated with abiotic factors and the biotic interactions, both of them act on the structure, making it unique. We found that in Brazil there are few studies of mangrove ecology conducted in an integrated manner,

somewhat compromising the understanding of the structure and functioning of ecosystems along the Brazilian coast.

**KEYWORDS:** Geomorphology, biomass, connectivity, succession, zonation

## INTRODUÇÃO

Os manguezais são ambientes que fazem parte do Bioma Costeiro por suas características peculiares, tornando-se um ecótono entre o ambiente marinho e o ambiente terrestre. ALONGI (2009) ao discutir a classificação do manguezal como um sistema de transição entre duas grandes ecoregiões reforça a utilização do termo porque o manguezal apresenta uma série de comportamentos ecológicos que são bastante próprios.

Essa característica do manguezal o torna único, dificultando o entendimento de sua estrutura e do seu funcionamento, bem como, os limites da influência dessas funções nos ambientes adjacentes. Uma vez que este conhecimento é importante para as questões de gerenciamento costeiro e que os manguezais no mundo todo são alvo de inúmeras ações de manejo que comprometem seu funcionamento, vamos abordar diversos conceitos ecológicos que são aplicados a este ambiente e que se comportam de forma distinta dependendo do tipo de estrutura da floresta de manguezal no Brasil.

### *Por que estudar os manguezais?*

Os manguezais, compostos pelas únicas halófitas lenhosas que habitam a região entre a terra e o mar. Estes ambientes têm sido utilizados tradicionalmente como fonte de alimento, combustível, madeira e medicamentos (ALONGI, 2002), sendo importantes para a manutenção de comunidades cujas economias se baseiam no uso destes recursos (HAMILTON & SNEDAKER, 1984).

Os manguezais absorvem a energia das ondas (WOLANSKI, 2007) pela fricção do fluxo de água na vegetação que atua como um obstáculo ao movimento hídrico e reduzem os danos causados por ventos (HAMILTON & SNEDAKER, 1984). Funcionam como quebra-mares contra as intempéries oceânicas, protegendo as linhas de costa e as margens dos estuários contra erosão, e, da mesma forma, as regiões ribeirinhas das enchentes (LACERDA, 1984). As áreas úmidas previnem as enchentes interceptando os picos de escoamento superficial e armazenando esta água proveniente de tempestades, assim evitam um rápido fluxo de água, liberando água paulatinamente (MITSCH & GOSSELINK, 2007).

Troncos e raízes, incluindo pneumatóforos geram fricção, o que causa a diminuição do fluxo de água, resultando na deposição de sedimento. Através do processo de “aprisionamento” de sedimentos e matéria orgânica particulada, a qualidade da água em habitats adjacentes, como pradarias e recifes de corais, é melhorada (LOVELOCK & ELLISON, 2007).

Os manguezais são habitats atrativos para os peixes juvenis devido à disponibilidade de abrigo oferecida pela estrutura de raízes. Desta maneira, a destruição dos manguezais levará a diminuição da densidade e da riqueza de juvenis (NAGELKERKEN & FAUNCE, 2008), comprometendo a indústria pesqueira. Os manguezais também são uma fonte de alimento para peixes dependentes de ambientes estuarinos (TWILLEY, 1998), sendo que a matéria orgânica produzida nestes ambientes está incluída na cadeia alimentar costeira (CINTRON & SCHAEFFER-NOVELLI, 1983).

Um dos principais serviços oferecidos pelos manguezais é a retenção de

carbono e nutrientes na biomassa acima e no próprio sedimento, sendo que o conteúdo de carbono dos sedimentos dos manguezais excede o da maioria dos solos terrestres (LOVELOCK & ELLISON, 2007). Como os manguezais fixam e estocam significativas quantidades de carbono, a perda destes ecossistemas pode representar um impacto considerável no balanço global de carbono (ALONGI, 2002).

Como é um recurso vivo, os manguezais são renováveis e possuem capacidade de auto manutenção. Assim, oferecem os serviços ambientais referidos a nenhum custo e, além disso, quando sofrem danos, se auto-regeneram também a nenhum custo. Por outro lado, a resiliência do ambiente irá depender da intensidade e do dano causado (TWILLEY, 1999). Entretanto, o manguezal é um recurso renovável apenas quando seus processos ecológicos internos são mantidos (HAMILTON & SNEDAKER, 1984).

Os processos ecológicos, como: produtividade, decomposição e ciclagem de nutrientes, responsáveis pela manutenção e renovação do ecossistema manguezal, são fortemente regulados por fatores externos que governam a disponibilidade de água doce e salgada, o aporte de nutrientes e a estabilidade do substrato. A modificação em um ou mais destes três processos críticos prejudicará ou eliminará a capacidade de renovação do recurso (HAMILTON & SNEDAKER, 1984).

Desta maneira, a redução da área e da saúde de ecossistemas de manguezal aumentará a ameaça à segurança humana e ao desenvolvimento costeiro pelos processos erosivos, enchentes, ondas e tsunamis. A perda de manguezais também reduzirá a qualidade da água costeira, a biodiversidade, eliminará áreas berçário para peixes e crustáceos, e conseqüentemente, afetará os habitats costeiros adjacentes e eliminarão os recursos dos manguezais utilizados por comunidades costeiras (GILMAN *et al.*, 2008). Devido aos referidos serviços ambientais dos manguezais, a comunidade científica tem se esforçado para entender os aspectos estruturais e funcionais destes ecossistemas, que fornecerão subsídios para o manejo sustentável (LINARES *et al.*, 2007).

Avaliar a extensão, tanto espacial quanto de quantidade e qualidade, desses serviços ambientais bem como determinar seu valor econômico e ecológico tem sido a grande dificuldade da academia, entretanto, essa abordagem deve ser reforçada uma vez que irá assegurar a conservação deste ambiente costeiro.

### *Estrutura de manguezais*

Estudos de estrutura no nível ecossistêmico focam na distribuição e abundância dos principais componentes do ecossistema, e estudos funcionais procuram entender como estes componentes são mantidos pelos fluxos de energia e matéria (LUGO & SNEDAKER, 1974). Conforme SMITH (1992), estudos de estrutura florestal incluem medidas da composição de espécies, diversidade, altura, diâmetro, área basal, densidade, distribuição espacial e por faixa etária das espécies. Por outro lado, determinar a idade de um bosque é uma avaliação extremamente difícil sendo impossível em determinadas situações, uma vez que não há um crescimento padronizado das árvores e que o ambiente é sujeito a diferentes tensores que atuam em intensidade e regularidade distinta em cada bosque que compõe a floresta de manguezal.

Segundo ODUM (1994) assinatura energética é o conjunto de energias que atuam sobre um sistema. Cada sistema se desenvolve para utilizar ao máximo as energias disponíveis, considerando as flutuações e periodicidades características destas (CINTRON & SCHAEFFER-NOVELLI, 1983), sendo que a estrutura presente durante a maturidade representa a utilização máxima possível das energias

disponíveis. Além disso, regiões com assinaturas energéticas similares e mesma composição de espécies tendem a desenvolver complexidade estrutural semelhante (SCHAEFFER-NOVELLI *et al.*, 1990).

A estrutura e a função do ecossistema manguezal refletem a sua assinatura energética. Em uma escala regional, a classificação baseada na geomorfologia costeira proposta por THOM (1982) corresponde ao uso da assinatura energética para descrever a estrutura e a função do manguezal, uma vez que a geomorfologia reflete a assinatura energética (TWILLEY, 1995).

A série I de THOM (1982) ocorre em costas de baixa amplitude de marés, com elevada descarga fluvial, resultando na formação de deltas. A série II é dominada pela energia de marés, apresentando como característica canais principais de rios na forma de funil, alimentados por numerosos canais de marés. Já a série III é caracterizada por uma alta energia de ondas e baixa descarga fluvial, resultando em ilhas barreira que delimitam lagoas alongadas. A série IV é uma combinação das séries I e II, sendo caracterizada por intensa descarga fluvial e energia de ondas. Já a série V corresponde a um vale de rio afogado por um aumento do nível do mar. Cada ambiente caracterizado por uma série irá apresentar desenvolvimento estrutural diferenciado, bem como, os processos de zonação de espécie será distinto. Além disso, devemos considerar nesta avaliação que dependendo da latitude em que este ambiente se encontra, a temperatura e a pluviosidade serão agentes de forte influência na composição das espécies e na sua zonação.

Em uma escala local, existem variações na topografia e hidrologia, o que influencia a estrutura e a função, resultando nos tipos ecológicos de LUGO & SNEDAKER (1974). Os tipos ecológicos são descritos abaixo no tópico *Florestas e hidrologia*. Uma indicação de que efeitos locais podem limitar o potencial de desenvolvimento florestal é o fato de que a biomassa do manguezal pode variar dramaticamente em qualquer latitude (TWILLEY, 1998).

SEMENIUK (1985) discute a respeito de uma escala intermediária entre a geomorfológica de THOM (1982) e a ecológica de LUGO & SNEDAKER (1974), denominada unidade geomorfológica/estatigráfica. Sendo seu princípio a divisão da geomorfologia da planície de maré em unidades menores de acordo com as diferentes características do substrato. O tipo de substrato determinaria a distribuição da flora e da fauna, pois as capacidades de recarga e armazenamento de água, retenção e estoque de nutrientes variam com o tipo de sedimento.

Segundo TWILLEY & RIVERA-MONROY (2005), a combinação de fatores globais (biogeografia e clima), regionais (geomorfologia e energias geofísicas) e locais (topografia) determinam três gradientes ambientais: reguladores (salinidade, pH, concentração de sulfetos), recursos (nutrientes, espaço, luz) e hidroperíodo (duração e frequência de inundação) de qualquer unidade de habitat. Estes gradientes ambientais em conjunto determinam, por sua vez, a estrutura e a função do ecossistema manguezal, que serão limitados de acordo com o nível de *stress* imposto pelos fatores globais, regionais e locais.

Alterações nos referidos gradientes levarão a mudanças na estrutura e função do manguezal, assim, estimativas quantitativas de como a estrutura e a função do ecossistema manguezal respondem aos gradientes ambientais são importantes para prever a resposta do ecossistema a alterações nos mesmos (TWILLEY & RIVERA-MONROY, 2005).

O desenvolvimento estrutural máximo dos manguezais tende a ocorrer próximo à linha do Equador onde há grandes amplitudes de maré, pluviosidade elevada e temperaturas altas e constantes. Já nos limites latitudinais, onde as temperaturas

são o dreno de energia e os bosques sofrem impactos periódicos de geadas, a altura das árvores pode ser inferior a dois metros (CINTRON & SCHAEFFER-NOVELLI, 1983).

Os manguezais mais diversos tendem a ocorrer nas regiões com maior pluviosidade, ocorrendo uma diminuição do número de espécies com o aumento da aridez (SEMENIUK, 1983). O crescimento das árvores nesse ambiente também reflete as condições climáticas. Por exemplo, KRAUSS *et al.* (2006) observaram uma relação positiva entre pluviosidade e taxa de crescimento. Segundo KRAUSS *et al.* (2008), extremos de temperatura reduzem o crescimento das espécies de mangue.

O clima afeta a descarga fluvial, que por sua vez afeta os gradientes de salinidade e o aporte de nutrientes encontrados no manguezal. O maior desenvolvimento estrutural ocorre em climas úmidos, onde as salinidades do solo são menores e o aporte de nutrientes das regiões de topografia mais elevada é maior. Já em climas áridos, a evaporação excessiva concentra sais no solo e o aporte de nutrientes é menor (LUGO, 1980). A diferença de aporte de nutrientes ocorre porque altos níveis de precipitação e escoamento superficial trazem nutrientes do exterior, que contribuem para um maior desenvolvimento estrutural da floresta (CINTRON & SCHAEFFER-NOVELLI, 1983).

Em costas úmidas, a salinidade diminui em direção ao interior dos manguezais de forma que a máxima salinidade é encontrada nos bosques de franjas. Já em costas áridas ou com precipitação sazonal, a salinidade tende a aumentar em direção ao interior. Estes dois regimes hidrológicos contrastantes determinam a estrutura de acordo com a tolerância a salinidade em costas áridas, e a rapidez de utilização dos recursos em áreas úmidas (MEDINA, 1999).

CINTRON *et al.* (1978) demonstraram que com o aumento da salinidade, os valores de parâmetros estruturais e funcionais, como densidade, área basal, altura e produção de serapilheira diminuam. Assim, considerando que as mudanças climáticas podem afetar a temperatura e a precipitação de uma região, e conseqüentemente, os valores de salinidade encontrados em um manguezal (TWILLEY & CHEN, 1998), é previsível que ocorram alterações na estrutura e na função do ecossistema.

Segundo WALSH (1974), o melhor grau de desenvolvimento do manguezal dependeria de cinco requisitos: (1) temperaturas tropicais, com temperatura média do mês mais frio superior a 20 °C e amplitude térmica anual 5 °C; (2) substratos predominantemente lodosos, constituídos de silte e argila e alto teor de matéria orgânica; (3) áreas abrigadas, livres da ação de marés e ondas fortes que retiram plântulas estabelecidas e sedimentos do manguezal; (4) presença de água salgada, pois as plantas de mangue são halófitas facultativas e dependem desse requisito para competir com as glicófitas que não toleram a salinidade; (5) elevada amplitude de marés.

Os manguezais brasileiros são encontrados entre as coordenadas 4°30'N e 28°30'S, variando bastante em forma de crescimento, padrões de distribuição de espécies e estrutura, apesar da baixa diversidade. Esta grande variabilidade estrutural em zonas geográficas distintas se deve à ampla tolerância das espécies de mangue aos fatores ambientais (SCHAEFFER-NOVELLI *et al.*, 1990).

Áreas de manguezal podem diferir estruturalmente de acordo com o histórico de distúrbios. COLE *et al.* (1999) compararam a estrutura de duas ilhas da Micronésia, Pohnpei e Kosrae. Os autores atribuíram o fato de Pohnpei apresentar árvores em menores classes de diâmetro e maiores densidades do que Kosrae a ocorrência de um tufão na primeira. Já Kosrae possuía árvores de grande diâmetro

com distribuição esparsa, indicando a abertura de clareiras, caracterizando desta forma um bosque mais maduro.

A tolerância dos manguezais aos tensores pode ser estendida quando outras condições ambientais são amenas e subsidiam o crescimento (LUGO & ZUCCA, 1977). Os manguezais podem apresentar alto desenvolvimento estrutural em regiões áridas quando elevadas amplitudes de maré, aporte de água doce e nutrientes estão presentes, porém, estes são sensíveis a pequenas mudanças no regime hidrológico (SCHAEFFER-NOVELLI & CINTRON, 1993; COLONNELLO & MEDINA, 1998).

Variações estruturais também ocorrem durante o processo de desenvolvimento da floresta. Os bosques mais jovens apresentam grande densidade de árvores de diâmetro reduzido, enquanto bosques maduros possuem poucas árvores de grande diâmetro. Este processo de redução da densidade deve-se à competição das copas por espaço e ao desenvolvimento do sistema radicular. As árvores mais altas causam o sombreamento dos indivíduos menores, dificultando ou impedindo o desenvolvimento destes (SCHAEFFER-NOVELLI & CINTRÓN, 1986).

Segundo JIMENEZ *et al.* (1985) o desenvolvimento de um bosque de mangue possui quatro fases: colonização, desenvolvimento inicial, maturidade e senescência. A colonização ocorre assim que espaço físico se torna disponível, sendo a velocidade desta resultante da proximidade de fontes de propágulos, do grau de exposição ao fluxo de água da área colonizada e da taxa de mortalidade das plântulas.

O desenvolvimento inicial é uma fase de intensa competição que resulta em elevada mortalidade. Quando um bosque atinge a maturidade, a taxa de crescimento e a competição por espaço diminuem, e a mortalidade deve-se principalmente a indivíduos suprimidos ou de recrutamento tardio. A senescência raramente é atingida em bosques de mangue e caracteriza-se pelo domínio de poucas árvores velhas de grande porte, e por ausência de regeneração, apesar das grandes clareiras típicas deste estágio de desenvolvimento.

O nível de maturidade máxima que uma floresta de mangue pode atingir é limitado pela temperatura, condições ambientais resultantes da interação da microtopografia e hidrologia (LUGO, 1997; TWILLEY & DAY, 1999), e frequência de distúrbios (TWILLEY & DAY, 1999). Observa-se uma diminuição da biomassa com o aumento da latitude e da frequência de distúrbios, assim como em condições de altas salinidades e concentrações de sulfetos (TWILLEY & DAY, 1999).

#### *Respostas estruturais a tensores*

A caracterização estrutural é uma ferramenta que permite avaliar a resposta do ecossistema às condições ambientais assim como aos tensores, fornecendo subsídios para ações de conservação (SOARES, 1999). Os tensores drenam a energia que poderia ser alocada para um maior desenvolvimento estrutural, reduzindo o desenvolvimento ou diminuindo a velocidade deste (SCHAEFFER-NOVELLI *et al.*, 1990). SATYANARA *et al.* (2002) observaram que as áreas de manguezal com menor acessibilidade apresentaram menores densidades e maiores biomassas. Segundo SOARES (1999), distúrbios antrópicos impedem que as florestas de mangue atinjam uma maior maturidade, assim, estas florestas perturbadas apresentam menores alturas e maiores densidades. Conforme LUGO (1980), estresses de origem humana, como alterações na drenagem, aumento da salinidade, poluição por óleo, alterações na temperatura, e aumento na sedimentação, causam diminuição da altura e do crescimento de florestas de

mangue.

Os manguezais podem ser vistos como comunidades pioneiras por apresentarem mais características de indivíduos oportunistas do que características de comunidades maduras e estarem adaptados a distúrbios naturais (SMITH, 1992). Entretanto, não estariam adaptados a distúrbios de grande escala, que seriam eventos incomuns, considerando o insucesso na regeneração de extensas áreas de manguezais de franja mortas em resposta a um derramamento de petróleo, devido a um aumento da exposição ao fluxo de água com a perda da proteção oferecida pela própria floresta de franja intacta (DUKE, 2001).

O estresse altera a estrutura e reduz a capacidade do manguezal em resistir a novos impactos. Quando as alterações humanas imitam fenômenos naturais, a recuperação é possível e rápida. Entretanto, as perturbações provocadas pela ação do homem costumam diferir em tipo, intensidade e frequência daquelas causadas naturalmente, e a partir do momento que bloqueiam ou alteram as energias subsidiárias, torna-se difícil a mitigação do impacto (SCHAEFFER-NOVELLI & CINTRON, 1994).

Fatores como taxa de sedimentação, subsidência do sedimento, descarga fluvial, marés, e mudanças no nível do mar, influenciam o crescimento e a sobrevivência do manguezal. Em resposta, as espécies de mangue distribuem-se em zonas que refletem gradientes geomorfológicos e hidrológicos (LUGO, 1980). Conseqüentemente, mudanças significativas nas condições ambientais dos manguezais geralmente resultam em alterações no vigor ou zonação da vegetação (JIMENEZ *et al.*, 1985).

Para o manejo do ecossistema há necessidade de se conhecer os ciclos de crescimento e mortalidade da floresta de mangue. A mortalidade em massa de manguezais é causada por rápidas mudanças nas condições ambientais, sendo que fatores bióticos só causam grande mortalidade em florestas com baixa robustez ou estressadas (JIMENEZ *et al.*, 1985). Tornam-se mais suscetíveis a doenças e pragas quando estressados por alterações na salinidade, inundação, sedimentação e condições físico-químicas do sedimento, introdução de poluentes e danos por tempestades e ciclones (ALONGI, 2002).

Os danos a floresta podem ser menores quando subsídios estão disponíveis, como descarga fluvial ou maior fluxo de água, ou acentuados quando a floresta já está sob estresse (hipersalinidade, baixas temperatura). Desta maneira, florestas de bacia, caracterizadas por um menor fluxo de água, seriam mais suscetíveis do que florestas de franja, com maior fluxo de água. Com relação à maturidade da floresta, bosques maduros são mais suscetíveis a alterações ambientais, pois a maior parte da energia disponível é utilizada para manutenção, restando pouca energia para lidar com mudanças externas no ambiente (JIMENEZ *et al.*, 1985).

#### *Zonação em ecossistemas de manguezal*

A pressão populacional humana sobre o manguezal torna importante o entendimento dos fatores que afetam a distribuição das espécies de mangue para a formulação de políticas de manejo que permitam a manutenção e restauração dos padrões característicos de biodiversidade (EWEL *et al.*, 1998b). Em geral, a diversidade florística equivale diretamente à diversidade estrutural e funcional. Os mesmos fatores que limitam a presença e o crescimento da espécie, também limitarão as funções e os benefícios das florestas de mangue, como estabilização da linha de costa, produtividade primária e habitat para organismos (DUKE *et al.*, 1998). Além disso, o estudo da distribuição e dinâmica das espécies em relação aos fatores

ambientais torna possível fazer previsões sobre possíveis mudanças na distribuição e composição das espécies em resposta a alterações ambientais (DAHDOUH-GUEBAS *et al.*, 2004).

Os manguezais tipicamente se distribuem do nível médio do mar até o nível da maré de sizígia mais alta, sendo notória a distribuição sequencial de espécies (ALONGI, 2002), que pode não ocorrer (ELLISON *et al.*, 2000). Apesar da ocorrência de distribuição em zonas, as espécies de mangue apresentam significativa sobreposição em relação às amplitudes de suas tolerâncias aos fatores ambientais. Isto ocorre porque o manguezal é um ambiente dinâmico, assim, amplas faixas de tolerância foram favorecidas pela seleção natural em detrimento de amplitudes estreitas das espécies associadas aos tensores ambientais (BALL, 1988).

A distribuição das espécies de mangue é determinada em uma escala global pela temperatura, com o limite de distribuição coincidindo com a isoterma de inverno de 20°C da água do mar, o que demonstra a importância da temperatura da água para a ocorrência do ecossistema. As amplitudes térmicas latitudinais tendem a serem maiores nas costa leste dos continentes do que na costa oeste, devido à influência de correntes frias nas últimas (DUKE, 1992). Já em uma escala regional, a zonação depende do conteúdo de água do sedimento, que é controlado pelo balanço entre precipitação e evapotranspiração, juntamente com a inundação pelos rios e marés (TWILLEY, 1998).

Em uma escala local, as condições físicas e químicas do solo juntamente com fatores bióticos como predação e utilização de recursos (TWILLEY & DAY, 1999), e o regime de distúrbios (SHERMAN *et al.*, 2000) são fatores que determinam a diversidade no desenvolvimento de uma comunidade. A influência das condições ambientais na habilidade competitiva das espécies de mangue provavelmente reflete a sua distribuição. Por exemplo, a zonação pode ser causada pela competição entre as espécies por luz. *Rhizophora mangle* L. por ser tolerante a sombra teria mais vantagem abaixo do dossel em relação à *Laguncularia racemosa* (L.) C. F. Gaertn, uma espécie intolerante a sombra (BALL, 1980).

Padrões de dispersão, taxas de predação e estabelecimento de propágulos são processos que determinam os padrões iniciais de distribuição das plantas. Após o estabelecimento, diferenças de tolerância ao estresse imposto por fatores ambientais podem modificar os padrões iniciais de distribuição das plântulas (MCKEE, 1995).

A tendência de dominância do gênero *Rhizophora* nas franjas e a jusante em estuários deve-se aparentemente a capacidade de produção de estruturas de suporte. As espécies de *Rhizophora* tendem a desenvolver uma maior quantidade de raízes adventícias em condições de maior exposição ao vento e maior fluxo de água, o que significa um maior suporte para a planta. Outras espécies possuem baixa capacidade de produção de estruturas de suporte, assim poucas conseguem se estabelecer em frente a bosques de *Rhizophora*, exceto em regiões estáveis ou em processo de sedimentação (DUKE *et al.*, 1998).

A distribuição das espécies de mangue pode ser explicada por diferenças na tolerância a inundação (MCKEE, 1993; YE *et al.*, 2003). Segundo MCKEE (1993), *R. mangle* apresenta uma maior tolerância a inundação do que *Avicennia germinans* (L.) L., o que favoreceria a primeira nas áreas com maior frequência de inundação. A dominância de *R. mangle* na Baía Almirante no Panamá foi associada a uma maior inundação em resposta a subsidência da região (LOVELOCK *et al.*, 2005). A zonação também pode refletir a tolerância das espécies à salinidade. Segundo



SOBRADO (2000), *A. germinans* e *L. racemosa* toleram condições mais salinas do que *R. mangle* por apresentarem um uso mais eficiente de água.

Um exemplo de fator biótico, além da predação, que pode influenciar a ocorrência de uma espécie é o tempo de germinação. O curto período existente para o estabelecimento dos propágulos de mangue, avaliado em um manguezal do México, devido a condições hidrodinâmicas locais, foi proposto por FLORES-VERDUGO *et al.* (1987) como o motivo para a dominância por *L. racemosa*, que requer menos tempo para a germinação e estabelecimento de raízes do que as demais espécies presentes no Golfo do México.

NICKERSON & THIBODEAU (1985) explicam a distribuição de *A. germinans* e *R. mangle* de acordo com a concentração de sulfetos, onde *R. mangle* tenderia a ocorrer em áreas com menores concentrações de sulfeto e *A. germinans* em áreas com maiores concentrações de sulfeto, devido à maior capacidade da última espécie em reduzir as concentrações de sulfeto. Entretanto, os resultados do experimento em laboratório realizado por MCKEE (1993) demonstraram o oposto, uma vez que *R. mangle* foi mais tolerante do que *A. germinans* a presença desse elemento.

Os dados de RABINOWITZ (1978) não suportaram a hipótese de adaptação fisiológica (dominância da espécie na zona de crescimento ótimo), uma vez que as plântulas das espécies estudadas tenderam a não mostrar crescimento superior nas áreas dominadas por adultos da mesma espécie. A autora propõe, então, a hipótese de seleção de propágulos, onde espécies com propágulos maiores tenderiam a se estabelecer nas áreas mais baixas, pois o tamanho deles impediria o movimento na menor coluna de água das áreas mais altas do manguezal durante a inundação. Já as espécies de propágulos menores tenderiam a se estabelecer nas regiões mais altas, pois seriam mais facilmente deslocados pelas marés e o tempo livre de submersão pelas marés para enraizamento dos propágulos seria menor nas áreas mais baixas.

JIMENEZ & SAUTER (1991), em um estudo de transplantes recíprocos ao longo de uma transversal, observaram que *Avicennia bicolor* Standl. tinha o potencial de crescer em todas as zonas, ao contrário de *Rhizophora racemosa* G.Mey., cuja mortalidade aumentava em direção ao interior do manguezal, devido a altas salinidades. A tendência de *A. bicolor* dominar nas áreas mais internas foi atribuída a alta frequência de inundação nos bosques de franja que impediria o estabelecimento dos propágulos da espécie, corroborando com o modelo de seleção de propágulos pelas marés, formulado por RABINOWITZ (1978).

Distúrbios também influenciam a distribuição de espécies por liberarem espaço de crescimento, representando oportunidades para o recrutamento (OLIVER & LARSON, 1990). Assim, o entendimento da dinâmica florestal depende do conhecimento do regime de distúrbios local (SHERMAN *et al.*, 2000).

SHERMAN *et al.* (2000) estudaram o papel de clareiras abertas por raios na distribuição das espécies de mangue. Juvenis de *R. mangle* dominaram o sub-bosque e as clareiras, apesar de *L. racemosa* e *A. germinans* necessitarem de maiores intensidades de luz para estabelecimento do que *R. mangle*. A dominância de *R. mangle* foi associada a uma maior inundação, resultante da subsidência na área de clareira devido ao colapso do emaranhado de raízes. O domínio de *R. mangle* em clareiras também foi explicado pelo mesmo motivo por WHELAN (2005). Assim, a composição de espécies nas clareiras também é dependente de alterações nas condições do sedimento (SHERMAN *et al.*, 2000).

LOVELOCK & FELLER (2003) mostraram como a concentração de nutrientes e de sais poderia influenciar a distribuição de espécies. Segundo as autoras, a

coexistência de *A. germinans* e *L. racemosa* ocorreria em áreas de salinidade moderada e baixas concentrações de nitrogênio. As autoras argumentam que *A. germinans* apresenta uma maior eficiência fotossintética no uso de água (assimilação de CO<sub>2</sub>/evapotranspiração), enquanto *L. racemosa* possui uma maior eficiência fotossintética no uso de nitrogênio (assimilação de CO<sub>2</sub>/conteúdo de nitrogênio foliar). Conseqüentemente, *A. germinans* dominaria em condições hipersalinas e com altas concentrações de nutrientes, e *L. racemosa*, em salinidades baixas a moderadas e com baixa disponibilidade de nutrientes.

A distribuição de espécies ao longo de um estuário pode refletir o gradiente da concentração de nutrientes. Conforme os estudos de CHEN & TWILLEY (1999) que avaliaram a distribuição dos nutrientes no estuário, *L. racemosa* tendeu a ocorrer no baixo estuário, onde havia maior disponibilidade de nutrientes, e *R. mangle*, em condições de baixa disponibilidade de nutrientes caracterizando as condições do alto estuário.

### Sucessão

Segundo LUGO (1980), as evidências sugerem que o manguezal é um ecossistema “steady state”, ou seja, que não tenderia a se transformar em outro ecossistema. A progressão autogênica para outro ecossistema ocorreria em casos especiais, como costas em progradação, porém na área de contato com o mar haveria permanência do ecossistema manguezal (LUGO, 1980).

Para TWILLEY & DAY (1999) o conceito de “steady state” é suportado pelo trabalho de THOM (1967) que mostra que a zonação e a estrutura dos manguezais responde as variações eustáticas do nível do mar, onde as zonas migram em direção ao continente ou ao oceano de acordo com o nível do mar. Entretanto, em áreas com energias geofísicas de menores intensidades, a distribuição e a dinâmica das espécies poderia ser uma resposta a mudanças causadas pela própria biota, ou seja, se enquadraria no conceito de sucessão de ODUM (1969), e não seria uma resposta as condições ambientais determinadas pelas energias externas, como marés, descarga fluvial e ondas (TWILLEY & DAY, 1999).

Já para ALONGI (2008) haveria a substituição de espécies em resposta a alterações na salinidade e saturação do sedimento, uma vez que de acordo com ELLISON (2009), as espécies de mangue apresentam preferência por determinadas condições ambientais, assim, no caso de alterações na frequência de inundação, em resposta a um aumento do nível do mar, ocorreriam modificações nas condições ambientais, e conseqüentemente, na distribuição das espécies.

Numa análise sob o ponto de vista da geomorfologia, THOM (1967) estabelece que a dinâmica de espécies de mangue é uma resposta as condições ambientais resultantes de modificações na dinâmica de sedimentação e erosão. SEMENIUK (1980) reforça esta hipótese ao observar o mesmo padrão em um manguezal da Austrália, uma vez que as zonas de mangue tenderam a migrar em resposta ao deslocamento de seus habitats em direção a terra, em resposta a um processo erosivo que levou a um aumento da frequência de inundação.

Se uma floresta permanecer relativamente sem distúrbios por longos períodos de tempo em relação ao tempo de vida de uma árvore, como ocorre na Malásia, ou no caso de uma sucessão primária, como em bancos de lamas recentemente formados, podem ser visualizadas as séries de estágios sucessionais como em florestas de terra firme. Entretanto, a maioria das zonas entremarés dos ambientes costeiros são frequentemente perturbadas, sendo inundadas pelas marés que depositam ou erodem depósitos de sedimentos, transportam propágulos para dentro

ou para fora dos bosques, e submete a biota florestal ao alagamento e condições físico-químicas flutuantes. Por causa deste regime diário, as florestas de mangue são mosaicos de sequências sucessionais interrompidas (ALONGI, 2008).

No modelo de desenvolvimento florestal proposto por JIMENEZ *et al.* (1985) primeiro acontece o estabelecimento durante a fase de colonização, depois com a progressão do desenvolvimento, as fases de desenvolvimento inicial, maturidade, e, por fim a senescência, antes de poder suceder uma recolonização. Este modelo foi modificado por DUKE (2001), que incluiu a ocorrência de clareiras, que podem surgir em qualquer fase de desenvolvimento, reiniciando o processo de colonização. Como se espera que a formação de clareiras seja estocástica, o efeito final das clareiras seria uma diminuição do processo de amadurecimento da floresta (DUKE, 2001).

O estudo de WHELAN (2005) suporta a hipótese de aprisionamento da sucessão de LUGO (1980), onde distúrbios cíclicos fariam o sistema regressar a estágios sucessionais menos maduros, pois o distúrbio de formação de clareiras por raios favorece o estabelecimento de *R. mangle* em vez de *A. germinans*, que seria a espécie clímax para a região de estudo.

Os resultados de SHERMAN *et al.* (2000) corroboram com a hipótese de que as clareiras são importantes nichos para a regeneração de florestas de mangue, uma vez que a sobrevivência e o crescimento das plântulas de *A. germinans*, *L. racemosa* e *R. mangle* foram superiores nas clareiras do que nas áreas sombreadas.

A ocorrência de uma espécie após um distúrbio é dependente de sua estratégia de crescimento. Espécies do gênero *Avicennia* tende a dominar em áreas sujeitas a ventos fortes e chuvas de granizo devido a sua capacidade de rebrotar. Entretanto, indivíduos do gênero *Rhizophora* são mais suscetíveis aos referidos tipos de distúrbios por não apresentar esta capacidade, dependendo de estratégias reprodutivas (propágulos e plântulas) para a regeneração de florestas da espécie (DUKE, 2001).

Conforme ROSS *et al.* (2006), as florestas mais produtivas de um manguezal da Flórida apresentaram um menor tempo de regeneração após distúrbios, sendo que esta diferença de tempo de regeneração pode explicar a distribuição das espécies. *R. mangle* tendeu a dominar nas florestas mais produtivas pelo fato de indivíduos com maior altura (regeneração avançada) terem sido preservados após a passagem do furacão. Já nas florestas menos produtivas houve um estabelecimento de uma floresta mista de *R. mangle* e *L. racemosa*. *L. racemosa* conseguiu se estabelecer nestas florestas, devido ao maior tempo de regeneração das mesmas, que permitiu a entrada desta espécie intolerante à sombra que não consegue se manter por muito tempo no sub-bosque como *R. mangle*, que apresenta tolerância a sombra.

A auto-sucessão das espécies de mangue, isto é, a tendência de manutenção das mesmas espécies que ocupam o dossel após distúrbios (LUGO, 1980), resulta em uma zonação estável. Esta pode ser mantida por um regime de distúrbio diferenciado ao longo do gradiente ambiental, que favorece o estabelecimento das espécies dominantes. IMAI *et al.* (2006) observaram a diminuição do tamanho das clareiras em direção ao interior da floresta de mangue, justificando o domínio da espécie com maior demanda por luz na floresta de franja, e o predomínio das espécies mais tolerantes a sombra nas regiões internas do manguezal.

Estudos demonstram a importância de fatores bióticos na dinâmica de espécies do ecossistema manguezal. A predação por caranguejos seria maior em áreas com maior densidade de plantas, reduzindo a competição (CANICCI *et al.*,

2008). Como as espécies de caranguejo são espécies-chave para muitas florestas de mangue é possível argumentar que perdas dessas populações, por exemplo, por um evento de poluição, afetaria negativamente o crescimento e a sucessão das florestas de mangue (ALONGI, 2002). Insetos perfuradores de madeira ao matar galhos de árvore, como consequência de sua herbivoria, podem criar oportunidades para a colonização (CANICCI *et al.*, 2008).

Os estudos de FELLER & MCKEE (1999) mostraram que pequenas clareiras eram causadas mais frequentemente por fatores bióticos do que abióticos, em florestas de mangue em Belize. A larva xilófaga do besouro *Elaphidion mimeticum* foi apontada como a principal causadora de distúrbios de pequena escala, demonstrando a importância de um fator biótico para o entendimento da estrutura e dinâmica do ecossistema manguezal.

Avaliando os processos de sucessão de espécie, EWEL *et al.* (1998a) investigaram diferenças na regeneração em bosques de franja e de bacia no manguezal da Ilha de Kosrae, Estados Federados da Micronésia. Os autores consideraram a bacia um ambiente mais propício para a regeneração, por apresentar uma maior densidade de plântulas embaixo do dossel do que o bosque de franja. Esta menor densidade de plântulas na franja foi associada aos maiores fluxos de água e valores de salinidade.

As clareiras nas bacias tenderam a ser um ambiente menos favorável para a regeneração do que embaixo do dossel nas bacias, pois apresentaram densidade similar de plântulas apesar da maior disponibilidade de luz nas clareiras. Já nas franjas, a regeneração tenderia a ser mais favorável nas clareiras. Menores valores de Eh, maiores salinidades e temperaturas do sedimento, tornam as clareiras das bacias ambientes mais estressantes para o estabelecimento de propágulos (EWEL *et al.*, 1998a).

Por outro lado, CLARKE & KERRIGAN (2000) não observaram diferenças na densidade de plântulas entre áreas de clareira e abaixo do dossel, sugerindo uma similaridade no recrutamento. A composição de espécies das clareiras foi similar a da floresta adjacente, sugerindo que a fonte de propágulos para colonização é principalmente da floresta adjacente e não de áreas mais distantes. Com isso, concluíram que as poucas evidências sugerem não existir espécie dependente de clareira em manguezais do Norte da Austrália. Desta maneira, a dinâmica de clareiras na região tenderia a seguir um simples padrão de substituição direta, onde uma população é substituída por membros da mesma espécie, ao contrário do que acontece em florestas tropicais pluviais em que guildas de espécies são encontradas de acordo com a idade das clareiras.

Os estudos realizados por BENFIELD *et al.* (2005) registraram o domínio de *L. racemosa*, inclusive em áreas de topografia mais baixa, e uma baixa abundância de *R. mangle* e *A. germinans* na Baía de Punta Mala, apesar de não ser comum a ocorrência de *L. racemosa* na costa do Panamá voltada para o oceano Pacífico. A presença de *L. racemosa* foi atribuída à ocorrência de distúrbios, pois a espécie tem uma maior habilidade de se estabelecer em áreas perturbadas.

Essas dificuldades no entendimento dos processos de zonação e de sucessão de espécies nos bosques de mangue, levaram CHEN & TWILLEY (1999) a elaborar o modelo de dinâmica florestal FORMAN. Quando aplicado pelos autores, estes obtiveram como cenário a dominância de *L. racemosa* nos primeiros estágios de sucessão florestal, devido à alta taxa de crescimento da espécie em solos férteis com baixa salinidade e a sua capacidade de rebrota. O modelo também previu que *L. racemosa* só ocorreria nos primeiros estágios do processo de dinâmica de

clareiras, devido a sua alta demanda por luz, sendo considerada uma espécie pioneira. O FORMAN também indicou que as taxas de recrutamento também são importantes para entender a dinâmica das espécies de mangue.

A dinâmica de sedimentação e erosão também interfere na sucessão do ecossistema manguezal, sendo importante considerá-la para entendimento do padrão estrutural. Além disso, quando se conhece a dinâmica de sedimentação e erosão e a resposta da vegetação a estas mudanças, é possível prever as alterações que ocorrerão no ecossistema (LINARES *et al.*, 2007).

Estudos realizados por FROMARD *et al.* (2004) nos manguezais da Guiana Francesa contribuíram para o diagnóstico de que os processos oceanográficos e atmosféricos locais levavam a formação de um mosaico estrutural. Este era correspondente a diferentes idades em resposta ao processo dinâmico de sedimentação/erosão que ora disponibilizava áreas para colonização ora destruía áreas ocupadas pelo manguezal. Analisando testemunhos, CUNHA-LIGNON *et al.* (2009) puderam descrever a sucessão de manguezais do sul de São Paulo. *Spartina alterniflora* Loisel é a espécie pioneira para estes manguezais, atuando como fixadora de sedimento. Depois *S. alterniflora* é substituída por *L. racemosa*, que por sua vez é sucedida por *A. schaueriana* quando ocorre a maior consolidação do sedimento.

Conseqüentemente, avaliar os processos de zonação e sucessão em manguezal requer estudos integrados e em longo prazo para que se possa interpretar o maior número possível de variáveis (bióticas e abióticas) que atuam sobre aquele sistema.

#### *Hidrologia, estrutura e funcionamento do ecossistema manguezal*

Conforme REDDY & DELAUNE (2008), a hidrologia das áreas úmidas é definida pelo hidroperíodo (profundidade, frequência e duração da inundação ou saturação do solo), hidrodinâmica (direção e velocidade das correntes) e fonte de água (superficial ou do lençol freático).

Para se ter idéia da importância da hidrodinâmica, o fluxo de biomassa e energia da teia alimentar de um ecossistema de área úmida temperado pode ser calculado empregando-se modelo de hidrodinâmica. Este modelo “one-way” não é adequado para o ecossistema manguezal devido aos processos de retroalimentação entre biota, hidrodinâmica e batimetria do estuário. A batimetria influencia o fluxo de água, que por sua vez influencia a biota (MAZDA & WOLANSKI, 2009).

As diferenças nas características das marés, da precipitação, evapotranspiração e da microtopografia resultam em manguezais com diferentes padrões hidrológicos e hidrogeoquímicos (KJERFVE *et al.*, 1999). Os referidos padrões hidrológicos são extremamente importantes para a manutenção da estrutura e função de uma área úmida, pois mudanças hidrológicas mínimas podem resultar em modificações na composição e riqueza de espécies, como também na produtividade do ecossistema (MITSCH & GOSSELINK, 2007). Isto ocorre porque a hidrologia controla as características biogeoquímicas das áreas úmidas, incluindo propriedades físicas, químicas e biológicas do solo, produtividade das comunidades bióticas e a qualidade da água (REDDY & DELAUNE, 2008).

Os fatores edáficos influenciam a estrutura e a função do ecossistema manguezal em uma escala local (CHEN & TWILLEY, 1998). Assim, estudos de caracterização dos gradientes ambientais são importantes para o entendimento da estrutura e funcionamento dos manguezais, e, conseqüentemente, para o manejo destes ecossistemas.

Apesar da importância do entendimento hidrológico dos manguezais poucos estudos são desenvolvidos neste sentido e um reduzido número deles correlaciona o desenvolvimento estrutural na avaliação da energia hidráulica local.

### *Florestas e hidrologia*

Diferenças hidrológicas em manguezais resultam em florestas com diferentes características estruturais e funcionais (TWILLEY, 1995; TWILLEY, 1998), isto é, nos tipos fisiográficos propostos por LUGO & SNEDAKER (1974), a saber: Franja, Bacia, Ilhote, Rede, Ribeirinho e Arbustivo. SCHAEFFER-NOVELLI *et al.* (2000) sugerem o reconhecimento de dois tipos fisiográficos principais sustentados pela energia hidrológica atuando sobre o habitat, bacia e franja, e três subtipos, ilhote, anão e arbustivo. O principal critério de classificação para os tipos bacia e franja é a circulação da água, sendo que bosques de franja são considerados sistemas com “fluxo de água”, e as bacias, sistemas de “água parada” com menor frequência de inundação. O subtipo ilhote é considerado um tipo especial de franja, enquanto os subtipos, arbustivo e anão, são caracterizados por florestas com desenvolvimento reduzido devido a condições marginais impostas por fatores edáficos, climáticos ou outros tensores, e por baixa disponibilidade de nutrientes, respectivamente.

Os bosques de franja ocorrem ao longo das margens de costas protegidas, em estuários e baías abrigadas, e em ilhas lavadas intensamente, também conhecidas como ilhotes. Movimentos verticais induzidos pelas marés são típicos das franjas e estes auxiliam na ventilação das raízes e retirada de substâncias tóxicas do sedimento. Além disso, bosques de franja se desenvolvem desde ambientes com teores de salinidade superiores ao da água do mar e locais oligotróficos até regiões ribeirinhas com influência de água doce e altos níveis de nutrientes (SCHAEFFER-NOVELLI *et al.*, 2000).

As florestas ribeirinhas são consideradas por SCHAEFFER-NOVELLI *et al.* (2000) um tipo de franja, cujos elevados atributos estruturais se devem ao fato de ocorrerem ao longo de rios. Estes bosques não sofrem com acúmulo de sais ou falta de nutrientes, pois os fluxos de água doce são contínuos ou quase contínuos e a energia cinética da água contribui para a oxigenação e dissipação de substâncias nocivas (CINTRÓN & SCHAEFFER-NOVELLI, 1983).

As florestas de bacia se estabelecem nas partes mais interiores do manguezal, atrás das florestas de franja, e são áreas mais planas, onde a renovação das águas ocorre muito mais lentamente do que nas florestas de franja, sendo o movimento das águas estacional e difícil de ser detectado. Como os fluxos são regulares, sobre uma área de amplas dimensões, ocorre uma uniformidade das condições físicas e químicas do solo. Estas características não permitem o estabelecimento de gradientes fortes que ocasionem seleção de espécies e, conseqüentemente, uma zonação definida (CINTRÓN & SCHAEFFER-NOVELLI, 1983).

Devido à tendência de estagnação de água e acúmulo de sais nas bacias, as espécies que dominam estes tipos florestais possuem adaptações para lidar com uma menor disponibilidade de oxigênio e tolerar salinidades mais elevadas do que aquelas encontradas nas franjas (SCHAEFFER-NOVELLI *et al.*, 2000). Por estarem sujeitas a menor inundação, algumas florestas são submergidas apenas pelas marés mais altas (SCHAEFFER-NOVELLI *et al.*, 2000). O grau de desenvolvimento deste tipo fisiográfico está relacionado à quantidade de água recebida das chuvas ou do escoamento superficial e à frequência de inundação pelas marés, que influenciam a salinidade, o aporte de nutrientes e a concentração de sulfetos (CINTRÓN & SCHAEFFER-NOVELLI, 1983).

As maiores densidades de troncos tendem a ser encontradas nos bosques de franja e de bacia. Os bosques ribeirinhos caracterizam-se pelos menores valores de densidade e maiores valores de diâmetro médio, altura e área basal. Os bosques de bacia e franja atingem um menor nível de desenvolvimento estrutural do que as florestas de franja ribeirinhas, possivelmente devido à maior vulnerabilidade daqueles bosques a perturbações (CINTRÓN & SCHAEFFER-NOVELLI, 1983).

Considerando isto, as bacias apresentam menor desenvolvimento estrutural (altura e biomassa) e produtividade do que as franjas. Estas diferenças estruturais e funcionais entre franjas e bacias são atribuídas à menor frequência de inundação nas últimas, resultando em altas salinidades e concentrações de sulfetos (CINTRON & SCHAEFFER-NOVELLI, 1983).

A produtividade primária e outras funções do ecossistema sofrem incrementos por condições de maior fluxo de água e são geralmente prejudicadas em condições de estagnação deste (MITSCH & GOSSELINK, 2007). A troca de matéria orgânica entre manguezais e águas estuarinas adjacentes também aumenta com o incremento da intensidade das energias geofísicas (TWILLEY, 1998).

As franjas tendem a exportar mais detritos do que as bacias por serem mais frequentemente inundadas pelas marés, assim apresentam maior capacidade de manter os nutrientes realizando uma maior retranslocação destes das folhas senescentes em direção ao tronco (TWILLEY & DAY, 1999). Já nas bacias, onde a serapilheira está sujeita a acumular, observa-se uma menor retranslocação para o vegetal, e ocorre imobilização de nutrientes nos detritos do sedimento. Além disso, as taxas de decomposição e mineralização tendem a serem maiores nas bacias do que nas franjas (TWILLEY & DAY, 1999).

As maiores taxas de decomposição e de mineralização, bem como, baixas taxas de exportação de matéria orgânica para o sistema costeiro aumentam a disponibilidade de nutrientes para reabsorção pelas raízes nas bacias (TWILLEY *et al.*, 1986). Este é um mecanismo importante para uma floresta que recebe um menor aporte de nutrientes pelas marés, devido à baixa frequência de inundação.

A produção de serapilheira tende a ser maior nas áreas com menores salinidades e maiores frequências de inundação, visto que os estudos de TWILLEY *et al.* (1986) permitiram aos autores agruparem áreas por produtividade de serapilheira, e esta classificação por produtividade dividiu as florestas de acordo com as características hidrológicas, ou seja, em florestas de franja e de bacia.

A frequência de inundação também pode interferir na viabilidade dos propágulos. Propágulos de *A. schaueriana* e *L. racemosa* provenientes de um bosque de bacia apresentaram uma menor germinação do que os oriundos do bosque de franja, devido ao stress (baixa frequência de inundação, alta salinidade e baixa concentração de nutrientes) imposto às árvores portadoras das sementes do bosque de bacia (CAVALCANTI *et al.*, 2007).

Estes aspectos relacionados aos fluxos de inundação vinculados a produtividade dos manguezais e também na qualidade ambiental dos bosques nos induzem sugerir cuidados especiais com as questões relativas ao gerenciamento das bacias hidrográficas com ocorrência de manguezal.

#### *Salinidade, potencial redox, nutrientes e pH*

As marés atuam como um tensor causando submersão resultando em solos salinos e anaeróbios. Entretanto, também atuam como subsídios removendo o excesso de sais, restabelecendo condições aeróbias e levando nutrientes para os manguezais (MITSCH & GOSSELINK, 2007). Durante a maré baixa, a água

intersticial do sedimento do manguezal flui para os canais de maré. À medida que a maré se eleva, o fluxo da água intersticial para os canais de maré é interrompido. A maré alta, então, repõe a água do sedimento com água do sistema aquático, rica em oxigênio dissolvido (KJERFVE *et al.*, 1999).

A hidrologia interfere na estrutura (LARA & COHEN, 2006) por sua influência nos gradientes ambientais (TWILLEY, 1998; TWILLEY & RIVERA-MONROY, 2005; KRAUSS *et al.*, 2008) que atuam no crescimento (KRAUSS *et al.*, 2008) na distribuição e na dinâmica das espécies de mangue (THOM, 1967; SEMENIUK, 1980; SHERMAN *et al.*, 2000; CHEN & TWILLEY, 1998; ALONGI, 2008; ELLISON, 2009).

Como exemplo de condições ambientais influenciadas pelas marés, pode-se citar a disponibilidade de nutrientes (CLOUGH, 1992; LARA & COHEN, 2006; COHEN *et al.*, 2004), como potássio, magnésio, ferro, manganês, enxofre e fósforo (MITSCH & GOSELINK, 2007), o grau de saturação do sedimento, a salinidade (BALL, 1988; MITSCH & GOSELINK, 2007), as condições de oxidação-redução do sedimento (TWILLEY & DAY, 1999), o pH e a concentração de sulfetos (FERREIRA *et al.*, 2010).

A salinidade do solo integra a contribuição relativa dos fatores como precipitação, inundação pelo rio e pelas marés. Quando o sal acumula em nível superior aqueles observados na salinidade da água do mar ocasiona estresse ao desenvolvimento de biomassa e produtividade (TWILLEY & DAY, 1999).

Apesar de não existirem processos bioquímicos exclusivos de áreas úmidas, são dominantes as reações características de condições anaeróbicas devido à inundação típica destes ecossistemas. Isto ocorre porque os poros do solo são preenchidos com água, e a difusão do oxigênio na água é 10.000 vezes mais lenta do que no ar (MITSCH & GOSELINK, 2007).

O hidroperíodo e flutuações no nível do lençol freático influenciam a quantidade de poros do sedimento preenchidos com ar, que são extremamente importantes para a difusão de oxigênio do ar para o sedimento. Desta maneira, quando ocorre a saturação do sedimento com água, este tende a apresentar baixo conteúdo de oxigênio e baixo potencial redox (Eh). Com isso, o Eh pode ser utilizado como um indicador de condições anaeróbicas ou aeróbicas (REDDY & DELAUNE, 2008) e da duração da inundação (EWEL, 1998b).

À medida que compostos orgânicos de sedimentos saturados com água são oxidados, o potencial redox diminui. Em potenciais redox, situados entre 400 e 600 mV, o oxigênio é o aceptor final de elétrons no processo de oxidação da matéria orgânica. Quando o oxigênio dissolvido torna-se indisponível, o nitrato é utilizado como aceptor de elétrons em um potencial redox de aproximadamente 250mV. Depois, com a diminuição do potencial redox, ocorrem, em sequência, a redução do manganês, transformado de íon mangânico para manganoso; a redução do ferro, transformado de férrico para ferroso; e a redução do sulfato, resultando em sulfeto. Finalmente, nas condições mais reduzidas, abaixo de -200mV, a própria matéria orgânica ou o dióxido de carbono torna-se o aceptor final de elétrons, produzindo gás metano (MITSCH & GOSELINK, 2007).

O oxigênio introduzido nos sedimentos das áreas úmidas é oriundo da água que inunda estas áreas, da fotossíntese e do ar, durante ciclos de inundação/exposição e flutuações no nível do lençol freático. Em condições de baixa drenagem, inundação ou lençol freático superficial, observam-se duas camadas no sedimento: uma superficial aeróbica e outra logo abaixo desta, anaeróbica. A espessura da camada aeróbica varia também com o conteúdo de matéria orgânica,



pois esta é menor nos sedimentos com maior conteúdo de matéria orgânica do que nos sedimentos com menor conteúdo (REDDY & DELAUNE, 2008).

O hidroperíodo tem uma influência significativa na profundidade e duração da camada de oxidação superior do sedimento por determinar o tempo de exposição deste ao oxigênio atmosférico. Esta exposição varia em bosques de franjas e bacias conforme a profundidade do lençol freático e a duração de manutenção desta mesma profundidade ao longo do tempo (TWILLEY & RIVERA-MONROY, 2009).

As franjas tendem a apresentar sedimentos com elevados teores de redox devido à maior frequência de inundação. Em condições de déficit hídrico, manguezais interiores tendem a apresentar maiores profundidades do lençol freático, permitindo um aumento da profundidade da zona de oxidação. Entretanto, durante períodos de elevada precipitação, a profundidade do lençol tende a diminuir, levando a uma diminuição dos valores redox em resposta a estagnação de água (TWILLEY & RIVERA-MONROY, 2009).

Os nutrientes nitrogênio e fósforo são considerados os principais fatores limitantes para a produtividade primária em manguezais (TWILLEY, 1995). As concentrações de fósforo são maiores nas áreas mais frequentemente inundadas, provavelmente devido à maior deposição de sedimento. Já as concentrações de nitrogênio tendem a ser maiores onde há uma maior biomassa de raízes (BOTO & WELLINGTON, 1984).

A hidrologia influencia o ciclo do nitrogênio, por afetar o potencial redox, e conseqüentemente, os tipos de reação e as formas de nitrogênio disponíveis. Na zona de redução do sedimento ocorre a desnitrificação, e para o processo de nitrificação é necessária a presença de oxigênio (ALONGI *et al.*, 1992; MITSCH & GOSSELINK, 2007).

Além disso, o amônio é a principal forma de nitrogênio inorgânico no sedimento anaeróbico dos manguezais. Como outros cátions, o amônio é capaz de ocupar regiões de troca catiônica, entretanto o sódio, que ocorre em altas concentrações nos sedimentos dos manguezais, tende a ocupar estas áreas de troca catiônica, liberando os íons amônio para a água intersticial, onde são altamente móveis e suscetíveis a lixiviação por chuvas fortes ou drenagem após a inundação pelas marés (CLOUGH, 1992).

Segundo FELLER *et al.* (2003), em sua área de estudo, bosques de franja apresentaram crescimento limitado por N, e os bosques de bacia, crescimento limitado por fósforo. A menor concentração de P no bosque de bacia estaria associada a um menor fluxo de água, uma vez que o aporte de água aumenta a oferta de nutrientes. Apesar de um menor potencial redox resultar em uma maior disponibilidade de P quando este está ligado ao ferro, na área referida os sedimentos eram ricos em cálcio. Neste caso, o potencial redox não é significativo para a liberação de P dos íons de cálcio (FELLER *et al.*, 2003), pois em sistemas carbonáticos a liberação de fósforo do sedimento é dependente do pH (OXMANN *et al.*, 2009).

As franjas podem apresentar uma menor disponibilidade de nitrogênio que as bacias por menor aporte deste nutriente por fixação do mesmo e pela mineralização, além disso, vai apresentar maior perda por desnitrificação ou por exportação de matéria orgânica quando comparada com as bacias, ou também, as bacias podem apresentar uma maior disponibilidade de nitrogênio decorrente de uma menor absorção do nutriente em virtude de um baixo crescimento ou baixa demanda pelo nutriente (LARA *et al.*, 2009).

Fitotoxinas, como os sulfetos, são produzidas em condições de baixo potencial

redox, associadas a áreas com sedimentos saturados por água e baixa frequência de inundação (FELLER *et al.*, 2003). O  $\text{H}_2\text{S}$  pode matar raízes em concentrações de somente  $2,5 \text{ mg L}^{-1}$ , e é o principal fator responsável por baixos crescimento e produtividade em marismas (REDDY & DELAUNE, 2008), pois diminui as taxas de absorção de nutrientes (TWILLEY & RIVERA-MONROY, 2009). Em condições de hipoxia e com significativas concentrações de sulfetos, a capacidade respiratória das raízes e a absorção de nitrogênio foram reduzidas em plantas de áreas úmidas, limitando o potencial de crescimento (KOCH *et al.*, 1990).

Entretanto, de acordo com MITSCH & GOSSELINK (2007), a toxicidade para as raízes é reduzida quando o sulfeto se combina com o ferro ferroso ( $\text{Fe}^{2+}$ ). Quando este composto ( $\text{FeS}_2$ ) é oxidado na transição das zonas aeróbica e anaeróbica ocorrem os seguintes processos: acidez, formação de sulfato e oxi-hidróxidos de ferro que reduzem a solubilidade e a migração de fósforo no sedimento, uma vez que o fósforo é adsorvido aos últimos (TWILLEY & RIVERA-MONROY, 2009).

Existe uma relação inversa entre o pH e o Eh (OTERO *et al.*, 2006), devido ao consumo de prótons em condições de baixo potencial redox (FERREIRA *et al.*, 2010). O pH assim como o Eh interfere na disponibilidade de nutrientes. Por exemplo, OXMANN *et al.* (2010) observaram que as concentrações de P e N no sedimento e nas folhas eram afetadas pelo pH. Outro exemplo é a desnitrificação, que não ocorre em condições ácidas (MITSCH & GOSSELINK, 2007).

#### *Manguezais como indicadores do aumento do nível do mar*

Considerando que pequenas variações hidrológicas no ecossistema manguezal resultam em grande mortalidade, BLASCO *et al.* (1996) propuseram que o ecossistema pode ser utilizado como um indicador de mudanças no nível do mar. Para comprovar isto é importante monitorar como mudanças na inundação pelas marés interferem na distribuição e na dinâmica das espécies de mangue.

A resposta do manguezal a variações hidrológicas tende a ser gradual, e, particularmente em sistemas não-impactados, manifestada com mudanças na sua extensão, estrutura, composição de espécies e zonação. Como os manguezais são sensíveis a pequenas mudanças nas regiões costeiras, como por exemplo, alterações nos padrões de drenagem, intrusão salina, sedimentação ou erosão em resposta a variações do nível do mar, mudanças na zonação destes ecossistemas refletem alterações em maiores escalas e impactos associados nas regiões costeiras (BLASCO *et al.*, 1996; ELLISON & FARNSWORTH, 1997).

O registro fóssil mostra que os manguezais conseguiram se manter diante de um aumento do nível médio relativo do mar, uma vez que existem vários registros de sedimento de manguezal encontrado abaixo do limite inferior de ocupação atual de manguezais em direção ao mar (ELLISON, 2008). Em períodos de aumento do nível do mar, os manguezais migraram para regiões mais internas do continente, entretanto estas áreas não se mantêm com a diminuição do nível do mar devido à competição com as glicófitas e ao fato das espécies de mangue não resistirem a incêndios (EGLER, 1952).

Os estudos de SEMENIUK (1980) e BEHLING *et al.* (2004) corroboram com esta hipótese. SEMENIUK (1980) observou a migração das zonas do manguezal em direção a terra em resposta a um processo erosivo, que levou ao aumento da frequência de inundação em áreas mais internas do manguezal. Por sua vez, BEHLING *et al.* (2004) empregando análise de pólen em testemunhos encontraram evidências de progradação e retração do manguezal na Ilha de Marajó (PA), como consequência da descida e subida do nível relativo do mar, respectivamente.

É importante frisar que as zonas de manguezal migrarão em direção a áreas mais internas do continente se a taxa de aumento do nível do mar exceder a taxa de sedimentação (ELLISON, 2009; GILMAN *et al.*, 2007) e reocuparão áreas de marismas e outras áreas úmidas localizadas atrás do manguezal, como ocorreu no passado. A estabilidade das florestas de mangue e de outras áreas úmidas do ambiente entremarés ocorrerá se a taxa de sedimentação vertical exceder a taxa de aumento do nível do mar (GILMAN *et al.*, 2007; LOVELOCK & ELLISON, 2007; ALONGI, 2008).

Entretanto, as mudanças climáticas passadas ocorreram em períodos onde a modificação da costa pela ação humana era limitada ou inexistente em comparação ao nível atual de desenvolvimento. As atividades humanas resultaram na perda de áreas úmidas, perda de conectividade, aumento da disponibilidade de nutrientes, modificações na dinâmica de sedimentos e criação de estruturas que impedirão a migração do ecossistema para áreas mais internas, em resposta ao aumento do nível do mar, como estradas e muros de proteção costeira (LOVELOCK & ELLISON, 2007).

Entender como a estrutura da vegetação será alterada pelas mudanças climáticas é crucial para compreender sua ecologia, visto que suas funções ecológicas estão diretamente relacionadas a estrutura. Por exemplo, existe uma correlação significativa entre altura da floresta e produtividade primária. Adicionalmente, diferentes espécies de mangue apresentam distintas características morfológicas e bioquímicas, que influenciam os processos do ecossistema. O tecido das espécies do gênero *Avicennia* é mais rico em nitrogênio do que aqueles de *Rhizophora* spp., resultando em diferenças nas taxas de consumo e decomposição (LACERDA *et al.*, 1995; LOVELOCK & ELLISON, 2007). As comunidades faunísticas são um reflexo da estrutura florestal e influenciam a função do ecossistema (LOVELOCK & ELLISON, 2007).

### **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

A presente revisão buscou apresentar os estudos clássicos realizados no ecossistema manguezal. Entende-se que as mudanças na Legislação Brasileira no que concerne ao manguezal, às áreas úmidas (continentais e costeiras) e à zona costeira irão interferir de forma ardilosa na conservação destes recursos importantes para a manutenção da própria economia. A proposta nesta revisão sucinta e abordando diferentes linhas de pesquisa em ecologia de manguezal é promover a discussão para a realização de estudos integrados que em muito irão contribuir para assegurar a preservação deste importante recurso na economia e ecologia brasileira.

### **AGRADECIMENTOS**

Agradecemos aos Drs. Valéria Quaresma, Gilberto Barroso Fonseca e Mário Luiz Gomes Soares pela leitura crítica do manuscrito (membros da comissão avaliadora da dissertação de mestrado). Agradecemos a bióloga Karen Otoni Lima pela revisão final do artigo.

### **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

ALONGI, D.M. Present state and future of the world's mangrove forests. **Environmental Conservation**, v. 29, n.3, p.331–349, 2002.

ALONGI, D.M. Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v.76, p.1-13, 2008.

ALONGI, D.M. The energetic of mangrove forests. Townsville, Australia, Springer, 2009, 216 p.

BALL, M.C. Patterns of secondary succession in a mangrove forest of Southern Florida. **Oecologia**, v.44, p.226-235, 1980.

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

BEHLING, H., Cohen, M.C.L., Lara, R.J. Late Holocene mangrove dynamics of Marajó Island in Amazonia, northern Brazil. **Veget. Hist. Archaeobot**, v.13, p.73–80, 2004

BENFIELD, S.L., GUZMAN, H.M., MAIR, J.M. Temporal mangrove dynamics in relation to coastal development in Pacific Panama. **Journal of Environmental Management**, v. 76, p.263–276, 2005.

BLASCO, F., SAENGER, P., JANODET, E. Mangroves as indicators of coastal change. **Catena**, v.27, p.167-178,1996.

BOTO, K.G, WELLINGTON, J.T. Soil characteristics and nutrient status in a northern australian mangrove forest. **Estuaries**, v.17, n.1., p.61-69, 1984.

CANNICCI, S., BURROWS, D., FRATINI, S., SMITH III, T.J., OFFENBERG, J., DAHDUOH-GUEBAS, F. Faunal impact on vegetation structure and ecosystem function in mangrove forests: A review. **Aquatic Botany**, v. 89, p.186–200, 2008.

CAVALCANTI, V.F., ANDRADE, A.C.S., SOARES, M.L.G. Germination of *Avicennia schaueriana* and *Laguncularia racemosa* from two physiographic types of mangrove forest. **Aquatic Botany**, vol.86, 3: 285-290, 2007.

CINTRÓN, G., SCHAEFFER-NOVELLI, Y. **Introducción a la ecología del manglar**. Montevideo, Uruguay: Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe – ROSTLAC, 1983. 191p.

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

CHEN, R., TWILLEY, R.R. Patterns of mangrove forest structure and soil nutrient dynamics along the Shark River Estuary, Florida. **Estuaries**, v.22, n.4, p.955-970, 1999.

CLARKE, P.J., KERRIGAN, R.A. Do Forest Gaps Influence the Population Structure and Species Composition of Mangrove Stands in Northern Australia? **Biotropica**, v.32, n. 4a., p. 642-652, 2000.

CLOUGH, B.F. Primary productivity and growth of mangrove forests. *In*: ROBERTSON, A.I., ALONGI, D.M. **Coastal and Estuarine Studies: Tropical mangrove ecosystems**. v. 41. Washington, D.C: American Geophysical Union. p. 225-249. 1992. 456p.

COHEN, M.C.L., LARA, R.J., SZLAFSZTEIN, C., DITTMAR, T. Mangrove inundation and nutrient dynamics from a GIS perspective. **Wetlands Ecology and Management**, v. 12, p. 81–86, 2004.

COLE, T.G., EWEL, K.C., DEVOE, N.N. Structure of mangrove trees and forests in Micronesia. **Forest Ecology and Management**, v.117, p.95-109, 1999.

COLONNELLO, G., MEDINA, E. Vegetation changes induced by dam construction in a tropical estuary: the case of Mánamo river, Orinoco Delta (Venezuela). **Plant Ecology**, v.139, p.145-154, 1998.

CUNHA-LIGNON, M., MAHIQUES, M.M., SCHAEFFER-NOVELLI, Y., RODRIGUES, M., KLEIN, D.A., GOYA, S.C., MENGHINI, R.P., TOLENTINO, C.C., CINTRÓN-MOLERO, G., DAHDOUH-GUEBAS, F. Analysis of mangrove forest succession, using sediment cores: a case study in the Cananéia – Iguape Coastal System, São Paulo – Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, v.57, n.3, p.161-174, 2009.

DAHDOUH-GUEBAS, F., POTTELBERGH, I.V., KAIRO, J.G., CANNICCI, S., KOEDAM, N. Human-impacted mangroves in Gazi (Kenya): predicting future vegetation based on retrospective remote sensing, social surveys, and tree distribution. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 272, p.77–92, 2004.

DUKE, N.C. Mangrove floristics and biogeography. *In*: Robertson, A.I., Alongi, D.M. **Coastal and Estuarine Studies: Tropical mangrove ecosystems**. v. 41. Washington, D.C: American Geophysical Union. p. 63-100. 1992. 456p.

DUKE, N.C., BALL, M.C., ELLISON, J.C. Factors Influencing Biodiversity and Distributional Gradients in Mangroves. **Global Ecology and Biogeography Letters**, v.7, n.1, p.27-47, 1998.

DUKE, N.C. Gap creation and regenerative processes driving diversity and structure of mangrove ecosystems. **Wetlands Ecology and Management**, v. 9, p. 257–269, 2001.

EGLER, F.E. Southeast saline Everglades vegetation, Florida, and its management. **Plant Ecology**, v.3, p.213-265, 1952.

ELLISON, A.M., FARNSWORTH, E.J. Simulated sea level change alters anatomy, physiology, growth and reproduction of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). **Oecologia**, v.112, p.435-446, 1997.

ELLISON, A.M., MUKHERJEE, B.B., KARIM, A. Testing patterns of zonation in mangroves: scale dependence and environmental correlates in the Sundarbans of Bangladesh. **Journal of Ecology**, v.88, p.813-824, 2000.

ELLISON, J.C. Long-term retrospective on mangrove development using sediment

cores and pollen analysis: A review. **Aquatic Botany**, v.89, p.93-104, 2008.

ELLISON, J.C. Geomorphology and sedimentology of mangroves. *In*: PERILLO, G.M.E., WOLANSKI, E., CAHOON, D.R., BRINSON, M.M. **Coastal wetlands: an integrated ecosystem approach**. The Netherlands: Elsevier. p.565-591. 2009. 780p.

EWEL, K.C., ZHENG, S., PINZÓN, Z.S., BOURGEOIS, J.A. Environmental Effects of Canopy Gap Formation in High-Rainfall Mangrove Forests. **Biotropica**, v.30, n.4, p.510-518, 1998a.

EWEL, K.C., TWILLEY, R.R., ONG, J.E. Different kinds of mangrove forest provide different goods and services. **Global Ecology and Biogeography Letters**, v.7, p.83-94, 1998b.

FELLER, I.C., MCKEE, K.L. Small Gap Creation in Belizean Mangrove Forests by a Wood-Boring Insect. **Biotropica**, v. 31, n. 4, p. 607-617, 1999.

Feller, I.C., McKee, K.L., Whigham, D.F., O'Neill, J.P. Nitrogen vs. Phosphorus Limitation across an Ecotonal Gradient in a Mangrove Forest. **Biogeochemistry**, v. 62, n.2, p. 145-175, 2003.

FERREIRA, T.O., OTERO, X.L., SOUZA JUNIOR, V.S., VIDAL-TORRADO, P., MACÍAS, F., FIRME, L.P. Spatial patterns of soil attributes and components in a mangrove system in Southeast Brazil (São Paulo). **J. Soils Sediments**, v.10, p.995-1006, 2010.

FLORES-VERDUGO, F.J., DAY, J.W., BRISEÑO-DUEÑAS, R. Structure, litter fall, decomposition, and detritus dynamics of mangroves in a Mexican coastal lagoon with an ephemeral inlet. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 35, p.83-90, 1987.

FROMARD, F., VEGA, C., PROISY, C. Half a century of dynamic coastal change affecting mangrove shorelines of French Guiana: A case study based on remote sensing data analyses and field surveys. **Marine Geology**, v.208, p. 265–280, 2004.

GILMAN, E., ELLISON, J., COLEMAN, R. Assessment of mangrove response to projected relative sea-level rise and recent historical reconstruction of shoreline position. **Environ. Monit. Assess**, v.124, p.105–130, 2007.

GILMAN, E.L., ELLISON, J., DUKE, N.C., FIELD, C. Threats to mangroves from climate change and adaptation options: A review. **Aquatic Botany**, v. 89, p. 237–250, 2008.

HAMILTON, L.S., SNEDAKER, S.C. **Handbook for mangrove area management**. United Nations Environment Programme and East-West Center, Environment and Policy Institute. 123p. 1984.

IMAI, N., TAKYU, M., NAKAMURA, Y., NAKAMURA, T. Gap formation and regeneration of tropical mangrove forests in Ranong, Thailand. **Plant Ecology**, v.186, p.37 –46, 2006.

JIMÉNEZ, J.A., LUGO, A.E., CINTRÓN, G. Tree Mortality in Mangrove Forests. **Biotropica**, v.17, n.3, p. 177-185, 1985.

JIMÉNEZ, J.A., SAUTER, K. Structure and Dynamics of mangrove forests along a flooding gradient. **Estuaries**, v.14, n.1, p.49-56, 1991.

KJERFEVE, B., LACERDA, L.D., REZENDE, C.E., OVALLE, A.R.C. Hydrological and hydrogeochemical variations in mangrove ecosystems. *In*: YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., LARA-DOMÍNGUEZ, A.L. **Ecosistemas de manglar en América Tropical**. Instituto de Ecología, A.C.Xalapa, México; UICN/ORMA Costa Rica; NOAA/NMFS Silver Spring MD USA. p.71-81. 1999. 435p.

KOCH, M.S., MENDELSSOHN, I.A., MCKEE, K.L. Mechanism for the hydrogen sulfide-induced growth limitation in wetland macrophytes. **Limnol. Oceanogr**, v.35, n.2, 399-408, 1990.

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

KRAUSS, K.W., KEELAND, B.D., ALLEN, J.A., EWEL, K.C., JOHNSON, D.J. Effects of Season, Rainfall, and Hydrogeomorphic Setting on Mangrove Tree Growth in Micronesia. **Biotropica**, v.39, n.2, p.161–170, 2006.

LACERDA, L. D. Manguezais florestas de beira-mar. **Ciência Hoje**, v.3. p. 12-29, 1984.

LACERDA, L.D., ITTEKKOT, V., PATCHINEELAM, S.R. Biogeochemistry of mangrove soil organic matter: a comparison between *Rhizophora* and *Avicennia* soils in South-Eastern, Brazil. **Estuarine Coastal and Shelf Science**, v.40, p.713-720, 1995.

LARA, R.J., COHEN, M.C.L. Sediment porewater salinity, inundation frequency and mangrove vegetation height in Bragança, North Brazil: an ecohydrology-based empirical model. **Wetlands Ecology and Management**, v.14, p.349–358, 2006.

LARA, R.J., SZLAFSZTEIN, C.F., COHEN, M.C.L., OXMANN, J., SCHMITT, B.B., SOUZA FILHO, P.W.M. Geomorphology and sedimentology of mangroves and salt marshes: the formation of geobotanical units. p. 593-614. *In*: PERILLO, G.M.E., WOLANSKI, E., CAHOON, D.R., BRINSON, M.M. **Coastal wetlands: an integrated ecosystem approach**. Elsevier, The Netherlands. 2009. 780p.

LINARES, A.P.M., LÓPEZ-PORTILLO, J., HERNÁNDEZ-SANTANA, J.R., PÉREZ, M.A.O., OROZCO, O.O. The mangrove communities in the Arroyo Seco deltaic fan, Jalisco, Mexico, and their relation with the geomorphic and physical-geographic zonation. **Catena**, v.70, p.127-142, 2007.

LOVELOCK, C.E., ELLISON, J. Vulnerability of mangroves and tidal wetlands of the Great Barrier Reef to climate change. *In*: **Climate change and The Great Barrier Reef: A vulnerability assessment**. Great Barrier Reef Marine Park Authority and

Australian Greenhouse Office, Australia. p. 237-269, 2007.

LOVELOCK, C.E., FELLER, I.C. Photosynthetic performance and resource utilization of two mangrove species coexisting in a hypersaline scrub forest. **Oecologia**, v.134, p.455-462, 2003.

LOVELOCK, C.E., FELLER, I.C., MCKEE, K.L., THOMPSON, R. Variation in Mangrove Forest Structure and Sediment Characteristics in Bocas del Toro, Panama. **Caribbean Journal of Science**, v.41, n.3, p.456-464, 2005.

LUGO, A.E. Mangrove ecosystems: successional or steady-state? **Biotropica**, v.12, n.2, p.65-72, 1980.

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

LUGO, A.E., ZUCCA, C.P. The impact of low temperature stress on mangrove structure and growth. **Trop. Ecol.**, v.18, p.149-161, 1977.

LUGO, A.E. Old growth mangrove forests in the United States. **Conservation Biology**, v.11, n.1, p.11-20, 1997.

MAZDA, Y, WOLANSKI, E. Hydrodynamics and modeling of water flow in mangrove areas. p.231-261. In: PERILLO, G.M.E., WOLANSKI, E., CAHOON, D.R., BRINSON, M.M. **Coastal Wetlands: an integrated ecosystem approach**. The Netherlands: Elsevier. 2009. 780 p.

MCKEE, K.L. Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution – reciprocal effects? **The Journal of Ecology**, v.81, n.3, p.477-487, 1993.

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

MEDINA, E. Mangrove physiology: the challenge of salt, heat, and light stress under recurrent flooding. In: YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., LARA-DOMÍNGUEZ, A. L. **Ecosistemas de manglar en América Tropical**. Instituto de Ecología, A.C.Xalapa, México; UICN/ORMA Costa Rica; NOAA/NMFS Silver Spring MD USA. p.109-126. 1999. 340 p.

MITSCH, W.J., GOSSELINK, J.G. **Wetlands**. 4<sup>a</sup> ed. John Wiley & Sons: New Jersey. 2007. 590p.

NAGELKERKEN, I., FAUNCE, C.H. What makes mangroves attractive to fish? Use of artificial units to test the influence of water depth, cross-shelf location, and presence of root structure. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v.79, p.559-565, 2008.

NICKERSON, N.H., THIBODEAU, F.R. Association between Pore Water Sulfide Concentrations and the Distribution of Mangroves. **Biogeochemistry**, v.1, n. 2, p.183-192, 1985.



ODUM, E.P. The strategy of ecosystem development. **Science**, v.164, p.262-270, 1969.

ODUM, H.T. **Ecological and general systems: an introduction to systems ecology**. Rev. ed. of: Systems Ecology. Colorado: University Press of Colorado. 1994. 235 p.

OLIVER, C.D, LARSON, B.C. **Forest stand dynamics**. New York: McGraw-Hill. 1990. 467p.

OTERO, X.L., FERREIRA, T.O., VIDAL-TORRADO, P., MACÍAS, F. Spatial variation in pore water geochemistry in a mangrove system (Pai Matos island, Cananeia-Brazil). **Applied Geochemistry**, v.21, p.2171-2186, 2006.

OXMANN, J.F., SCHWENDENMANN, L., LARA, R.J. Interactions among phosphorus, pH and Eh in reforested mangroves, Vietnam: a three-dimensional spatial analysis. **Biogeochemistry**, v.96, p.73-85, 2009.

OXMANN, J.F., PHAM, Q.H., SCHWENDENMANN, L., STELLMAN, J.L., LARA, R.J. Mangrove reforestation in Vietnam: the effect of sediment physicochemical properties on nutrient cycling. **Plant Soil**, v.326, p.225-241, 2010.

RABINOWITZ, D. Early Growth of Mangrove Seedlings in Panama, and an hypothesis Concerning the Relationship of Dispersal and Zonation. **Journal of Biogeography**, v.5, n.2, p.113-133, 1978.

REDDY, K.R., DELAUNE, R.D. **Biogeochemistry of wetlands: Science and applications**. CRC Press: New York. 2008. 456 p.

ROSS, M.S., RUIZ, P.L., SAH, J.P., REED, D.L., WALTERS, J., MEEDER, J.F. Early post-hurricane stand development in fringe mangrove forests of contrasting productivity. **Plant Ecology**, v.185, p.283-297, 2006.

SATYANARAYANA, B., RAMAN, A.V., DEHAIRS, F., KALAVATI, C., CHANDRAMOHAN, P. Mangrove floristic and zonation patterns of Coringa, Kakinada Bay, East Coast of India. **Wetlands Ecology and Management**, v.10, p.25-39, 2002.

SCHAEFFER-NOVELLI, Y., CINTRON, G. **Guia para estudo de áreas de manguezal, estrutura, função e flora**. Caribbean Ecological Research, São Paulo, 1986.150 p.

SCHAEFFER-NOVELLI, Y., CINTRÓN-MOLERO, G., ADAIME, R.R. Variability of mangrove ecosystems along the brazilian coast. **Estuaries**, v.13, n.2, p.204-218, 1990.

SCHAEFFER-NOVELLI, Y., CINTRÓN, G. Mangroves of arid environments of Latin America. *In*: LIETH, H. & MASOOM, A. **Towards the rational use of high salinity tolerant plants**. v.1. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1993. p.107-116. 345 p.

SCHAEFFER-NOVELLI, Y., CINTRÓN, G. Manguezais brasileiros: uma síntese sobre aspectos históricos (séculos: XVI a XIX), zonação, estrutura e impactos ambientais. *In: Anais do III Simpósio de Ecossistema da Costa Brasileira. Subsídios a um gerenciamento ambiental.* v.1. São Paulo: ACIESP, 1994. p. 333-341.

SCHAEFFER-NOVELLI, Y., CINTRÓN-MOLERO, G., SOARES, M.L.G., TOGNELLA-DE-ROSA, M.M.P. Brazilian mangroves. **Aquatic Ecosystem Health and Management**, v.3, p.561-570, 2000.

SEMENIUK, V. Mangrove zonation along an eroding coastline in King Sound, North-western Australia. **Journal of Ecology**, v.68, p.789-812, 1980.

SEMENIUK, V. Mangrove distribution in Northwestern Australia in relationship to regional and local freshwater seepage. **Vegetatio**, v.53, p.11-31, 1983.

SEMENIUK, V. Development of mangrove habitats along ria shorelines in north and northwestern tropical Australia. **Vegetatio**, v.60, p.3-23, 1985.

SOBRADO, M.A. Relation of water transport to leaf gas exchange properties in three mangrove species. **Trees**, v.14, p.258-262, 2000.

SHERMAN, R.E., FAHEY, T.J., BATTLES, J.J. Small-Scale Disturbance and Regeneration Dynamics in a Neotropical Mangrove Forest. **The Journal of Ecology**, v. 88, n.1, p.165-178, 2000.

SMITH III, T.J. Forest Structure. *In: ROBERTSON, A.I, ALONGI, D. M. Coastal and Estuarine Studies: Tropical mangrove ecosystems.* v. 41. Washington, D.C: American Geophysical Union. p. 101-136. 1992. 458 p.

SOARES, M.L.G. Estrutura vegetal e grau de perturbação dos manguezais da Lagoa da Tijuca, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. **Rev. Bras. Biol.**, v.59, n.3, p.503-515, 1999.

THOM, B.G. Mangrove ecology and deltaic geomorphology: Tabasco, Mexico. **The Journal of Ecology**, v.55, n.2, p.301-343, 1967.

THOM, B.G. Mangrove Ecology – A Geomorphological perspective. *In: CLOUGH, B.F. Mangrove ecosystems in Australia – Structure, Function and Management.* Hong Kong: Australian Institute of Marine Science, p. 3-17, 1982. 389p.

TWILLEY, R.R., LUGO, A.E., PATTERSON-ZUCCA, C. Litter production and turnover in basin mangrove forests in southwest Florida. **Ecology**, v.67, n.3, p. 670-683, 1986.

TWILLEY, R.R. Properties of mangrove ecosystems related to the energy signature of coastal environments. *In: HALL, C. Maximum Power.* Boulder: University of Colorado Press. p. 43-61, 1995. 150 p.

TWILLEY, R.R. Mangrove wetlands. *In: MESSINA, M.G., CONNER, W.H. Southern*

**Forested Wetlands – Ecology and management.** Boca Raton: Lewis Publishers, 1998. p. 445-473.

TWILLEY, R.R., CHEN, R. A water budget and hydrology model of a basin mangrove forest in Rookery Bay, Florida. **Mar. Freshwater Res**, v.49, p.309-323, 1998.

TWILLEY, R.R., DAY, J.W. The productivity and nutrient cycling of mangrove ecosystem. p.127-152. *In*: YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., LARA-DOMÍNGUEZ, A. L. **Ecosistemas de manglar en América Tropical**. Instituto de Ecología, A.C.Xalapa, México; UICN/ORMA Costa Rica; NOAA/NMFS Silver Spring MD USA. 1999.

TWILLEY, R.R., RIVERA-MONROY, V.H. Developing performance measures of mangrove wetlands using simulation models of hydrology, nutrient biogeochemistry, and community dynamics. **Journal of Coastal Research**, v.40, p.79-93, 2005.

TWILLEY, R.R., RIVERA-MONROY, V.H. Ecogeomorphic models of nutrient biogeochemistry for mangrove wetlands. *In*: PERILLO, G.M.E., WOLANSKI, E., CAHOON, D.R., BRINSON, M.M. **Coastal Wetlands: an integrated ecosystem approach**. The Netherlands: Elsevier. p. 641-684. 2009.

WALSH, G.E. Mangrove forests: a review. *In*: REINOLD, R.J., QUEEN, W.H. **Ecology of Halophytes**. New York: Academic Press. 1974.

WHELAN, K.R.T. **The successional dynamics of lightning-initiated canopy gaps in the mangrove forests of Shark River, Everglades National Park, USA**. Dissertation in Biology. Florida International University. 2005. 196p.

WOLANSKI, E. **Estuarine Ecohydrology**. The Netherlands: Elsevier, 2007.

YE, Y., TAM, N.F.Y., WONG, Y.S., LU, C.Y. Growth and physiological responses of two mangrove species (*Bruguiera gymnorrhiza* and *Kandelia candel*) to waterlogging. **Environmental and Experimental Botany**, v.49, p.209-221, 2003.