

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

**Dinâmica de Nitrogênio em Manguezal de Franja e de Bacia na
Ilha do Cardoso, Sudeste do Brasil**

Carla Roberta Gonçalves Reis

Brasília, 2013

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

**Dinâmica de Nitrogênio em Manguezal de Franja e de Bacia na
Ilha do Cardoso, Sudeste do Brasil**

Carla Roberta Gonçalves Reis

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade de Brasília como
parte dos requisitos para a obtenção do título
de Mestre em Ecologia.

Orientador: Profa. Dra. Gabriela Bielefeld Nardoto

Brasília, 2013

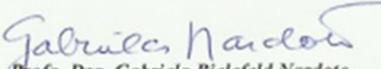
Dissertação de Mestrado

CARLA ROBERTA GONÇALVES REIS

Título:

“Dinâmica de nitrogênio em manguezal de franja e de bacia na ilha do Cardoso, sudeste do Brasil”.

Banca Examinadora:


Profa. Dra. Gabriela Bielefeld Nardoto
Presidente / Orientador
ECL/FUP - UnB


Prof. Dr. José Francisco Gonçalves Junior
Membro Titular
ECL/UnB


Profa. Dra. Daniela Mariano Lopes da Silva
Membro Titular
UESC

Profa. Dra. Mercedes Maria da Cunha Bustamante
Membro Suplente
ECL/UnB

Brasília, 03 de abril de 2013.

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Profa. Dra. Gabriela Bielefeld Nardoto pela oportunidade e confiança, pela atenção cuidadosa com o presente estudo e com a minha formação, pelo apoio na busca por recursos para a execução e divulgação do presente estudo e pelo exemplo de dedicação.

Aos pesquisadores Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira, Dr. André Luis Casarin Rochelle, Profa. Dra. Simone Aparecida Vieira e Dra. Maria Regina Sartori da Siva, pelo auxílio imprescindível em muitas das etapas de execução do presente estudo, desde sua idealização, passando por trabalhos de campo, auxílio com análises e interpretação dos resultados e principalmente, por compartilharem sua valiosa experiência e conhecimentos como cientistas.

Aos professores Dra. Mercedes Maria da Cunha Bustamante, Dr. Augusto Cesar Franco, Dr. José Francisco Gonçalves Júnior e Dr. Luiz Antonio Martinelli por gentilmente disponibilizarem a infraestrutura de seus laboratórios para a realização de muitas das análises do presente estudo e aos alunos Viviane Miranda, Simone Mitre, Anna Abrahão, José Maurício, Elisa Alvim, Silvia Rafaela Lins, Natália Rodovalho, Samara Martins, Ray Alves, Hugo Cesar, Jéssica Guimarães e Fernando Ramos pelo auxílio com análises laboratoriais.

Ao Prof. Dr. Plínio Barbosa de Camargo e ao Prof. LD Takashi Muraoka pela atenção durante serviços prestados pelo Laboratório de Ecologia Isotópica e Laboratório de Fertilidade do Solo (CENA-USP), respectivamente.

À Profa. Dra. Daniela Mariano Lopes da Silva e ao Prof. Dr. José Francisco Gonçalves Júnior por participarem da banca de defesa e pela valiosa análise crítica do presente estudo.

Aos mateiros Claudio Bernardo e Sr. Orlandino Cordeiro pelo auxílio fundamental nos trabalhos de campo e por viabilizarem vários aspectos logísticos dos trabalhos de campo em Cananéia.

Ao Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC) e ao Instituto Florestal (IF) pela permissão da realização do presente estudo nos manguezais da Ilha do Cardoso.

À Fundação de Amparo a Pesquisa no Estado de São Paulo (FAPESP) pelo financiamento do presente estudo (Processo 2011/09613-0) e ao Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira por viabilizar esse financiamento.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida, o que viabilizou a minha permanência em Brasília e a dedicação exclusiva ao presente estudo.

O meu muito obrigada.

Dedico à meus pais,

Tereza e Rubens.

*"Muitos pensam que a pesquisa científica é uma atividade puramente racional, na qual o objetivismo lógico é o único mecanismo capaz de gerar conhecimento. Como resultado, os cientistas são vistos como insensíveis e limitados, um grupo de pessoas que corrompe a beleza da Natureza ao analisá-la matematicamente. Essa generalização, como a maioria das generalizações, me parece profundamente injusta, já que ela não incorpora a motivação mais importante do cientista, o seu fascínio pela Natureza e seus mistérios. Que outro motivo justificaria a dedicação de toda uma vida aos estudos dos fenômenos naturais, senão uma profunda veneração por sua beleza? A ciência vai muito além da sua mera prática. Por trás de fórmulas complicadas, das tabelas de dados experimentais e da linguagem técnica encontra-se uma pessoa tentando transcender as barreiras imediatas da vida diária, guiada por um insaciável desejo de adquirir um nível mais profundo de conhecimento e de realização própria. Sob esse prisma, o processo criativo científico não é assim tão diferente do processo criativo das artes, isto é, um veículo de autodescoberta que se manifesta ao tentarmos capturar a nossa essência e lugar no Universo." **

MARCELO GLEISER
físico brasileiro

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	i
LISTA DE TABELAS.....	ii
LISTA DE SIGLAS.....	iv
RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	viii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVOS.....	6
3. HIPÓTESES.....	7
4. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	7
5. MATERIAL E MÉTODOS.....	21
5.1. <i>Caracterização da área de estudo.....</i>	21
5.2. <i>Coleta de dados.....</i>	24
5.3. <i>Análises laboratoriais.....</i>	26
5.3.1. <i>Cálculos de estrutura da vegetação.....</i>	26
5.3.2. <i>Área foliar específica (AFE).....</i>	27
5.3.3. <i>N e C totais e análise isotópica do N e do C no sistema solo-planta-serapilheira.....</i>	27
5.3.4. <i>Teores de P foliar e na serapilheira e de polifenóis totais na serapilheira.....</i>	28
5.3.5. <i>Taxas de mineralização do N e de nitrificação líquidas e a concentração de N inorgânico no solo.....</i>	28
5.3.6. <i>Caracterização físico-química do solo.....</i>	29

5.4. Análises estatísticas.....	30
6. RESULTADOS.....	31
6.1. Estrutura dos Bosques de Franja e de Bacia.....	31
6.2. Caracterização físico-química do solo.....	32
6.3. Taxas de mineralização do N e de nitrificação líquidas e a concentração de N inorgânico no solo.....	34
6.4. Composição isotópica do solo	37
6.5. Teores de N e P e a composição isotópica da serapilheira.....	38
6.6. Teores de N e P, AFE e a composição isotópica nas folhas.....	39
7. DISCUSSÃO.....	43
8. CONCLUSÕES.....	52
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	53

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Diferenças na composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) entre ecossistemas com menores limitações por N (A) comparado a ecossistemas com maiores limitações por N (B).

FIGURA 2. Localização da área de estudo indicada pelo símbolo " \odot ", no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, município de Cananéia, extremo sul do litoral do Estado de São Paulo.

FIGURA 3. Bosque de Franja (A) e de Bacia (B) na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo.

FIGURA 4. Localização dos pontos amostrais na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. " \bullet " indica pontos de coleta em área de Bosque de Franja e " \odot " indica pontos de coleta em área de Bosque de Bacia. Pontos de coleta em que também foram obtidas amostras de perfil do solo estão indicados por " \bullet " em área de manguezal de Franja e por " \odot " em área de manguezal de Bacia.

FIGURA 5. Procedimentos no campo: (A) Indivíduo de *L. racemosa* identificado, (B) coleta de folhas, (C) de solo, (D) de serapilheira e (E) determinação do potencial redox.

FIGURA 6. Taxas de mineralização do N e de nitrificação líquidas no solo de Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012. Estão apresentados a mediana, o 1° e o 3° quartis e o tamanho amostral "n". Letras distintas informam haver diferença estatística significativa entre os tipos fisiográficos.

FIGURA 7. Concentração de nitrogênio do amônio (N-NH_4^+) e do nitrato (N-NO_3^-) no solo de Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012. Estão apresentados a mediana, o 1° e o 3° quartis e o tamanho amostral "n". Letras iguais informam não haver diferença estatística significativa entre os tipos fisiográficos.

FIGURA 8. Composição isotópica do nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) foliar de espécies de mangue em Bosque de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012. Estão apresentados a média \pm o desvio padrão e o tamanho amostral "n". Letras distintas informam haver diferença estatística significativa entre as espécies.

FIGURA 9. Área foliar específica (AFE) de espécies de mangue em Bosque de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012. Estão apresentados a média \pm o desvio padrão e o tamanho amostral "n". Letras distintas informam haver diferença estatística significativa entre as espécies.

FIGURA 10. Figura 10. Correlação entre a composição isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e do N ($\delta^{15}\text{N}$) nas folhas de *R. mangle* no Bosque Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

FIGURA 11. Diferenças na dinâmica de N entre Bosques de Franja (A) e de Bacia (B) na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

LISTA DE TABELAS

TABELA 1. Limite de distribuição sul das espécies de mangue na costa brasileira. Todas as espécies têm seu limite de distribuição norte no Amapá (04°20' N). Modificado de KJERFVE & LACERDA (1993).

TABELA 2. Estimativas de produtividade, respiração e estoque de biomassa em florestas de mangue e florestas tropicais.

TABELA 3. Estudos que avaliaram limitações nutricionais em manguezais através de experimentos de fertilização.

TABELA 4. Concentração foliar de nitrogênio e fósforo e razão N:P foliar em diferentes tipos fisiográficos de manguezal dominados por *R. mangle*, *L. racemosa* e *A. schaueriana*.

TABELA 5. Composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) em folhas de *R. mangle* em Bosques de Franja e Florestas Anãs.

TABELA 6. Concentração de formas inorgânicas do N na água intersticial e estimativas de taxas de transformação do N no solo de Florestas de mangue.

TABELA 7. Composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) foliar de indivíduos de *R. mangle* fertilizados por N e por P em Bosques de Franja e Florestas Anãs.

TABELA 8. Composição isotópica do C ($\delta^{13}\text{C}$) em folhas de *R. mangle* em Bosques de Franja e Florestas anãs.

TABELA 9. Características do solo, frequência de inundação e taxas de produção e decomposição da serapilheira (frações foliar, madeira e total) em Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

TABELA 10. Características da estrutura da vegetação nos Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

TABELA 11. Características físico-químicas do solo entre 0 e 10 cm de profundidade nos Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

TABELA 12. Composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) e do C ($\delta^{13}\text{C}$) no solo em diferentes intervalos de profundidade nos Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

TABELA 13. Teores de nutrientes, carbono e polifenóis totais (PT) e a composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) e do C ($\delta^{13}\text{C}$) na serapilheira de Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

TABELA 14. Teores de nitrogênio (N), fósforo (P) e carbono (C) em folhas de espécies de mangue na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

TABELA 15. Teores de nitrogênio (N), fósforo (P) e carbono (C) nas folhas, composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) e do C ($\delta^{13}\text{C}$) foliar e área foliar específica (AFE) na vegetação de Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

LISTA DE SIGLAS

AB	Área Basal	FBN	Fixação biológica do N
AFE	Área foliar específica	FR	Manguezal de Franja
Al ³⁺	Íon Alumínio; Acidez trocável	H	Altura da vegetação
APP	Área de proteção permanente	H ⁺	Íon Hidrogênio
AUS	Austrália	HCl	Ácido clorídrico
BA	Manguezal de Bacia	K	Potássio
B _{abaixo}	Biomassa abaixo do solo	K ⁺	Íon Potássio
B _{acima}	Biomassa acima do solo	k	Constante de decaimento
BLZ	Belize	KCl	Cloreto de Potássio
BRA	Brasil	LMA	<i>Leaf mass per area</i>
C	Carbono	M	percentagem de saturação por Al ³⁺ da CTC
¹³ C	Isótopo estável do C com número de massa igual à 13	Mg ²⁺	Íon Magnésio
C ₃	Ciclo fotossintético C ₃	MO	Matéria orgânica
Ca ²⁺	Íon Cálcio	n	Tamanho amostral
Co	Controle	N	Nitrogênio
CO ₂	Dióxido de carbono	¹⁴ N	Isótopo estável do N com número de massa igual à 14
CTC	Capacidade de trocas catiônicas	¹⁵ N	Isótopo estável do N com número de massa igual à 15
DAP	Diâmetro na altura do peito	N ₂	Nitrogênio gasoso atmosférico
Eh	Potencial redox	Na ⁺	Íon Sódio
EUA	Estados Unidos da América	NaOH	Hidróxido de Sódio
FA	Floresta Anã	NCF	Novo Código Florestal (Lei 12.651/12)
NH ₃ ⁺	Amônia	RI	Manguezal Ribeirinho

NH ₄ ⁺	Amônio	SB	Soma de bases trocáveis
N-NH ₃ ⁺	Nitrogênio da Amônia	SP	Estado de São Paulo
N-NH ₄ ⁺	Nitrogênio do Amônio	TG H ₂ O	Teor gravimétrico de água no solo
NO	Óxido nítrico	V	percentagem de saturação por bases trocáveis da CTC
NO ₂ ⁻	Nitrito	ZA	África do Sul
NO ₃ ⁻	Nitrato	δ ¹³ C	Composição isotópica do C
N ₂ O	Óxido nitroso	δ ¹⁵ N	Composição isotópica do N
NZD	Nova Zelândia		
P	Fósforo		
pa	Pressão de CO ₂ na atmosfera		
PAN	Panamá		
PAP	Perímetro na altura do peito		
PDB	Pee dee Belamite (rocha calcária da região do Grant Canyon, EUA)		
PEIC	Parque Estadual da Ilha do Cardoso		
pH	Acidez ativa		
pi	Pressão interna de CO ₂ na câmara estomática		
PPL	Produtividade primária líquida		
PRI	Porto Rico		
PS	Peso seco		
PT	Polifenóis totais		
PU	Peso úmido		
R	Respiração do solo		

RESUMO

Apesar da reduzida riqueza de espécies comparada à outras florestas tropicais, as florestas de mangue apresentam uma grande diversidade estrutural e funcional. Com o objetivo de contribuir com o conhecimento sobre o funcionamento de manguezais, o presente estudo investigou a dinâmica de N em dois tipos fisiográficos de manguezal, Bosques de Franja e de Bacia, no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Cananéia-SP). As seguintes hipóteses foram testadas: (1) o manguezal de Franja exibe maiores taxas de mineralização do N e de nitrificação comparado ao manguezal de Bacia, caracterizando a maior disponibilidade de N no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia e (2) o sistema solo-planta-serapilheira no manguezal de Franja é mais enriquecido em ^{15}N (exibe maior $\delta^{15}\text{N}$) comparado ao manguezal de Bacia, refletindo a maior disponibilidade de N no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia. Foram avaliadas (1) a estrutura da vegetação, (2) as limitações nutricionais, através da concentração e proporção de N e P no sistema solo-planta-serapilheira e pela concentração de P disponível e de bases trocáveis (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) no solo, (3) as taxas de mineralização do N e de nitrificação líquidas, que também caracterizaram a disponibilidade de N no solo, e possíveis fatores limitantes (o teor gravimétrico de água no solo, o potencial redox, as concentrações de N total e de N-NH_4^+ e a razão C:N no solo e as concentrações de N e P e as razões C:N, C:P, N:P e o teor de polifenóis totais na serapilheira), (4) a composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) e do C ($\delta^{13}\text{C}$) no sistema solo-planta-serapilheira e (5) o atributo área foliar específica (AFE). A altura do dossel, a área basal e o diâmetro médio na altura do peito foram maiores no manguezal de Franja e a densidade de indivíduos foi maior no manguezal de Bacia. *Rhizophora mangle* dominou o manguezal de Franja e ambas *R. mangle* e *Laguncularia racemosa* foram dominantes no manguezal de Bacia. A concentração de N orgânico (N total) e o potencial redox no solo foram maiores no manguezal de Franja, assim como a disponibilidade de N, caracterizada pela maior taxa de mineralização líquida do N no solo comparado ao manguezal de Bacia. Não foram observadas diferenças da taxa de nitrificação líquida entre os tipos fisiográficos, mas houveram evidências de que a taxa de nitrificação bruta foi maior no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia. A concentração de P disponível e de bases trocáveis no solo foram menores no manguezal de Bacia, assim como a concentração de P foliar e na serapilheira comparado ao manguezal de Franja. Não foram observadas diferenças na concentração de N foliar e na serapilheira entre os

tipos fisiográficos. A razão N:P foliar foi maior no manguezal de Bacia (15,92) comparado ao manguezal de Franja (13,16). O sistema solo-planta-serapilheira no manguezal de Franja exibiu maior $\delta^{15}\text{N}$ comparado ao manguezal de Bacia. As vegetação no manguezal de Bacia exibiu maior $\delta^{13}\text{C}$ foliar e menor AFE comparado à vegetação no manguezal de Franja. A vegetação no manguezal de Bacia exibiu uma correlação negativa entre o $\delta^{15}\text{N}$ e o $\delta^{13}\text{C}$ foliares. Os resultados permitiram concluir que manguezais de Franja e de Bacia exibem diferenças na dinâmica de N, que o manguezal de Franja exibe maior disponibilidade de N e taxas de transformação do N no solo e maior importância de entradas e saídas de N no sistema comparado ao manguezal de Bacia. Os resultados também evidenciaram que o manguezal de Bacia exibe maiores limitações por P e bases trocáveis e maiores restrições à manutenção de uma maior condutância estomática comparado ao manguezal de Franja.

Palavras-chave: Manguezal, Ecossistemas, Isótopos Estáveis, Nitrogênio, Fósforo

ABSTRACT

Despite the low species richness compared to other tropical forests, mangroves exhibit great structural and functional diversity. Aiming to contribute to a better understanding about the functioning of mangrove forests, we investigated N dynamics in two physiographic types of mangroves (Fringe and Basin forests), in southeastern Brazil. We tested the following hypothesis: (1) Fringe mangrove exhibit higher net rates of N mineralization and nitrification in the soil compared to Basin mangrove, characterizing the higher N availability in Fringe compared to Basin, and (2) the soil-plant-litter system in Fringe is ^{15}N enriched (exhibit higher $\delta^{15}\text{N}$) compared to Basin, due to higher N availability in Fringe compared to Basin. We evaluated: (1) the structure of vegetation, (2) nutrient limitations by the concentration and proportion of N and P in soil-plant-litter system, and concentrations of available P and exchangeable bases (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) in soil, (3) mineralization of N and nitrification net rates and their possible limiting factors (soil water content, soil redox potential, concentrations of total N, N-NH_4^+ and C:N ratio in soil and concentrations of N, P, and C:N, C:P and N:P ratios and total polyphenols concentration in litter), (4) nitrogen isotope ratio ($\delta^{15}\text{N}$) and carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) in soil-plant-litter system, and (5) specific leaf area (SLA). The canopy height, basal area and mean diameter at breast height were higher in Fringe mangrove, and the density of individuals was higher in Basin mangrove. *Rhizophora mangle* dominated Fringe mangrove and both *R. mangle* and *Laguncularia racemosa* dominated Basin mangrove. The concentration of organic N (total N) in soil and the soil redox potential were higher in Fringe than in Basin mangrove, as well as the N availability, characterized by the higher net rate of N mineralization in soil compared to Basin mangrove. The physiographic types did not differ in net rate of nitrification, however, there were evidences of higher gross rate of nitrification in Fringe compared to Basin mangrove. The concentrations of available P and exchangeable bases in soil were lower in Basin, as well as the concentrations of P in leaves and litter compared to Fringe mangrove. The physiographic types did not differ in leaf and litter N concentration. The N:P ratio was higher in Basin (15,92) compared to Fringe mangrove (13,16). The $\delta^{15}\text{N}$ in soil-plant-litter system was higher in Fringe than in Basin. The vegetation in Basin mangrove exhibited higher leaf $\delta^{13}\text{C}$ and lower SLA compared to Fringe mangrove. Foliar $\delta^{15}\text{N}$ was negatively correlated with leaf $\delta^{13}\text{C}$ in Basin mangrove. The results indicate that Fringe and Basin mangroves differ in N dynamics, that Fringe mangroves

exhibit higher N availability and rates of N transformation in soil, and higher importance of N inputs and outputs compared to Basin mangrove. The results also highlight that Basin mangrove exhibit higher P and exchangeable bases limitations, and higher restrictions to the maintenance of higher stomatal conductance compared to Fringe mangrove.

Keywords: Mangrove, Ecosystems, Stable Isotopes, Nitrogen, Phosphorus, Fringe, Basin

1. INTRODUÇÃO

O manguezal é um ecossistema florestal costeiro sujeito ao regime de marés, colonizado por espécies vegetais típicas denominadas "mangue", adaptadas à inundaç o, amplas variaç es de salinidade e ao substrato lamoso ou arenoso e de reduzido teor de oxig nio (SCHAEFFER-NOVELLI 1995, SCHAEFFER-NOVELLI *et al.* 2000). Existem aproximadamente 170.000 km² de florestas de mangue em todo o mundo distribu dos em regi es tropicais e subtropicais. Atr s apenas da Indon sia, o Brasil   o segundo pa s com maior  rea de manguezal do mundo, abrigando cerca de 13.000 km² de florestas de mangue (SPALDING *et al.* 2010, VALIELA *et al.* 2001), que se estendem do Rio Oiapoque, no Amap  (04 20' N) at  Laguna, em Santa Catarina (28 30' S) (SCHAEFFER-NOVELLI *et al.* 1990a).

Em todo o mundo, existem entre 54 e 70 esp cies de mangue (DUKE 1992), das quais apenas 7 ocorrem no Brasil (TABELA 1) (KJERFVE & LACERDA 1993). Apesar da reduzida riqueza de esp cies comparado   outras florestas tropicais, os manguezais apresentam elevada diversidade estrutural. Em escalas regionais, caracter sticas como o clima, o relevo e a amplitude das mar s exercem grande influ ncia sobre o desenvolvimento estrutural desses ambientes (SCHAEFFER-NOVELLI *et al.* 1990a). Em escalas locais, as florestas de mangue assumem diferentes graus de desenvolvimento estrutural, denominados tipos fisiogr ficos, dependendo da topografia, regime de inundaç o e caracter sticas f sico-qu micas do solo (LUGO & SNEDAKER 1974, CINTR N & SCHAEFFER-NOVELLI 1983).

Os principais tipos fisiogr ficos de manguezal s o os Bosques Ribeirinhos (*Riverine*), Bosques de Franja (*Fringe*), Bosques de Bacia (*Basin*) e o manguezal an o (*dwarf* ou *scrub*), que pode ser considerado como um caso particular de Bosque de Bacia. Os Bosques Ribeirinhos ocorrem em margens de rios periodicamente inundadas por  gua salobra e doce, caracterizados pela maior oferta de nutrientes e pelo maior desenvolvimento estrutural comparado aos demais tipos fisiogr ficos de manguezal. Os Bosques de Franja ocorrem em margens protegidas da linha costeira, sob grande influ ncia das mar s. Os Bosques de Bacia ocorrem no interior de manguezais, geralmente atr s de Bosques de Franja ou Ribeirinhos, caracterizados pelo menor desenvolvimento estrutural comparado   manguezais Ribeirinhos e de Franja e por um fluxo laminar de  gua ou pela estagnaç o da  gua no solo. As florestas an s exibem o menor desenvolvimento estrutural dos tipos fisiogr ficos de manguezal, encontradas em  reas que exibem pelo menos uma das seguintes caracter sticas: reduzida

oferta de nutrientes, acesso restrito à fontes de água para a vegetação, hipersalinidade e baixa temperatura (ver LUGO & SNEDAKER 1974, CINTRÓN & SCHAEFFER-NOVELLI 1983, COELHO JR. 1998, 2003, HOFF *et al.* 2002, SCHAEFFER-NOVELLI *et al.* 2005).

TABELA 1. Limite de distribuição sul das espécies de mangue na costa brasileira. Todas as espécies têm seu limite de distribuição norte no Amapá (04°20' N). Modificado de KJERFVE & LACERDA (1993).

Espécie	Limite sul	Ref.
Família Rhizophoraceae		
<i>Rhizophora harrisonii</i> Leechm.	Maranhão (2°40'S)	(1)
<i>Rhizophora racemosa</i> G. Mey	Maranhão (2°40'S)	(1)
<i>Rhizophora mangle</i> L.	Santa Catarina (27°51'S)	(2)
Família Acanthaceae		
<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	Rio de Janeiro (21°37'S)	(3)
<i>Avicennia schaueriana</i> Stapf & Leechm. ex Moldenke	Santa Catarina (28°30'S)	(2)
Família Combretaceae		
<i>Conocarpus erectus</i> L.	Rio de Janeiro (21°37'S)	(4)
<i>Laguncularia racemosa</i> (L.) C.F. Gaernt.	Santa Catarina (28°30'S)	(2)

Retirado de (1) SANTOS (1986), (2) CINTRÓN & SCHAEFFER-NOVELLI (1992), (3) LACERDA & REZENDE (1993) e (4) ARAÚJO & MACIEL (1979).

As florestas de mangue providenciam muitos serviços ambientais à sociedade: (1) constituem uma fonte de matéria orgânica particulada e dissolvida para águas costeiras adjacentes, fomentando a base da cadeia trófica de espécies comercialmente ou ecologicamente importantes (HOLGUIN *et al.* 2001, UPADHYAY *et al.* 2002, BARBIER 2000, FAUNCE & SERAFY 2006); (2) retêm no solo o excesso de sedimentos, nutrientes e poluentes presentes na água (LEWIS *et al.* 2011); (3) são considerados eficientes sumidouros de carbono (C) nos trópicos, em função da elevada produtividade e alocação de C em biomassa abaixo do solo e da reduzida taxa de decomposição da matéria orgânica observadas nesses ambientes (KOMIYAMA *et al.* 2008); (4) promovem a proteção da linha costeira contra erosão, assoreamento e inundações (HOFF *et al.* 2002); (5) constituem áreas de reprodução, desenvolvimento, alimentação e abrigo de espécies animais de origem marinha, límnic e

terrestre (HOFF *et al.* 2002); (6) contribuem com a manutenção da biodiversidade nos ecossistemas associados (HOLGUIN *et al.* 2001); (7) constituem uma fonte de proteína animal através da pesca e de produtos diversos, como madeira, tanino e mel, associado à subsistência de comunidades tradicionais (UPADHYAY *et al.* 2002) e (8) representam áreas de apelo estético, atrativas ao ecoturismo (EWEL *et al.* 1998). No entanto, esses serviços podem estar comprometidos frente às pressões antrópicas que as florestas de mangue estão sujeitas.

Entre 35 % e 50 % da área original de florestas de mangue do mundo foram perdidas nas últimas décadas (SPALDING *et al.* 2010, VALIELA *et al.* 2001), associado à exploração de espécies arbóreas como fonte de madeira e carvão, à poluição de origem urbana, industrial e agrícola e ao crescente uso de áreas de manguezal para a expansão urbana, agropecuária e da maricultura e para a produção de sal (TWILLEY 1998, ALONGI 2002, HOFF *et al.* 2002, UPADHYAY *et al.* 2002). No Brasil, as florestas de mangue constituem áreas de proteção permanente (APP) desde a aprovação do CÓDIGO FLORESTAL BRASILEIRO em 1965 (Art. 2, Lei nº4771). No entanto, áreas de manguezal tem sido suprimidas no país para a expansão urbana, industrial, turística, da carcinicultura e para a produção de sal (KJERFVE & LACERDA 1993, LACERDA 2002). O NOVO CÓDIGO FLORESTAL (NCF), aprovado em 2012 (Lei 12.651), autoriza a supressão da vegetação em áreas de manguezal "onde a função ecológica do manguezal esteja comprometida" para a execução de obras habitacionais, urbanização e regularização fundiária (Art. 8), ao invés de sua recuperação e passaram a ser legalizadas as atividades agrossilvipastoris em áreas de manguezal (Art. 61A, 63) e de carcinicultura em áreas de apicum (Art. 11) implementadas antes de 22 de Julho de 2008. Com o NOVO CÓDIGO FLORESTAL, as florestas de mangue no país estão legalmente suscetíveis ao desmatamento.

Além das pressões regionais que atingem as florestas de mangue, alterações ambientais globais como o aumento do nível do mar e a fertilização antrópica por nitrogênio (N) podem impor grandes impactos às florestas de mangue de todo o mundo (ver BLASCO *et al.* 1996, ELLISON & FARNSWORTH 1997, VALIELA *et al.* 2001, SCHAEFFER-NOVELLI *et al.* 2002). Associado às alterações climáticas globais, está previsto o aumento gradual do nível dos oceanos entre 1,8 à 5,9 mm. ano⁻¹ até 2100 (IPCC 2007). Os manguezais são capazes de expandir lateralmente, migrar em direção ao mar e para o interior na presença de substrato disponível, mantendo sua posição em relação ao nível do mar. No entanto, a migração em direção ao interior é limitada pela competição com a vegetação de terras baixas, pela presença

de construções urbanas e pela inclinação da encosta. Quanto maior é a declividade do terreno, menores são a área sob influência das marés e a taxa de sedimentação. Na margem com o mar, processos erosivos podem ser intensificados por alterações na hidrologia, reduzindo a área de substrato disponível para a colonização por espécies de mangue. O aumento do nível do mar e as restrições à migração dos manguezais podem resultar na redução da área ocupada por esses ambientes (SCHAEFFER-NOVELLI *et al.* 2002) e as alterações na hidrologia previstas (*e.g.* WIGLEY & RAPER 1992, JELGERSMA *et al.* 1993) podem impor alterações na estrutura e no funcionamento das florestas de mangue remanescentes.

A fertilização antrópica por N dos ecossistemas naturais resulta principalmente de emissões de N para a atmosfera associadas à queima de combustíveis fósseis, do uso em larga escala de fertilizantes nitrogenados e do cultivo de plantas fixadoras de N (VITOUSEK *et al.* 1997, GALLOWAY *et al.* 2005, GRUBER & GALLOWAY 2008). Respostas distintas de crescimento, reprodução e sobrevivência ao excesso de N modificam a habilidade competitiva de indivíduos e espécies, o que pode resultar em alterações dos padrões de coexistência, dominância e diversidade nas comunidades vegetais (BOBBINK *et al.* 1998, GOUGH *et al.* 2000, STEVENS *et al.* 2004, XIA & WAN 2008). Em comunidades limitadas por N, a maior disponibilidade desse nutriente pode resultar no aumento da produtividade, ciclagem e perdas de N para a atmosfera (FENN *et al.* 1998). Em comunidades limitadas por outros nutrientes, o excesso de N pode reforçar as limitações nutricionais do sistema (VAN DER WOUDE *et al.* 1994), reduzindo a produtividade e a ciclagem de N no sistema (GOTELLI & ELLISON 2002). Assim como o aumento do nível do mar, a maior oferta de N deve resultar em alterações na estrutura e no funcionamento de florestas de mangue em todo o mundo.

Ainda há muitas lacunas no conhecimento sobre o funcionamento de manguezais que permitam inferir sobre as consequências do aumento do nível do mar e da fertilização antrópica por N e sobre quais serviços ambientais prestados por esses ambientes à sociedade estarão comprometidos. O conhecimento da dinâmica de N nos diferentes tipos fisiográficos de manguezal será de extrema importância para que essas avaliações sejam possíveis. A dinâmica de N nos ecossistemas é o resultado direto ou indireto de muitos processos ecossistêmicos, como a fotossíntese e a decomposição da matéria orgânica, e da ação de fatores abióticos e bióticos reguladores das taxas de processos ecossistêmicos, os quais atuam em diferentes escalas espaciais e temporais (ver CHAPIN *et al.* 2011). É evidente a

complexidade em acessar a dinâmica de N através de medidas repetitivas de processos e fatores relacionados à ciclagem de N nos ecossistemas. A esse respeito, a quantificação da composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) em compartimentos chave do ecossistema, como a vegetação e o solo, possuem a vantagem de integrar a dinâmica de N no sistema (HÖGBERG 1997, ROBINSON 2001, AMUNDSON *et al.* 2003, HOULTON *et al.* 2006, 2007).

A característica integradora da dinâmica de N exibida pela assinatura isotópica do N em compartimentos do sistema reflete o fracionamento contra o isótopo pesado ^{15}N durante as reações de transformação do N no solo mediadas por micro-organismos (*i.e.* nitrificação, desnitrificação e volatilização) (FIGURA 1). O isótopo leve ^{14}N reage mais rapidamente e os produtos são mantidos enriquecido em ^{14}N , enquanto que os substratos são mantidos enriquecido em ^{15}N (HÖGBERG 1997). Ecossistemas com menores limitações por N, geralmente exibem maior disponibilidade de formas inorgânicas de N no solo e assim, maiores taxas de transformação do N no solo e perdas de N para atmosfera, o que mantém os diferentes compartimentos do sistema enriquecidos em ^{15}N (VITOUSEK & SANFORD 1986, VITOUSEK & MATSON 1988, MARTINELLI *et al.* 1999, HOULTON *et al.* 2006, OMETTO *et al.* 2006, NARDOTO *et al.* 2008). Diferentemente, ecossistemas com maiores limitações por N tendem a exibir menores disponibilidade de N, taxas de transformação de N no solo e perdas de N para a atmosfera, o que mantém os diferentes compartimentos do sistema enriquecidos em ^{14}N (MARTINELLI *et al.* 1999, BUSTAMANTE *et al.* 2004, MARDEGAN *et al.* 2009). O $\delta^{15}\text{N}$ expressa a proporção dos isótopos $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ em compartimentos do sistema, em relação ao padrão internacional, a composição isotópica do N da atmosfera. Quanto mais enriquecido em ^{15}N é o sistema, maior é o $\delta^{15}\text{N}$ dos seus diferentes compartimentos e quanto mais enriquecido em ^{14}N , menor é o $\delta^{15}\text{N}$ dos diferentes compartimentos. O maior $\delta^{15}\text{N}$ em compartimentos do sistema reflete e caracteriza a maior disponibilidade de N, maiores taxas de transformação de N no solo e perdas de N para a atmosfera e indicam a maior importância de entradas e saídas de N no sistema comparado a sistemas que exibem menor $\delta^{15}\text{N}$.

Os tipos fisiográficos de manguezal diferem em fatores abióticos e taxas de processos ecossistêmicos reguladores da dinâmica de N. Os Bosques de Franja são caracterizados pela maior concentração de matéria orgânica e nutrientes no solo e maior produtividade e taxas de decomposição em relação à Bosques de Bacia (ver TWILLEY *et al.* 1986, SCHAEFFER-NOVELLI *et al.* 1990a, COELHO JR. 1998, 2003, ALMEIDA 2005, LUGO 2007). Essas diferenças sugerem

que manguezais de Franja exibem menores limitações nutricionais, maiores disponibilidade de N e taxas de transformação do N no solo e maior $\delta^{15}\text{N}$ comparado a manguezais de Bacia. Se manguezais de Franja e de Bacia diferem com relação à dinâmica de N, devem responder de maneira distinta à fertilização antrópica por N e ao aumento do nível do mar.

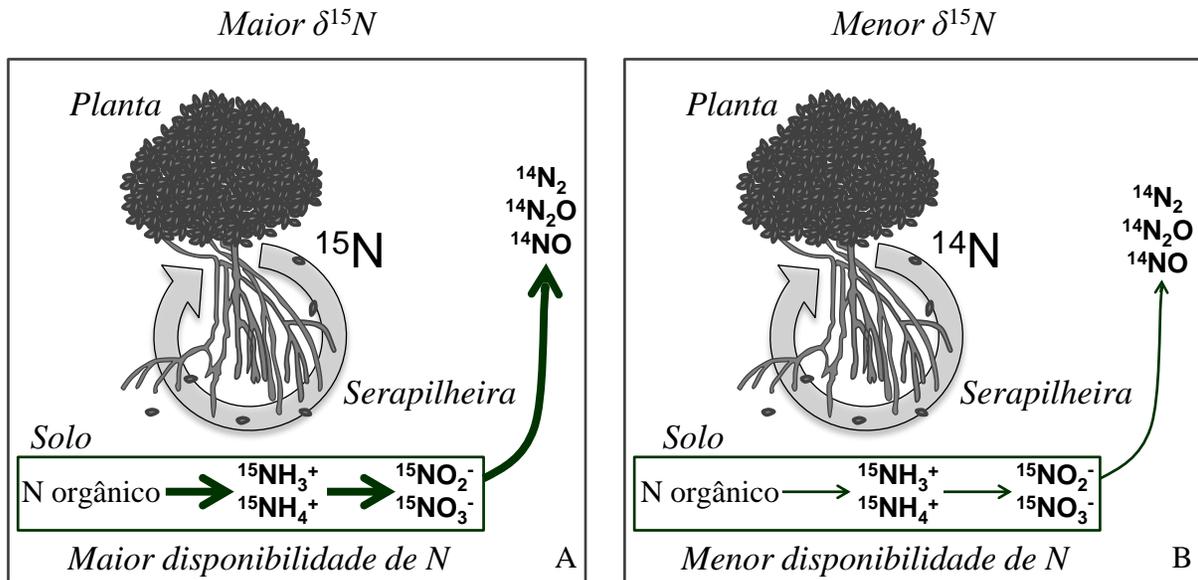


FIGURA 1. Diferenças na composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) entre ecossistemas com menores limitações por N (A) comparado a ecossistemas com maiores limitações por N (B).

2. OBJETIVOS

O objetivo geral do presente estudo foi investigar a dinâmica de nitrogênio em Bosques de Franja e de Bacia no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, município de Cananéia, extremo sul do litoral do Estado São Paulo. Os objetivos específicos foram: (1) Caracterizar a disponibilidade de N através das taxas de mineralização do N e de nitrificação líquidas no solo; (2) Investigar possíveis limitações às taxas de mineralização do N e de nitrificação líquidas no solo (a umidade, o potencial redox, as concentrações de N total, P disponível e de N- NH_4^+ e a razão C:N no solo e as concentrações de N e P, as razões C:N, C:P, N:P e o teor de polifenóis totais na serapilheira); (3) Avaliar as limitações nutricionais através da concentração e proporção de N e P no sistema solo-planta-serapilheira e pela disponibilidade de N, P e de bases trocáveis (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) no solo; (4) Quantificar a composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) no sistema solo-planta-serapilheira; (5) Investigar a ocorrência de

fixação biológica do N associativa com espécies de mangue através do $\delta^{15}\text{N}$ foliar e (6) quantificar a composição isotópica do C ($\delta^{13}\text{C}$) foliar e o atributo área foliar específica (AFE), para avaliar possíveis relações entre a dinâmica de N e relações hídricas nos manguezais investigados.

3. HIPÓTESES

Diante desse contexto, as seguintes hipóteses foram testadas:

(1) o manguezal de Franja exibe maiores taxas de mineralização do N e de nitrificação líquidas comparado ao manguezal de Bacia, caracterizando a maior disponibilidade de N no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia;

(2) o sistema solo-planta-serapilheira no manguezal de Franja é mais enriquecido em ^{15}N (exibe maior $\delta^{15}\text{N}$) comparado ao manguezal de Bacia, refletindo a maior disponibilidade de N no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia.

4. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

As florestas de mangue são ricas em matéria orgânica (MO) e, no entanto, geralmente exibem reduzida disponibilidade de nutrientes (ALONGI *et al.* 1993, REEF *et al.* 2010). A alta produtividade associada a elevada alocação de C em biomassa radicular (KOMIYAMA *et al.* 2008) e taxas de decomposição que podem ser bastante reduzidas em solos anóxicos (ver NEDWELL *et al.* 1994, KRISTENSEN *et al.* 2008) (TABELA 2), resultam em um elevado acúmulo de MO nesses ambientes e de nutrientes em formas orgânicas que não estão prontamente disponíveis à absorção pela vegetação. A alta produtividade exibida por florestas de mangue deve, portanto, estar associada à eficientes mecanismos de absorção, reciclagem e retenção de nutrientes (HOLGUIN *et al.* 2001, REEF *et al.* 2010).

O nitrogênio (N) e o fósforo (P) são os nutrientes mais diretamente envolvidos no processo fotossintético e no metabolismo celular (ver TAIZ & ZEIGER 2004). Experimentos de fertilização em manguezais têm demonstrado que a produtividade primária nesses ambientes é limitada pela disponibilidade de N e/ou P. Parece existir uma tendência de maior limitação por N em manguezais em maiores latitudes e por P em menores latitudes (TABELA 3), embora existam variações locais dependendo do tipo fisiográfico. Autores que observaram uma co-limitação por N e P em menores latitudes relataram maiores respostas de crescimento à

fertilização por P em relação ao N (e.g. CHEESEMAN & LOVELOCK 2004, LOVELOCK *et al.* 2004, 2007a). A fertilidade de manguezais é em parte determinada pela fertilidade de solos de terras altas, que nos trópicos, geologicamente antigos e intemperizados possuem uma menor oferta de P em relação ao N, o qual é repostado via fixação biológica (VITOUSEK 1984, VITOUSEK & SANFORD 1986).

TABELA 2. Estimativas de produtividade, respiração e estoque de biomassa em florestas de mangue e florestas tropicais.

	Manguezais	Florestas tropicais
PPL (Mg C. ha ⁻¹ . ano ⁻¹)	2 - 50 ⁽¹⁾	1,7 - 21,7 ⁽²⁾
B _{acima} (Mg. ha ⁻¹)	8 - 460 ⁽³⁾	5 - 431 ⁽⁴⁾
B _{abaixo} (Mg. ha ⁻¹)	12 - 181 ⁽³⁾	1 - 128 ⁽⁴⁾
B _{abaixo} /B _{acima}	0,04 - 1,43 ⁽³⁾	0,07 - 0,53 ⁽⁴⁾
R (Mg C. ha ⁻¹ . ano ⁻¹)	0,1 - 16,3 ⁽⁵⁾	6,3 - 12,6 ⁽⁶⁾

"PPL"= Produtividade primária líquida, "B_{acima}"= Biomassa acima do solo, "B_{abaixo}"= Biomassa abaixo do solo (inclui raízes escora para manguezais) e "R"= respiração do solo. Retirado de (1) ALONGI (2009), (2) CLARK *et al.* (2001), (3) KOMIYAMA *et al.* (2008), (4) CAIRNS *et al.* (1997), (5) KRISTENSEN *et al.* (2008) e (6) RAICH & SCHLESINGER (1992).

Limitações nutricionais em manguezais também tem sido avaliadas pela proporção de N e P em folhas maduras (razão N:P foliar) (TABELA 4). Valores de N:P foliar inferiores à 14 têm sido interpretados como uma maior limitação por N, superiores à 16, como uma maior limitação por P e valores entre 14 e 16, como uma co-limitação por N e P (AERTS & CHAPIN 2000, GÜSEWELL & KOERSELMAN 2002). Assim como os experimentos de fertilização, a razão N:P foliar evidencia que possam existir diferenças em limitações nutricionais entre os tipos fisiográficos de manguezal (TABELA 4).

TABELA 3. Estudos que avaliaram limitações nutricionais em manguezais através de experimentos de fertilização.

Bosque	H (m)	Espécie(s)	Limitação	Latitude	Longitude	País	Ref.
FR	3,5 - 6	<i>R. mangle</i>	N	27°33'N	80°20'O	Estados Unidos da América (EUA)	(1)
FA	~ 1	<i>A. germinans</i> (L.) L.	N	27°33'N	80°20'O	EUA	(1)
FA	~ 1	<i>A. germinans</i> , <i>L. racemosa</i>	N	27°33'N	80°20'O	EUA	(2)
FA	1 - 1,4	<i>A. germinans</i>	N	27°33'N	80°20'O	EUA	(3)
FR	5 - 7	<i>R. mangle</i>	N	27°33'N	80°20'O	EUA	(4)
FA	< 1,5	<i>A. germinans</i> , <i>L. racemosa</i>	N	27°33'N	80°20'O	EUA	(4)
RI	> 10	<i>R. mangle</i>	P	25°19'N	80°56'O	EUA	(5)
FA	< 1	<i>R. mangle</i>	P	25°19'N	80°56'O	EUA	(5)
FA	< 1	<i>R. mangle</i>	P	25°18'N	80°27'O	EUA	(6)
FA	< 1,5	<i>R. mangle</i>	P	16°50'N	88°06'O	Belize (BLZ)	(7)
FA	< 1,5	<i>R. mangle</i>	P	16°50'N	88°06'O	BLZ	(8)
FR	5 - 6	<i>R. mangle</i>	N	16°50'N	88°06'O	BLZ	(9)
FA	< 1,5	<i>R. mangle</i>	P	16°50'N	88°06'O	BLZ	(9)
FR	3 - 7	<i>R. mangle</i>	N e P	16°50'N	88°06'O	BLZ	(10)
FA	< 1,5	<i>R. mangle</i>	P	16°50'N	88°06'O	BLZ	(10)
FA	1 - 1,4	<i>A. germinans</i>	P	16°50'N	88°06'O	BLZ	(3)
FR	5 - 7	<i>R. mangle</i>	N	16°50'N	88°06'O	BLZ	(4)
FA	< 2	<i>R. mangle</i> , <i>A. germinans</i>	P	16°50'N	88°06'O	BLZ	(4)
FA	< 1	<i>R. mangle</i>	N e P	9°21'N	82°15'O	Panamá (PAN)	(11)
FR	3 - 5	<i>R. mangle</i>	N	9°21'N	82°15'O	PAN	(4)
FA	< 1,5	<i>R. mangle</i>	N e P	9°21'N	82°15'O	PAN	(4)
FA	< 2	<i>A. marina</i> (Forssk.) Vierh.	N	16°30'S	145°27'L	Austrália (AUS)	(4)

FR	5 - 7	<i>R. lamarckii</i> Montr.	N e P	18°20'S	146°10'L	AUS	(4)
FA	< 1,5	<i>C. tagal</i> (Perr.) C.B. Rob.	N e P	18°20'S	146°10'L	AUS	(4)
FA	< 1,5	<i>A. marina</i> , <i>C. tagal</i>	N	19°16'S	147°01'L	AUS	(4)
FR	3 - 5	<i>A. marina</i>	N	21°44'S	114°35'L	AUS	(4)
FA	< 1,5	<i>A. marina</i>	N	21°44'S	114°35'L	AUS	(4)
FA	< 1,5	<i>A. marina</i>	N	28°48'S	32°05'L	África do Sul (ZA)	(13)
FR	< 2,5	<i>A. marina</i>	N	36°43'S	175°37'L	Nova Zelândia (NZD)	(14)
FA	~ 1	<i>A. marina</i>	N	36°43'S	175°37'L	NZD	(14)
FR	2 - 3	<i>A. marina</i>	N	36°45'S	175°30'L	NZD	(4)
FA	< 1,5	<i>A. marina</i>	N	36°45'S	175°30'L	NZD	(4)
FR	2 - 3	<i>A. marina</i>	N	36°55'S	174°30'L	NZD	(4)
FA	< 1,5	<i>A. marina</i>	N	36°55'S	174°30'L	NZD	(4)
FR	< 2	<i>A. marina</i>	N	36°56'S	174°57'L	NZD	(14)
FA	< 1	<i>A. marina</i>	N	36°56'S	174°57'L	NZD	(14)

Estão listadas as espécies dominantes. "FR" = Franja, "RI" = Ribeirinho, "FA" = Floresta Anã e "H" = altura do dossel. Retirados de (1) FELLER *et al.* (2003), (2) LOVELOCK & FELLER (2003), (3) FELLER *et al.* (2007), (4) LOVELOCK *et al.* (2007a), (5) KOCK (1997), (6) KOCK & SNEDAKER (1997), (7) FELLER (1995), (8) FELLER *et al.* (1999), (9) FELLER *et al.* (2002), (10) CHEESEMAN & LOVELOCK (2004), (11) LOVELOCK *et al.* (2004), (13) NAIDOO (2009) e (14) LOVELOCK *et al.* (2007b).

TABELA 4. Concentração foliar de nitrogênio e fósforo e razão N:P foliar em diferentes tipos fisiográficos de manguezal dominados por *R. mangle*, *L. racemosa* e *A. schaueriana*.

Bosque	Espécie(s)	N (mg/g)	P (mg/g)	N:P	n	Latitude	Longitude	País	Ref.
RI	<i>R. mangle</i>	12,5 ± 0,4	0,8 ± 0,1	15,6 ± 2,0*	5	18°06'S	39°33'O	Brasil (BRA)	(1)
RI	<i>L. racemosa</i>	10,7 ± 1,3	1,3 ± 0,3	8,2 ± 2,1*	5	18°06'S	39°33'O	BRA	(1)
RI	<i>R. mangle, L. racemosa</i>	15,5	1,3	11,9*	15	18°06'S	39°33'O	BRA	(2)
RI	<i>A. schaueriana</i>	19,0 ± 0,9	1,5 ± 0,1	12,7 ± 1,0*	5	18°35'S	39°44'O	BRA	(3)
RI	<i>L. racemosa</i>	14,8 ± 2,4	1,4 ± 0,4	10,6 ± 3,5*	10	18°35'S	39°44'O	BRA	(3)
RI	<i>R. mangle</i>	12,9 ± 2,7	1,0 ± 0,1	12,9 ± 3,0*	10	18°35'S	39°44'O	BRA	(3)
RI	<i>L. racemosa</i>	14,7 ± 2,6	1,6 ± 1,0	9,2 ± 6,0*	10	18°35'S	39°44'O	BRA	(4)
RI	<i>R. mangle</i>	13,6 ± 4,7	1,0 ± 0,3	13,6 ± 6,2*	10	18°35'S	39°44'O	BRA	(4)
MÉDIA		14,2 ± 3,9	1 ± 2	12 ± 5					
FR	<i>R. mangle</i>	12,6 ± 0,5	1,0 ± 0,03	12,6 ± 0,7*	27	27°33'N	80°20'O	EUA	(5)
FR	<i>R. mangle</i>	~ 10,8	~ 0,6 ^a	~ 18,0*	10	18°14'N	65°36'O	Porto Rico (PRI)	(6)
FR	<i>R. mangle</i>	~ 6,5	~ 0,4 ^a	~ 16,3*	32	17°57'N	66°13'O	PRI	(7)
FR	<i>R. mangle</i>	8,9 ± 0,1	0,60 ± 0,04	14,8 ± 1,6	9	16°50'N	88°06'O	BLZ	(8)
FR	<i>R. mangle</i>	11,9 ± 1,4	1,0 ± 0,1	11,9 ± 1,8*	5	18°35'S	39°44'O	BRA	(3)
FR	<i>R. mangle</i>	11,9 ± 1,5	1,1 ± 0,1	10,8 ± 0,2*	5	18°35'S	39°44'O	BRA	(4)
FR	<i>L. racemosa</i>	11,5 ± 4	1,2 ± 0,3	9,6 ± 0,4*	5	18°35'S	39°44'O	BRA	(4)
FR	<i>L. racemosa</i>	12,7 ± 3,5	1,2 ± 0,2	10,6 ± 3,4*	5	18°35'S	39°44'O	BRA	(3)
MÉDIA		11 ± 3	0,9 ± 0,9	13 ± 3					
BA	<i>R. mangle</i>	~ 15,4	~ 0,5	~ 30,8*	32	17°57'N	66°13'O	PRI	(7)
BA	<i>L. racemosa</i>	~ 9,9	~ 0,8	~ 12,4*	32	17°57'N	66°13'O	PRI	(7)
BA	<i>R. mangle</i>	12,7 ± 0,6	1,0 ± 0,1	12,7 ± 1,4*	5	18°06'S	39°33'O	BRA	(1)
BA	<i>L. racemosa</i>	10,7 ± 1,5	1,6 ± 0,2	6,7 ± 1,3*	5	18°06'S	39°33'O	BRA	(1)

BA	<i>R. mangle, L. racemosa</i>	17,2	1,4	12,3*	15	18°06'S	39°33'O	BRA	(2)
MÉDIA		13 ± 1	1 ± 1	15 ± 2					
FA	<i>R. mangle</i>	~ 10,6	~ 0,5	~ 21,0*	30	18°14'N	65°36'O	PRI	(6)
FA	<i>R. mangle</i>	10,2 ± 1,4	0,4 ± 0,1	25,5 ± 7,2*	12	16°50'N	88°06'O	BLZ	(10)
FA	<i>R. mangle</i>	9,6 ± 0,5	0,4 ± 0,01	24,0 ± 1,4	9	16°50'N	88°06'O	BLZ	(8)
FA	<i>R. mangle</i>	12,2 ± 0,03	0,7 ± 0,2	17,4 ± 5,0	8	9°21'N	82°15'O	PAN	(11)
MÉDIA		11 ± 1	0,5 ± 0,6	22 ± 4					

Estão apresentados valores médios ± o desvio padrão. Valores aproximados foram retirados de gráficos. "*" indica valores calculados para o presente estudo. Em negrito estão apresentados os valores médios por tipo fisiográfico. "RI"= Ribeirinho, "FR" = Franja, "BA"= Bacia e "FA"= Floresta Anã. "n" indica o tamanho amostral. Retirados de (1) CUZZUOL & ROCHA (2001), (2) CUZZUOL & ROCHA (2012), (3) BERNINI *et al.* (2006), (4) BERNINI *et al.* (2010), (5) FELLER *et al.* (2003), (6) MEDINA *et al.* (2010), (7) LUGO *et al.* 2007, (8) FELLER *et al.* (2002), (10) FELLER (1995) e (11) LOVELOCK *et al.* (2004).

Recentemente, a análise da composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) tem sido investigada em manguezais (e.g. FRY *et al.* 2000, MCKEE *et al.* 2002, WOOLLER *et al.* 2003, FOGEL *et al.* 2008, MEDINA *et al.* 2010). O $\delta^{15}\text{N}$ expressa a proporção dos isótopos estáveis do nitrogênio $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ na amostra (R_{amostra}) (e.g. folhas, solo ou serapilheira), relativamente ao padrão internacional, a composição isotópica do N da atmosfera ($R_{\text{padrão}} = 0,0036765$), em desvios por mil (‰): $\delta = (R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}} - 1) \times 1000$. A abundância natural dos isótopos estáveis do N ($\delta^{15}\text{N}$) em compartimentos do sistema (e.g. vegetação, TABELA 5) é determinada (1) pela assinatura isotópica da fonte de N ou a mistura de fontes, (2) pelo fracionamento contra o isótopo pesado ^{15}N durante reações de transformação do N no solo mediadas por micro-organismos e (3) pelo fracionamento na planta, durante a absorção, assimilação e/ou translocação do N (DAWSON *et al.* 2002, MARTINELLI *et al.* 2009). O fracionamento contra o ^{15}N durante reações químicas ocorre porque o isótopo pesado ^{15}N forma ligações químicas mais fortes enquanto que o isótopo leve ^{14}N reage mais rapidamente e necessita de menor energia de ativação (HÖGBERG 1997).

Estudos que avaliaram a composição isotópica do N em manguezais têm demonstrado que Bosques de Franja exibem maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ (i.e. enriquecido em ^{15}N) comparado à Florestas Anãs (TABELA 5). Diferentes hipóteses foram propostas para explicar esse padrão. A hipótese do fracionamento por micro-organismos no solo propõe que diferenças na assinatura isotópica do N entre ecossistemas resultam de diferenças na disponibilidade de N, nas taxas de transformação de N no solo e perdas de N para a atmosfera (HÖGBERG 1990, 1997). Menores limitações nutricionais e maiores taxas de transformação de N no solo em Bosques de Franja comparado a Florestas Anãs foi considerado como uma possível explicação para as diferenças de $\delta^{15}\text{N}$ entre os tipos fisiográficos (ver FRY *et al.* 2000, MCKEE *et al.* 2002).

TABELA 5. Composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) em folhas de *R. mangle* em Bosques de Franja e Florestas Anãs.

Bosque	H (m)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	n	Latitude	Longitude	País	Ref.
FR	-	~ 7	5 - 10	25°28'N	80°21'O	EUA	(1)
FR	-	+ 7	5 - 10	25°17'N	80°18'O	EUA	(1)
FR	3 - 7	+ 2	5 - 10	25°15'N	80°27'O	EUA	(1)
FR	3 - 6	+ 0,2	10	17°57'N	65°36'O	PRI	(2)
FR	4 - 7	+ 0,1	9	16°50'N	88°06'O	BLZ	(3)

FR	5 - 6	0,0 ± 0,5	3	16°50'N	88°06'O	BLZ	(4)
FR	5 - 6	- 0,6 ± 1,7	114	16°50'N	88°06'O	BLZ	(5)
MÉDIA		2					
FA	-	~ 0	5 - 10	25°28'N	80°21'O	EUA	(1)
FA	-	~ 0	5 - 10	25°17'N	80°18'O	EUA	(1)
FA	-	- 3	5 - 10	25°17'N	80°18'O	EUA	(1)
FA	< 1,5	- 5	5 - 10	25°15'N	80°27'O	EUA	(1)
FA	< 1,5	+ 2	5 - 10	25°15'N	80°27'O	EUA	(1)
FA	< 2	- 5,4	9	16°50'N	88°06'O	BLZ	(3)
FA	< 1,5	- 6,8 ± 4,7	202	16°50'N	88°06'O	BLZ	(5)
FA	> 1,5	- 5,5	10	16°50'N	65°36'O	PRI	(2)
FA	< 1	- 7,5	10	16°50'N	65°36'O	PRI	(2)
FA	0,5 - 1	- 10,1 ± 0,6	3	16°50'N	88°06'O	BLZ	(4)
FA	~ 1,5	- 11,1	10	16°50'N	65°36'O	PRI	(2)
MÉDIA		- 5					

Estão apresentados valores médios. Valores aproximados foram retirados de gráficos. Em negrito estão apresentados os valores médios por tipo fisiográfico. "FR" = Franja, "FA"= Floresta Anã e "H"= altura do dossel. "n" indica o tamanho amostral. Retirados de (1) FRY *et al.* (2000), (2) MEDINA *et al.* 2010, (3) MCKEE *et al.* (2002), (4) WOOLLER *et al.* (2003) e (5) FOGEL *et al.* (2008).

De maneira geral, as florestas de mangue preservadas são caracterizadas por reduzidas concentrações de N inorgânico e taxas de transformação do N no solo, à exceção da fixação biológica do N (FBN) (*i.e.* produção de amônia " NH_3^{++} " e amônio " NH_4^{++} " a partir do N_2 atmosférico, mediada por micro-organismos que contêm a enzima nitrogenase) (TABELA 6). Altas taxas de FBN têm sido observadas em florestas de mangue associadas ao sedimento e à serapilheira, na rizosfera e sobre as raízes de espécies de mangue (*e.g.* HOLGUIN *et al.* 1992, MANN & STEINKE 1992, TOLEDO *et al.* 1995, LEE & JOYE 2006). A ação da nitrogenase exibe um alto requerimento energético e, portanto, ocorre apenas em circunstâncias de elevada oferta de C, adequada disponibilidade de P no solo e se a disponibilidade de formas inorgânicas de N no solo é reduzida. A nitrogenase é desnaturada na presença de oxigênio, em condições aeróbicas apenas os micro-organismos aeróbios e aeróbios facultativos, capazes de proteger a nitrogenase do contato com o oxigênio, realizam a FBN em menores taxas (CHAPIN *et al.* 2011). O sedimento anaeróbico e rico em MO favorece a ocorrência de altas taxas de

FBN em manguezais (REEF *et al.* 2010). No entanto, o solo de florestas de mangue pode ser bastante heterogêneo e a FBN pode ser limitada em sítios de menor oferta de C e P no solo, de condições aeróbicas (potencial redox "Eh" > 330 mV), de maior disponibilidade de NH_4^+ e também em sítios hipersalinos (> 48 ‰) e de condições de pH básico (> 6,5), que são condições supressoras da atividade da nitrogenase (ver PATRICK & MAHAPATRA 1968, ZUBERER & SILVER 1979, DICKER & SMITH 1981, VAN DER VALK & ATTIWILL 1984, HOWARTH & MARINO 1988, MANN & STEINKE 1992, TOLEDO *et al.* 1995, REEF *et al.* 2010, VOVIDES *et al.* 2011a,b, ROMERO *et al.* 2012). A FBN é a segunda maior atividade bacteriana em manguezais, atrás apenas da decomposição anaeróbica por bactérias redutoras de sulfato (HOLGUIN *et al.* 2001), o que caracteriza e reduzida disponibilidade de N nesses ambientes. A importância da FBN associativa foi pouco investigada em plantas de mangue. A FBN livre, no entanto, parece contribuir significativamente com a oferta de N no solo de manguezais.

TABELA 6. Concentração de formas inorgânicas do N na água intersticial e estimativas das taxas de transformação do N no solo de Florestas de mangue.

N- NH_4 (μM)	3 à 324 ⁽¹⁾
N- NO_3 (μM)	0,2 à 12 ⁽¹⁾
N disponível ($\mu\text{g N} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)	~ 1,5 à 6 ⁽²⁾
Mineralização ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	0,012 ⁽³⁾ à 21,81 ⁽⁴⁾
Nitrificação ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	0,012 ⁽⁵⁾ à 6 ^(12, 15)
Desnitrificação ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	0,012 ⁽⁵⁾ à 7 ⁽⁸⁾
Volatilização ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	~ 0 à 0,4 ⁽¹⁴⁾
FBN ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	0 ⁽⁷⁾ à 284 ⁽¹³⁾

Estão apresentados valores médios retirados de (1) MIDDELBURG *et al.* (1996), (2) FELLER *et al.* (2002), (3) KRISTENSEN *et al.* (1998), (4) NEDWELL *et al.* (1994), (5) KRISTENSEN *et al.* (1995), (6) ALONGI *et al.* (2002), (7) LEE & JOYE (2006), (8) ALONGI *et al.* (1999), (9) ALONGI *et al.* (2000), (12) CORREDOR *et al.* (1999), (13) PURVAJA *et al.* (2008), (14) VOVIDES *et al.* (2011b) e (15) RIVERA-MONROY & TWILLEY (1996).

A mineralização do N inclui as reações de amonificação e de nitrificação. A amonificação consiste na produção de NH_3^+ e NH_4^+ a partir do N orgânico dissolvido na solução do solo e a nitrificação, na produção de NO_2^- e NO_3^- a partir da NH_3^+ e NH_4^+ disponíveis no solo, mediadas por micro-organismos. A mineralização do N é em parte determinada pela quantidade de substrato disponível para a decomposição (*i.e.* quantidade de serapilheira e o teor de MO no solo) e pelas taxas de decomposição (CHAPIN *et al.* 2011). Em manguezais, a frequência de inundação é apontada como o principal determinante das taxas de decomposição e de mineralização do N. A inundação pela maré mantém as condições de umidade e temperatura adequadas à atividade de micro-organismos no solo, favorece a lixiviação e renova o oxigênio do solo, promovendo a manutenção de condições moderadamente redutoras ($330 > \text{Eh} > -100 \text{ mV}$), favoráveis à mineralização do N (ver PATRICK & MAHAPATRA 1968, REICE *et al.* 1984, TWILLEY *et al.* 1986, MACKEY & SMAIL 1996, MIDDLETON & MCKEE 2001, FELLER *et al.* 2002). As taxas de decomposição e de mineralização do N em manguezais também são determinadas pela qualidade da serapilheira e da MO no solo (*e.g.* as concentrações de N e taninos e a razão C:N da serapilheira e no solo) (ALONGI *et al.* 1993, FELLER 1995, TWILLEY *et al.* 1997, FELLER *et al.* 1999, CHEN & TWILLEY 1999, KRISTENSEN *et al.* 2008). Quanto maior é oferta de N no solo, menor é a imobilização desse nutriente por micro-organismos do solo e maior é a taxa de mineralização do N (CHAPIN *et al.* 2011). Os taninos, por outro lado, exercem um efeito negativo sobre a mineralização do N, formando complexos recalcitrantes com proteínas no solo, que são resistentes à degradação por micro-organismos (ver MAIE *et al.* 2003).

As perdas de formas gasosas de N para a atmosfera ocorrem durante a nitrificação, desnitrificação e volatilização. A desnitrificação inclui as reações de redução de NO_2^- e NO_3^- em óxido nítrico "NO", óxido nitroso " N_2O " e N_2 atmosférico e a volatilização consiste na conversão de NH_4^+ em NH_3^+ perdida para a atmosfera, mediadas por micro-organismos. Perdas de NO e N_2O para a atmosfera também ocorrem durante a nitrificação. As taxas de nitrificação, desnitrificação e volatilização são reduzidas em manguezais (ALONGI *et al.* 1992, KRISTENSEN *et al.* 1995, RIVERA-MONROY *et al.* 1995a, RIVERA-MONROY & TWILLEY 1996, KRISTENSEN *et al.* 1998, VOVIDES *et al.* 2011b) (TABELA 6). Limitações à nitrificação em manguezais incluem a absorção de NH_4^+ pela vegetação e imobilização por micro-organismos do solo (MORREL & CORREDOR 1993, RIVERA-MONROY & TWILLEY 1996, PURVAJA *et al.*

2008), condições redutoras do solo ($Eh < 330$ mV) (PATRICK & MAHAPATRA 1968, SMITH & PATRICK 1983, ARMSTRONG *et al.* 1985, REEF *et al.* 2010) e a inibição da atividade de bactérias nitrificantes onde a concentração de taninos no solo é elevada (ALONGI *et al.* 1992). Limitações à desnitrificação incluem a absorção de NH_4^+ e NO_3^- pela vegetação e imobilização por micro-organismos do solo (CORREDOR & MORREL 1994, RIVERA-MONROY *et al.* 1995a, RIVERA-MONROY & TWILLEY 1996) e em sítios de condições aeróbicas ($Eh > 330$ mV) (PATRICK & MAHAPATRA 1968, REEF *et al.* 2010). A volatilização em manguezais é limitada pela oferta de NH_4^+ no solo e em condições de pH ácido, em que a conversão de NH_4^+ em NH_3^+ é reduzida (ALONGI *et al.* 1992, VOVIDES *et al.* 2011b).

Os tipos fisiográficos de manguezal diferem em taxas de processos ecossistêmicos e em fatores abióticos reguladores das taxas de transformação do N no solo. Os tipos fisiográficos de manguezal diferem na oferta de nutrientes no solo (FELLER 1995, RIVERA-MONROY & TWILLEY 1996, COELHO JR. 1998, FELLER *et al.* 1999, 2002, COELHO JR. 2003, MCKEE *et al.* 2002, FELLER *et al.* 2003, CHEESEMAN & LOVELOCK 2004), frequência de inundação (FELLER *et al.* 2002, MCKEE *et al.* 2002, COELHO JR. 2003), em produtividade (LIN & STERBERG 1992a,b,c, FELLER *et al.* 2002, 2003, CHEESEMAN & LOVELOCK 2004, ALMEIDA 2005, LUGO 2007) e em taxas de decomposição (FELLER *et al.* 2002, ALMEIDA 2005). É esperado, portanto, que os tipos fisiográficos de manguezal difiram em taxas de transformação do N no solo, maiores em manguezais Ribeirinhos, seguido por manguezais de Franja, de Bacia e Florestas Anãs (ver TWILLEY *et al.* 1986, TWILLEY 1988, 1995).

A variabilidade de $\delta^{15}N$ em manguezais também tem sido relacionada à limitação por P. A hipótese da demanda de crescimento e o fracionamento durante a absorção pela planta (GOERICK *et al.* 1994) propõe que sob menores limitações nutricionais há a maior demanda por N pela vegetação. Todo o N disponível tende a ser absorvido, independente se é ^{14}N ou ^{15}N , resultando no menor fracionamento contra o ^{15}N durante a absorção pela planta. Observando a maior limitação por P em Florestas Anãs comparado a Bosques de Franja (ver TABELA 4), MCKEE *et al.* (2002) propuseram que em Florestas Anãs há a menor demanda por N pela vegetação e que o maior fracionamento contra o ^{15}N durante a absorção resulta nos menores valores de $\delta^{15}N$ em manguezais Anãos comparado a manguezais de Franja. A relação entre o $\delta^{15}N$ foliar e o P em manguezais foi proposta a partir de experimentos de fertilização que verificaram que (1) a fertilização por N em Bosques de Franja e Florestas Anãs resulta na

diminuição do $\delta^{15}\text{N}$ foliar (a maior oferta de N aumenta a limitação por P) e que (2) a fertilização por P em Florestas Anãs resulta no aumento do $\delta^{15}\text{N}$ foliar (diminuição da limitação por P) (TABELA 7).

TABELA 7. Composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) foliar de indivíduos de *R. mangle* fertilizados por N e por P em Bosques de Franja e Florestas Anãs.

	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)			n	Ref.
	C	N	P		
FR	+ 0,1	- 3,0	+ 0,12	9	(1)
FR	+ 0,5	- 2,6	+ 0,7	3	(2)
FA	- 5,8	- 8,0	+ 0,12	9	(1)
FA	- 5,2	- 7,7	- 0,2	3	(2)

"FR"= Franja e "FA"= Floresta Anã. "C" indica indivíduos controle, "N" indica indivíduos fertilizados por N e "P" indica indivíduos fertilização por P. "n" indica o tamanho amostral. Retirados de (1) MCKEE *et al.* (2002) e (2) FOGEL *et al.* (2008).

Outra explicação para a variabilidade de $\delta^{15}\text{N}$ em manguezais relacionada a oferta de P é descrita pela *hipótese da absorção de N regulada pela disponibilidade de P*. Experimentos de fertilização demonstraram que a limitação por P em Florestas Anãs resulta em menores condutância estomática e hidráulica (CHEESEMAN & LOVELOCK 2004, LOVELOCK *et al.* 2004, 2006a,b), o que poderia impor limitações à absorção de N no tipo fisiográfico. Assim, FOGEL *et al.* (2008) propuseram que a maior limitação por P em Florestas Anãs limitaria a absorção de N nesse tipo fisiográfico e que o maior fracionamento contra o ^{15}N durante a absorção pela planta resultaria no menor $\delta^{15}\text{N}$ foliar em Florestas Anãs comparado a Bosques de Franja. Essa hipótese exemplifica como a dinâmica de nutrientes e as relações hídricas nos ecossistemas podem ser intimamente relacionadas.

A análise da composição isotópica do C ($\delta^{13}\text{C}$) na vegetação fornece medidas integradas da eficiência no uso da água em plantas C_3 (*i.e.* a assimilação de C por unidade de água perdida na transpiração durante o tempo de vida foliar). Em plantas C_3 , a variabilidade de $\delta^{13}\text{C}$ foliar reflete (1) diferenças na assinatura isotópica de fontes de CO_2 atmosférico, (2) diferenças na capacidade fotossintética foliar e/ou (3) diferenças na relação entre a pressão

interna de CO₂ na câmara estomática (pi) e a pressão externa de CO₂ da atmosfera (pa) (*i.e.* condutância estomática). Quanto maior é a condutância estomática (relação "pi/pa" maior), maior é o fracionamento contra o isótopo pesado ¹³C e menores são os valores de δ¹³C foliar. Por outro lado, quanto maior é a capacidade fotossintética, maior é o consumo de CO₂ (relação "pi/pa" menor), menor é a discriminação contra o ¹³C e maiores são os valores de δ¹³C foliar (FARQUHAR *et al.* 1982, 1989, EHLERINGER *et al.* 1993). Estudos sobre a variabilidade de δ¹³C revelam maiores valores na vegetação de manguezais anões comparados a Bosques de Franja (TABELA 8), indicando uma maior eficiência no uso da água por espécies de mangue em florestas anãs comparado à Bosques de Franja (*e.g.* LIN & STERNBERG 1992a,b,c, RAO *et al.* 1994, MCKEE *et al.* 2002, MEDINA & FRANCISCO 1997, KAO *et al.* 2001, CHEESEMAN & LOVELOCK 2004, WEI *et al.* 2008, MEDINA *et al.* 2010).

TABELA 8. Composição isotópica do C (δ¹³C) em folhas de *R. mangle* em Bosques de Franja e Florestas anãs.

Bosque	H (m)	Espécie(s)	δ ¹⁵ N (‰)	n	Latitude	Longitude	País	Ref.
FR	3 - 6	<i>R. mangle</i>	- 25,6	10	17°57'N	65°36'O	PRI	(1)
FR	4 - 7	<i>R. mangle</i>	- 28,4	9	16°50'N	88°06'O	BLZ	(2)
FR	5 - 6	<i>R. mangle</i>	- 27,6	3	16°50'N	88°06'O	BLZ	(3)
FR	5 - 6	<i>R. mangle</i>	- 27,6	114	16°50'N	88°06'O	BLZ	(4)
FR	4 - 6	<i>R. mangle</i>	- 26,7	99	16°50'N	88°06'O	BLZ	(5)
MÉDIA			- 27,2					
FA	> 1,5	<i>R. mangle</i>	- 24,8	10	16°50'N	65°36'O	PRI	(1)
FA	< 1	<i>R. mangle</i>	- 24,6	10	16°50'N	65°36'O	PRI	(1)
FA	~ 1,5	<i>R. mangle</i>	- 25,1	10	16°50'N	65°36'O	PRI	(1)
FA	< 2	<i>R. mangle</i>	- 26,5	9	16°50'N	88°06'O	BLZ	(2)
FA	0,5 - 1	<i>R. mangle</i>	- 24,2	3	16°50'N	88°06'O	BLZ	(3)
FA	< 1,5	<i>R. mangle</i>	- 24,2	202	16°50'N	88°06'O	BLZ	(4)
FA	< 2	<i>R. mangle</i>	- 25,4	96	16°50'N	88°06'O	BLZ	(5)
MÉDIA			- 25					

Estão apresentados valores médios. Valores aproximados foram retirados de gráficos. Em negrito estão apresentados os valores médios por tipo fisiográfico. "FR" = Franja, "FA"= Floresta Anã e "H"= altura do dossel. "n" indica o tamanho amostral. Retirados de (1) MEDINA *et al.* (2010), (2) MCKEE *et al.* (2002), (3) WOOLLER *et al.* (2003), (4) FOGEL *et al.* (2008) e (5) CHEESEMAN & LOVELOCK 2004.

Os Bosques de Franja e Florestas Anãs diferem em fatores reguladores da condutância estomática e capacidade fotossintética e, portanto, é esperado que difiram no $\delta^{13}\text{C}$ foliar. Fatores reguladores da condutância estomática e capacidade fotossintética em plantas de mangue incluem a salinidade, por sua influência no potencial hídrico do solo (BALL & FARQUHAR 1984a,b, NAIDOO 1985, 1987, 1989, CLOUGH & SIM 1989, LIN & STERNBERG 1992a, KAO *et al.* 2001, NAIDOO *et al.* 2002), a duração da inundação (NAIDOO 1985), a umidade do ar (BALL & FARQUHAR 1984a, ANDREWS & MULLER 1985, CLOUGH & SIM 1989, NAIDOO 1989, RODRIGUES *et al.* 2011), a intensidade luminosa (BALL & CRITCHLEY 1982, CHEESEMAN *et al.* 1991, 1997, TAKEMURA *et al.* 2000, NAIDOO *et al.* 2002, CHEESEMAN & LOVELOCK 2004, RODRIGUES *et al.* 2011) e a oferta de nutrientes (KAO *et al.* 2001, CHEESEMAN & LOVELOCK 2004, LOVELOCK & FELLER 2003, LOVELOCK *et al.* 2004, 2006a,b). Estudos recentes sobre a variabilidade de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ em manguezais sugerem que ambos podem ser regulados pela oferta de nutrientes, especialmente do P, por impor limites ao crescimento e à demanda por N e à condutividade hidráulica e absorção de N (ver FOGEL *et al.* 2008, MEDINA *et al.* 2010).

Outro importante atributo ecofisiológico relacionado à dinâmica de nutrientes e as relações hídricas nos ecossistemas é a área foliar específica (AFE), medida da área foliar interceptadora de luz por unidade de massa seca investida na construção foliar (também aparece como a medida da massa seca por unidade de área foliar na literatura, "*leaf mass per area*", LMA). A menor AFE (ou maior LMA) caracteriza folhas mais espessas e/ou densas. O espectro de economia foliar proposto por WRIGHT *et al.* (2004) com base em dados obtidos de 2.548 espécies vegetais de 219 famílias em 175 locais do mundo, sugere que em ambientes com maior potencial de retorno rápido dos nutrientes e massa investidos nas folhas (*i.e.* com maior oferta de nutrientes e/ou água), a vegetação tende a exibir maiores valores de AFE, tipicamente associada à maiores taxas fotossintéticas e de respiração, maior concentração de N e P nas folhas e menor longevidade foliar, comparado à ambientes com potencial de retorno lento dos investimentos nas folhas (*i.e.* com menor oferta de nutrientes e/ou água). Diferenças em AFE refletem e caracterizam diferenças em limitações nutricionais e/ou disponibilidade de água para a vegetação. Os tipos fisiográficos de manguezal devem, portanto, diferir em AFE na vegetação.

A AFE é um atributo relacionado à retenção de nutrientes nos ecossistemas. Outros mecanismos de retenção de nutrientes em manguezais incluem o hábito perene e a longevidade foliar (média de 16 meses) (KOMIYAMA *et al.* 2008), a retranslocação de nutrientes de folhas senescentes para outros tecidos (LUGO 2007), a elevada concentração de taninos na serapilheira e no solo, que reduzem as taxas de decomposição da MO (MAIE *et al.* 2003, LIN *et al.* 2010), o elevado investimento em biomassa abaixo do solo (maiores taxas de biomassa abaixo/acima do solo, TABELA 2) (MOKANY *et al.* 2006) e a proliferação de raízes dentro de raízes senescentes (MCKEE 2001). De maneira geral, os processos de decomposição, mineralização e assimilação de N por micro-organismos do solo e vegetação parecem ser altamente acoplados em manguezais, conservando o N no sistema (KRISTENSEN *et al.* 1998, HOLGUIN *et al.* 2001). No entanto, existe uma elevada diversidade estrutural em florestas de mangue e que parece ser acompanhada por diferenças na importância de entradas e saídas de N no sistema.

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1. Caracterização da área de estudo

O estudo foi conduzido em área de manguezal no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), município de Cananéia, extremo sul do litoral do Estado de São Paulo (FIGURA 2). Os bosques de mangue, classificados como Bosques de Franja e de Bacia por COELHO-JR. (1998, 2003) (FIGURA 3), ocupam uma faixa estreita que varia de cerca de 50 à 150 m da margem até a transição com a vegetação de Restinga. O mangue-vermelho *Rhizophora mangle* domina os manguezais na área de estudo, mas também ocorrem indivíduos de mangue-branco *Laguncularia racemosa* e de mangue-preto *Avicennia schaueriana* (COELHO-JR. 1998, 2003). A maré é do tipo mista, predominantemente semi-diurna (*i.e.* regime de marés caracterizado por duas prea-mares e duas baixa-mares em cada dia lunar) (SCHAEFFER-NOVELLI 1990b), com amplitude média de 0,13 m na maré de quadratura (*i.e.* maré de menor amplitude que ocorre durante a Lua Crescente e a Lua Minguante) e de 0,83 m na maré de sizígia (*i.e.* maré de maior amplitude que ocorre durante a Lua Cheia e a Lua Nova) (MIYAO & HARARI 1989). A média de temperatura na região é de 21 °C. No mês mais quente do ano (Janeiro), a média de temperatura é de 25 °C e de 9 °C no mês mais frio (Julho). A precipitação anual média é de cerca de 2.270 mm, maior em Fevereiro (313 mm) e em Março (316 mm) e menor em Agosto

(83 mm). A evapotranspiração média anual é de cerca de 1.657 mm, maior em Janeiro (151 mm) e menor em Junho (93 mm), sempre menor do que a precipitação. Não há estação seca na região, a evapotranspiração é maior nos meses em que a precipitação também é maior (SCHAEFFER-NOVELLI 1990b, dados de 1956-1980, obtidos pelo Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo).

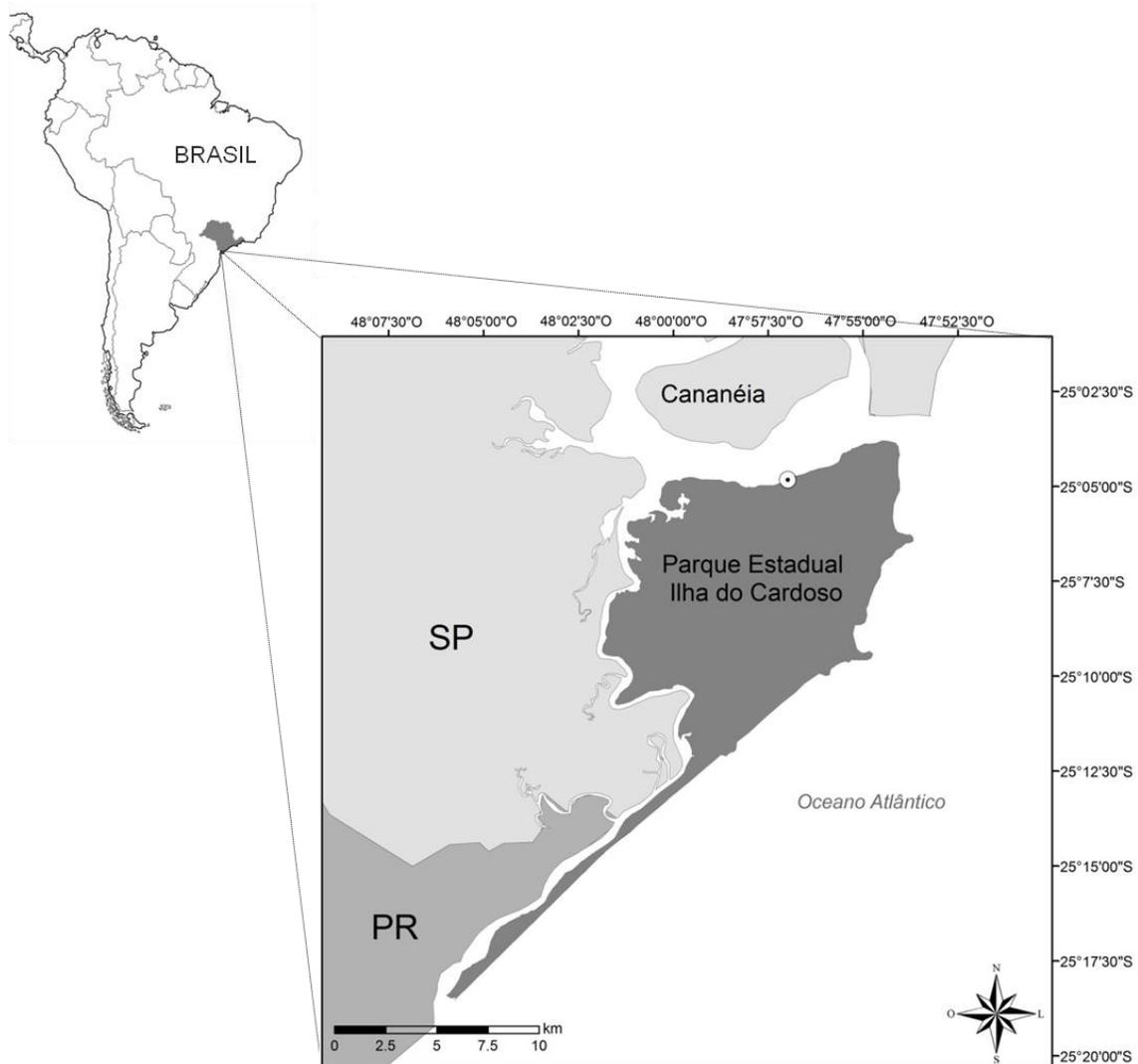


FIGURA 2. Localização da área de estudo indicada pelo símbolo "⊙", no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, município de Cananéia, extremo sul do litoral do Estado de São Paulo.



FIGURA 3. Bosque de Franja (A) e de Bacia (B) na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo.

Os manguezais de Franja e de Bacia na área de estudo diferem em características físico-químicas do solo, frequência de inundação e taxas de processos ecossistêmicos (TABELA 9). A concentração de argila, MO, de N, P e potássio (K) totais e de P e K disponíveis no solo são maiores no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia. A frequência de inundação é maior no manguezal de Franja e a salinidade é menor no manguezal de Bacia, possivelmente relacionado à elevada precipitação na região e à entrada de água doce no manguezal de Bacia pelo lençol freático e escoamento superficial (COELHO-JR. 2003). O manguezal de Franja também exibe maiores taxas de produtividade e decomposição da matéria orgânica comparado ao manguezal de Bacia (ALMEIDA 2005).

TABELA 9. Características do solo, frequência de inundação e taxas de produção e decomposição da serapilheira (frações foliar, madeira e total) em Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

	Franja	Bacia
<i>Solo</i>		
Silte e Argila (%) ⁽¹⁾	5,1 - 99,0	6,9 - 14,1
MO (g. dm ³) ⁽¹⁾	29,0 - 116,0	30,0 - 58,0
N (g. kg ⁻¹) ⁽¹⁾	0,5 - 4,7	0,5 - 1,2
P (g. kg ⁻¹) ⁽¹⁾	0,3 - 0,8	0,3
K (g. kg ⁻¹) ⁽¹⁾	0,2 - 14,7	0,0 - 1,2
P _{trocável} (mmol _c . dm ⁻³) ⁽¹⁾	4,0 - 45,0	2,0 - 8,0

$K_{\text{trocável}} \text{ (mmol}_{\text{c}} \cdot \text{dm}^{-3})^{(1)}$	3,4 - 17,1	2,1 - 5,8
Salinidade (ups) ⁽¹⁾	16,0 - 34,0	12,0 - 30,5
Frequência de inundação (% dias do ano) ⁽¹⁾	72,7 - 97,7	22,7 - 62,2
<i>Produção de serapilheira</i> (Mg. ha. ano ⁻¹) ⁽²⁾		
Total	7,93 - 10,63	5,91 - 7,50
Folhas	4,84 - 5,37	4,10 - 5,66
Madeira	0,60 - 1,44	0,35 - 0,61
<i>Decomposição da serapilheira</i> ^{*(2)}		
k (dias ⁻¹)	0,005 - 0,008	0,004 - 0,006
Meia vida foliar (dias)	55 - 100	63 - 128

Estão apresentados os teores de nutrientes no solo na profundidade de 0 à 10 cm e a salinidade na profundidade de 0 à 50 cm. "MO" = Matéria orgânica e "k" = constante de decaimento. "*" indica dados apenas para *R. mangle*. Retirados de (1) COELHO JR. (2003) e (2) ALMEIDA (2005).

5.2. Coleta de dados

Para a determinação do desenho amostral, duas linhas perpendiculares nos sentidos Norte-Sul e Leste-Oeste foram traçadas sobre o mapa da área de interesse. Posteriormente, 112 pares de números foram sorteados aleatoriamente, correspondentes às coordenadas "X,Y" (m) dos 112 pontos amostrais. No campo, o ponto "0,0" foi estabelecido como referência, a partir do qual os 112 pontos amostrais foram estabelecidos por entre os Bosque de Franja e de Bacia às margens com a Baía do Trapandé, em Janeiro de 2012 (FIGURA 4). Em cada ponto, o indivíduo arbóreo mais próximo com o diâmetro na altura do peito (DAP) superior a 4 cm foi identificado (FIGURA 5A), georreferenciado e teve amostras foliares coletadas em diferentes pontos da copa (FIGURA 5B). Indivíduos das três espécies foram amostrados no manguezal de Franja, mas apenas indivíduos de *R. mangle* foram amostrados no manguezal de Bacia. Em cada ponto amostral, também foram obtidas uma amostra de solo (cerca de 300 g), entre 0 e 10 cm de profundidade (FIGURA 5C), uma amostra da fração foliar da serapilheira (entre 10 e 20 folhas) em torno do indivíduo amostrado (FIGURA 5D) e quantificado o potencial redox da solução do solo com um medidor portátil ORP Meter HI 98201 (± 5 mV) (Hanna Instruments) em poças de água naturais ou escavadas (FIGURA 5E). Para a caracterização físico-química do solo na área de estudo, amostras do perfil do solo foram obtidas em 16 dos 112 pontos

amostrais, 12 em área de manguezal de Franja e 4 em área de manguezal de Bacia, localizados a diferentes distâncias da margem (FIGURA 4). As amostras do perfil do solo foram divididas nos intervalos 0-5, 5-10 e 10-30 cm de profundidade (cerca de 400 g cada). Todo o material coletado foi acondicionado em sacos plásticos herméticos identificados.

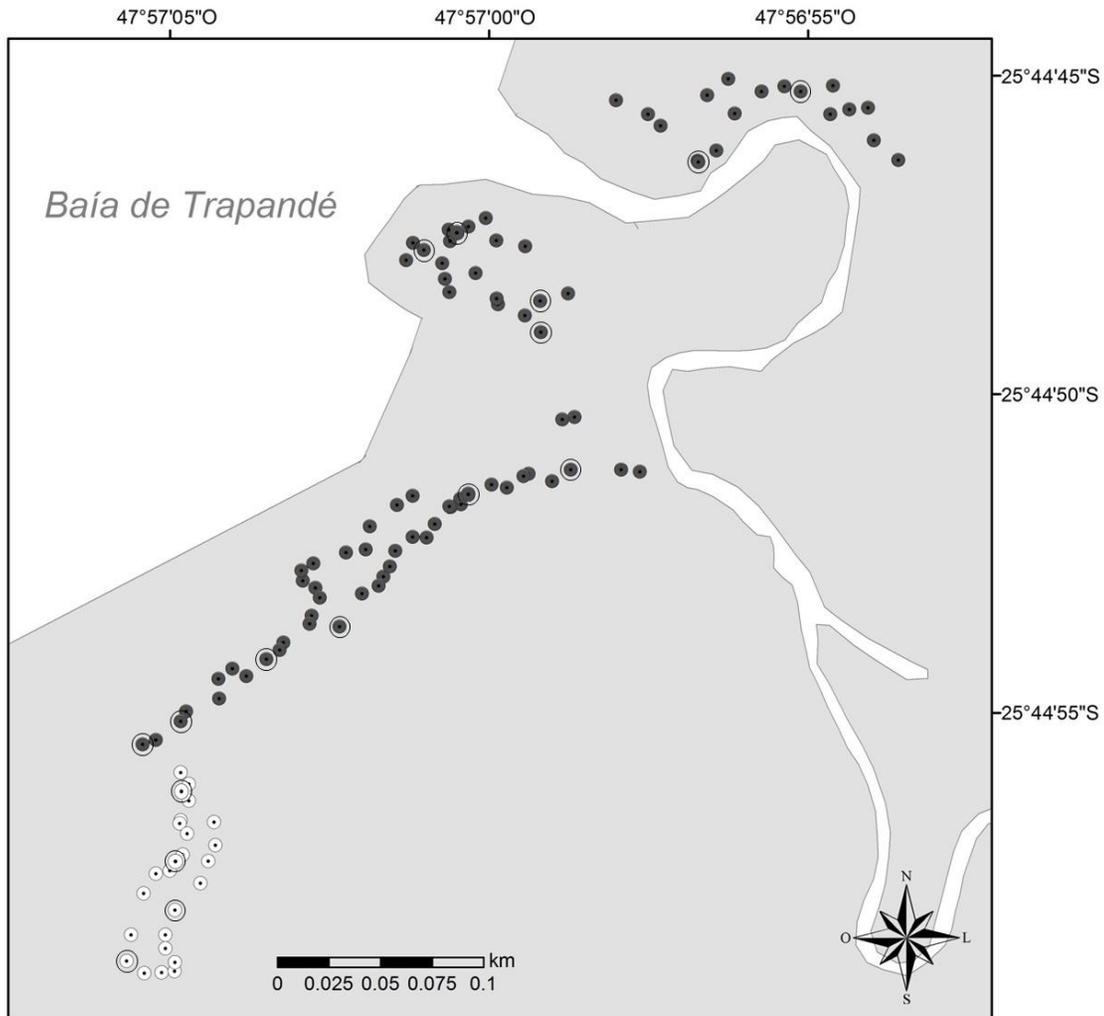


FIGURA 4. Localização dos pontos amostrais na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. "●" indica pontos de coleta em área de Bosque de Franja e "○" indica pontos de coleta em área de Bosque de Bacia. Pontos de coleta em que também foram obtidas amostras de perfil do solo estão indicados por "◐" em área de manguezal de Franja e por "◑" em área de manguezal de Bacia.

Para descrever a estrutura dos Bosques de Franja e de Bacia, 36 parcelas de 10 x 4 m foram estabelecidas buscando abranger os 112 pontos amostrais, em que todo o indivíduo arbóreo com DAP superior a 1,4 cm foi identificado e registrado o perímetro na altura do peito (PAP) com uma fita métrica e a altura (m) estimada visualmente. Imediatamente após os procedimentos no campo, 5 folhas de cada indivíduo foram prensadas para o cálculo do atributo AFE e umedecidas em álcool 70% para a sua preservação, o material foliar e de serapilheira foram colocados para secar à temperatura ambiente e as amostras de solo foram acondicionadas sob resfriamento. No laboratório, o material foliar e de serapilheira foi lavado em água corrente e seco em estufa a 60 °C por 72 h e as amostras de solo foram mantidas sob refrigeração até o seu processamento.

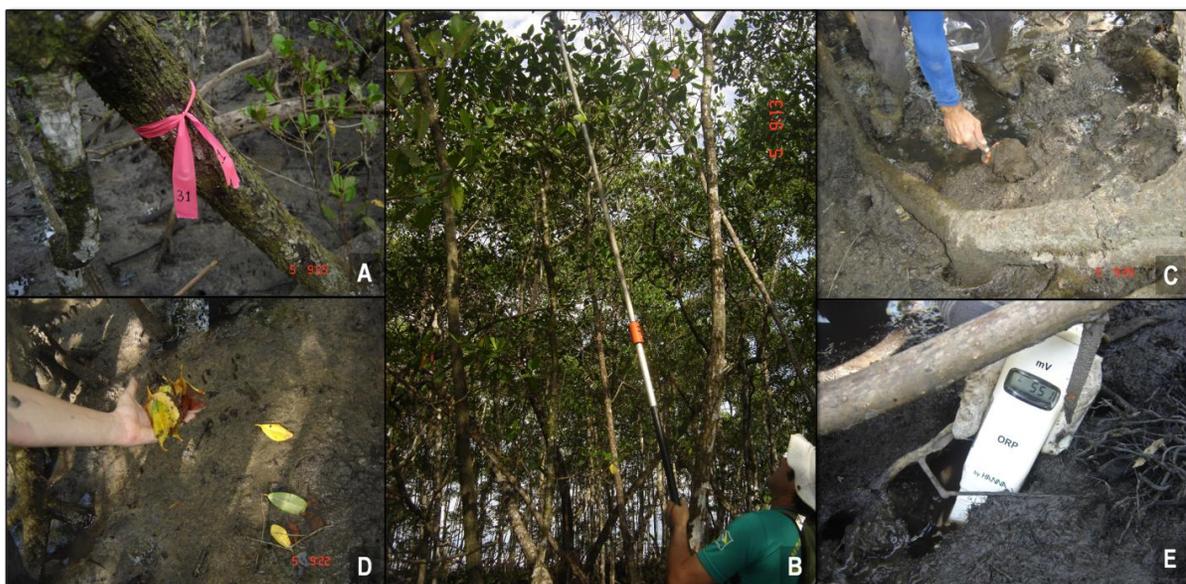


FIGURA 5. Procedimentos no campo: (A) Indivíduo de *L. racemosa* identificado, (B) coleta de folhas, (C) de solo, (D) de serapilheira e (E) determinação do potencial redox.

5.3. Análises laboratoriais

5.3.1. Cálculos de estrutura da vegetação

Os registros de PAP (cm) foram convertidos em DAP (cm) segundo a fórmula " $DAP = PAP/\pi$ ". Para o cálculo da área basal (AB) (m^2), foi utilizada a fórmula " $AB = \pi (DAP)^2/4$ ". A AB média por espécie ou tipo fisiográfico corresponde a média aritmética da AB dos

indivíduos, expressa por unidade de área ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$). O DAP médio foi calculado com base na fórmula " $\text{DAP} = 2 \cdot \sqrt{(\text{AB}/n)/\pi}$ ", em que AB é a área basal média ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) e "n" é o número de indivíduos por ha.

5.3.2. Área foliar específica (AFE)

Para o atributo AFE, medida da área foliar por unidade de massa seca, a área foliar das folhas prensadas no campo foi obtida com um escâner CI-202 Area Meter (CID, Inc.). Posteriormente, as folhas foram secas em estufa à 60°C por 72 h e pesadas em uma balança semi-analítica (0,001g) para a determinação da massa foliar seca.

5.3.3. N e C totais e análise isotópica do N e do C no sistema solo-planta-serapilheira

Do material foliar, as folhas maduras (*i.e.* verdes, completamente estendidas e inseridas em caule lignificado), livres de fungos, galhas e outros danos foram selecionadas para a análise isotópica, compondo cerca de 200 g. O material foliar selecionado e de serapilheira foi passado em um moedor de facas e moído em pó fino com o auxílio de nitrogênio líquido em almofariz e pistilo. Entre 2 e 3 mg das amostras pulverizadas foram pesadas em uma balança analítica (0,001 mg) e armazenadas em cápsulas de estanho para as análises. Sub-amostras do solo coletado (cerca de 100 g) nos 112 pontos amostrais (entre 0 e 10 cm de profundidade) e nos 16 pontos de perfil do solo (nos intervalos 0-5, 5-10 e 10-30 cm de profundidade) foram secas em estufa a 55°C por 24 h e destorroadas com uma peneira (2 mm). Posteriormente, as amostras de solo (cerca de 2 g) tiveram as raízes removidas manualmente, foram submetidas a um tratamento de lavagem ácida com HCl 10% para a remoção de carbonatos (INGRAM 1971), secas em estufa a 40°C por 48 h e moídas em pó fino em almofariz e pistilo. Das amostras pulverizadas, sub-amostras (entre 30 e 50 mg) foram pesadas em uma balança analítica (0,01 mg) e acondicionadas em cápsulas de estanho. As concentrações de N e C totais foram quantificadas por um analisador elementar (Carlo Erba) e a composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) e do C ($\delta^{13}\text{C}$) foram fornecidas por um espectrômetro de massas para razões isotópicas (ThermoQuest-Finnigan Delta Plus), acoplado ao analisador elementar, no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA/USP). O $\delta^{15}\text{N}$ e o $\delta^{13}\text{C}$ expressam a proporção de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ e $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ na amostra (R_{amostra}), relativamente ao padrão internacional, a composição isotópica do N da atmosfera ($R_{\text{padrão}} = 0,0036765$) e do C

de Pee dee Belamite (PDB; rocha calcária da região do Grant Canyon, EUA) ($R_{\text{padrão}} = 0,0112372$), em desvios por mil (‰): $\delta = (R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}} - 1) \times 1000$. O material de referência para a análise isotópica foliar e da serapilheira foi a cana-de-açúcar e para o solo, o solo tropical. O erro analítico aceitável para o C, N, ^{13}C e ^{15}N foi de 0,15 %, 0,01 %, 0,15 % e 0,30 %, respectivamente.

5.3.4. Teores de P foliar e na serapilheira e de polifenóis totais na serapilheira

Sub-amostras do material foliar e de serapilheira seco e moído (cerca de 0,5 g) foram destinadas à determinação da concentração de P, determinada por espectrometria utilizando o reativo metavanadato de amônio + molibdato de amônio, após a digestão do material em uma mistura de ácido nítrico e ácido perclórico diluídos em água deionizada, no Laboratório de Fertilidade de Solos (CENA/USP). A concentração de polifenóis totais na serapilheira foi determinada pelo método de Folin-Ciocalteu (FOLIN & CIOCALTEAU 1927). Os polifenóis totais foram extraídos de 100 mg das amostras de serapilheira peneiradas em 5 ml de acetona 70 %, por 1 h a 4 °C. Para a leitura da concentração de polifenóis totais nos extratos foi utilizado o corante Folin-Ciocalteu e registrados os valores de absorvância em 760 nm com um espectrofotômetro Shimadzu UV-1203.

5.3.5. Taxas de mineralização do N e de nitrificação líquidas e a concentração de N inorgânico no solo

Foram quantificadas a umidade, as concentrações dos íons NH_4^+ e NO_3^- e as taxas de mineralização do N (produção de NH_4^+ e NO_3^-) e de nitrificação (produção de NO_3^-) líquidas (*i.e.* produção bruta menos a assimilação por micro-organismos do solo) de acordo com metodologia proposta por PICCOLO *et al.* (1994) no solo coletado entre 0 e 10 cm de profundidade, nos 112 pontos amostrais. Para a determinação de umidade, sub-amostras (cerca de 10 g) tiveram as raízes removidas manualmente, foram pesadas em uma balança semi-analítica (0,1 g), secas em estufa à 105 °C por 48 h e pesadas novamente. A diferença entre o peso úmido (PU) e o peso seco (PS) representa o teor gravimétrico de água no solo ($\text{TG H}_2\text{O}$), de acordo com o cálculo $\text{TG} (\%) = ((\text{PU} - \text{PS})/\text{PS}) \times 100$. Outras sub-amostras (20 g) tiveram as raízes removidas manualmente e foram destinadas a extração das formas inorgânicas do N em 100 ml de KCl 1M. Após 24 h, os extratos foram filtrados e armazenados

em frascos de vidro de tampa hermética, mantidos congelados. O restante do solo coletado permaneceu no escuro por 7 dias a temperatura ambiente. Posteriormente, os extratos das amostras incubadas foram obtidos seguindo a mesma metodologia e preservados sob congelamento. Os extratos foram analisados para as concentrações de NH_4^+ e NO_3^- com um espectrofotômetro Shimadzu UV-1203. Para a leitura colorimétrica de NH_4^+ , foi utilizado o reagente de Nessler e registrados os valores de absorvância em 425 nm. Para a leitura de NO_3^- , os extratos foram vertidos diretamente nas cubetas e registrados os valores de absorvância em 218, 228, 254 e 280 nm. A diferença entre os valores de absorvância obtidos para 218 e 228 nm correspondem à concentração de NO_3^- na amostra, reduzidos da diferença entre os valores de absorvância obtidos para 245 e 280 nm, proporcional à concentração de substâncias húmicas na amostra, segundo metodologia proposta por MEIER (1991). As concentrações dos íons NH_4^+ e NO_3^- foram transformadas para as concentrações de nitrogênio do amônio (N-NH_4^+) e nitrogênio do nitrato (N-NO_3^-), com o objetivo de focar apenas as transformações do N no solo. A mineralização líquida do N corresponde a diferença entre o somatório das concentrações de N-NH_4^+ e N-NO_3^- final (*i.e.* das amostras incubadas) e inicial e a nitrificação líquida, a diferença na concentração de N-NO_3^- final e inicial.

Possíveis limitações às taxas de mineralização do N e de nitrificação foram investigadas. Para a mineralização do N, foram avaliadas a influência do teor gravimétrico de água no solo, do potencial redox e de atributos de qualidade da MO no solo (concentração de N e razão C:N) e da serapilheira (concentrações de N e P, as razões C:N, C:P, N:P e o teor de polifenóis totais). Para a nitrificação, foram avaliadas a influência do potencial redox no solo e as concentrações de N-NH_4^+ no solo e de polifenóis totais na serapilheira.

5.3.6. Caracterização físico-química do solo

As amostras de perfil do solo (cerca de 400 g) destinadas a caracterização físico-química foram secas em estufa a 55 °C por 48 h, destorroadas com uma peneira (2 mm), tiveram as raízes removidas manualmente e agrupadas por tipo fisiográfico. As análises físico-químicas do solo foram realizadas pelo Departamento de Solos e Nutrição de Plantas da ESALQ/USP, de acordo com os procedimentos utilizados pela EMBRAPA (1997, 1999). A análise de textura do solo foi realizada segundo o método de BOUYOUCOS (1932) e para a determinação da classe textural do solo foi utilizado o triângulo textural do United States

Department of Agriculture (USDA). O teor de MO foi determinado através da oxidação da matéria orgânica via úmida com dicromato de potássio em meio sulfúrico e titulação com solução padrão de sulfato ferroso amoniacal. As bases trocáveis, sódio (Na^+), potássio (K^+), cálcio (Ca^{2+}) e magnésio (Mg^{2+}), foram extraídas em Acetato de Amônio 1M. A leitura da concentração de Na^+ foi feita por fotometria de chama, de K^+ por emissão atômica e de Ca^{2+} e Mg^{2+} por espectrofotometria de absorção atômica. A acidez ativa (pH) foi determinada através de medição eletroquímica da concentração efetiva de íons H^+ na solução do solo em H_2O por meio de eletrodo combinado imerso em suspensão. A acidez potencial ($\text{H}^+ + \text{Al}^{3+}$) foi determinada através de extração em Acetato de Cálcio e titulação alcalimétrica. A acidez trocável (Al^{3+}) foi determinada por extração em KCl 1M e leitura volumétrica com solução de NaOH. O P disponível foi extraído em solução Mehlich 1 e a leitura foi feita por espectrofotometria com o reagente molibdato de amônio.

5.4. Análises estatísticas

Para a análise dos resultados, estes foram agrupados por tipo fisiográfico e por espécie. A normalidade dos grupos de dados foram avaliadas pelo teste de D'Agostino-Pearson ou D'Agostino, dependendo do tamanho amostral. As comparações entre grupos de dados foram avaliadas pelo teste t de Student, análise de variância (ANOVA, um critério) seguido pelo teste de Tukey ou pelos testes não-paramétricos de Mann-Whitney ou de Kruskal-Wallis seguido pelo teste de Dunn, com o software BioEstat 5.0 (AYRES *et al.* 2007). As variáveis que exibiram uma distribuição normal dos dados foram representadas pela média e o desvio padrão e variáveis que não exibiram distribuição normal foram representadas pela mediana e o 1º e o 3º quartís ou pela mediana e o coeficiente de variação.

A presença de autocorrelação espacial foi avaliada através de correlogramas univariados utilizando o coeficiente I de Moran (MORAN 1950, LEGENDRE & FORTIN 1989), para cada uma das variáveis, com o software PASSaGE 2.0 (ROSENBERG 2001). Na presença de autocorrelação espacial (que viola o pressuposto de independência das amostras), as correlações entre variáveis foram avaliadas pelo teste t modificado para correlação com correção de Dutilleul (CLIFFORD *et al.* 1989, DUTILLEUL 1993), com o software PASSaGE 2.0. Para tal, foram construídas matrizes distância entre os pontos amostrais, com base nas variáveis de interesse e na distância geográfica entre os pontos. Na ausência de autocorrelação

espacial e adequação aos demais pressupostos da estatística paramétrica, as correlações entre variáveis foram avaliadas pela análise de correlação de Pearson, com o software BioEstat 5.0.

Para a análise da presença de autocorrelação espacial foi utilizado o nível de significância corrigido de Bonferroni para correlações múltiplas (ODEN 1984). Para os demais testes foi considerado o nível de significância $p = 0,05$. A significância de diferenças entre grupos de dados e de relações entre variáveis foi avaliada com e sem os *outliers* identificados pela análise de valores extremos (ROSNER 2010), com o software BioEstat 5.0. Foram consideradas significativas as diferenças e relações que mantiveram a significância estatística após a remoção dos *outliers*.

6. RESULTADOS

6.1. Estrutura dos Bosques de Franja e de Bacia

A altura do dossel, a AB por unidade de área e o DAP médio foram maiores no manguezal de Franja e a densidade de indivíduos foi maior no manguezal de Bacia (TABELA 10). No manguezal de Franja, *R. mangle* exibiu a maior densidade de indivíduos, altura e AB por unidade de área. *L. racemosa* e *A. schaueriana* não diferiram nessas características e *A. schaueriana* exibiu o maior DAP médio, seguido de *R. mangle* e *L. racemosa*. No manguezal de Bacia, *R. mangle* e *L. racemosa* exibiram densidade de indivíduos, altura e AB por unidade de área similares. *A. schaueriana* exibiu a menor densidade de indivíduos e AB por unidade de área e *L. racemosa* exibiu maior DAP médio comparado a *R. mangle*. Apenas 1 único indivíduo de *A. schaueriana* ocorreu nas 9 parcelas instaladas no manguezal de Bacia, o que inviabilizou comparações de altura e DAP médio com as demais espécies.

TABELA 10. Características da estrutura da vegetação nos Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

	Franja	Bacia
Densidade (indivíduos. ha ⁻¹)		
<i>R. mangle</i>	2.686 A,a	5.472 B,a
<i>L. racemosa</i>	1.214 A,b	1.750 A,a
<i>A. schaueriana</i>	339 A,b	28 A,b
Total	4.241 A	7.250 B

Altura (m)		
<i>R. mangle</i>	8 (2 - 14) A,a	4 (2 - 6) B,a
<i>L. racemosa</i>	4 (2 - 9) A,b	3 (2 - 6) B,a
<i>A. schaueriana</i>	5 (2 - 10) b	6 (n= 1)
Total	7 (2 - 14) A	4 (2 - 6) B
AB (m ² . ha ⁻¹)		
<i>R. mangle</i>	19,9 A,a	9,5 B,a
<i>L. racemosa</i>	2,7 A,b	3,1 A,ab
<i>A. schaueriana</i>	2,6 A,b	0,1 A,b
Total	25,3 A	12,7 B
DAP (cm)		
<i>R. mangle</i>	9,7 A,a	4,7 B,a
<i>L. racemosa</i>	5,4 A,b	4,8 B,b
<i>A. schaueriana</i>	9,8 c	7,4 (n=1)
Total	8,7 A	4,7 B

Estão apresentados valores médios. Entre parênteses estão apresentados os valores mínimos e máximos de altura registrados. "AB"= área basal e "DAP"= diâmetro na altura do peito. Letras maiúsculas distintas indicam haver diferença estatística significativa entre os tipos fisiográficos. Letras minúsculas distintas indicam haver diferença estatística significativa entre espécies no mesmo tipo fisiográfico.

6.2. Caracterização físico-química do solo

O solo foi classificado como médio-arenoso no manguezal de Franja e como arenoso no manguezal de Bacia (TABELA 11). As concentrações de MO e de C total não diferiram entre os tipos fisiográficos. A concentração de N total, no entanto, foi maior no manguezal de Franja, que exibiu menor razão C:N comparado ao manguezal de Bacia. A concentração de argila, a CTC e a concentração de bases trocáveis foram maiores no manguezal de Franja. A concentração de alumínio trocável foi maior no manguezal de Franja, mas a acidez potencial ($H^+ + Al^{3+}$) e a acidez ativa (pH) não foram marcadamente distintas entre os tipos fisiográficos. A percentagem de saturação da CTC por bases (V) e por Al^{3+} (m) não diferiram entre os manguezais de Franja e de Bacia. A concentração de P disponível e

o potencial redox no solo foram maiores no manguezal de Franja. Não houveram diferenças no teor gravimétrico de água no solo entre os tipos fisiográficos.

TABELA 11. Características físico-químicas do solo entre 0 e 10 cm de profundidade nos Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

	Franja	Bacia
Areia Total (%)	77,8	83,2
Silte (%)	7,0	4,3
Argila (%)	15,2	12,6
MO (g. kg ⁻¹)	52	58
C (g. kg ⁻¹)	12,33 (80,27 %) a	12,22 (42,01 %) a
N (g. kg ⁻¹)	0,70 (91,58 %) a	0,49 (42,77 %) b
C:N	16,36 (16,09 %) a	25,11 (4,47 %) b
P disponível (g. kg ⁻¹)	0,023	0,014
CTC (mmol _c . kg ⁻¹)	599,4	472,4
Na ⁺ (mmol _c . kg ⁻¹)	334,9	242,4
K ⁺ (mmol _c . kg ⁻¹)	14,5	11,2
Ca ²⁺ (mmol _c . kg ⁻¹)	48	41
Mg ²⁺ (mmol _c . kg ⁻¹)	121	96
SB (mmol _c . kg ⁻¹)	518,1	406,8
Al ³⁺ (mmol _c . kg ⁻¹)	57	20
H ⁺ + Al ³⁺ (mmol _c . kg ⁻¹)	81	83
V (%)	86	83
m (%)	5	5
pH	3,5	3,7
Eh (mV)	- 154 ± 92 a	- 543 ± 145 b
TG H ₂ O (%)	67 ± 21 a	65 ± 18 a

"MO"= matéria orgânica, "SB"= soma de bases trocáveis (Na⁺ + K⁺ + Ca²⁺ + Mg²⁺), "CTC"= capacidade de trocas catiônicas (SB + H⁺ + Al³⁺), "Eh"= potencial redox, "TG H₂O"= teor gravimétrico de água no solo, "V"= percentagem de saturação por bases da CTC, "m"= percentagem de saturação por Al³⁺ da CTC. Para as variáveis "Eh" e "TG H₂O" estão apresentados a média ± o desvio padrão. Para as variáveis "C", "N" e "C:N" estão apresentados a mediana e o coeficiente de variação entre parênteses. Letras distintas informam haver diferença estatística significativa entre os tipos fisiográficos.

6.3. Taxas de mineralização do N e de nitrificação líquidas e a concentração de N inorgânico no solo

A taxa de mineralização do N foi maior no manguezal de Franja e a taxa de nitrificação não diferiu entre os tipos fisiográficos (FIGURA 6). As concentrações de N-NH_4^+ e N-NO_3^- no solo não diferiram entre os manguezais de Franja e de Bacia (FIGURA 7). O teor gravimétrico de água no solo exibiu correlação positiva com a taxa de mineralização do N no manguezal de Franja ($r= 0,26$) e a taxa de nitrificação no manguezal de Bacia ($r= 0,59$) (ANEXO 1). Não foram observadas correlações entre a taxa de mineralização do N e o potencial redox no solo e os atributos de qualidade da serapilheira (concentrações de N e P, razões C:N, C:P e N:P e o teor de polifenóis totais) e do solo (concentração de N e a razão C:N) e entre a taxa de nitrificação e o potencial redox no solo e as concentrações de N-NH_4^+ no solo e de polifenóis totais na serapilheira (ANEXO 1).

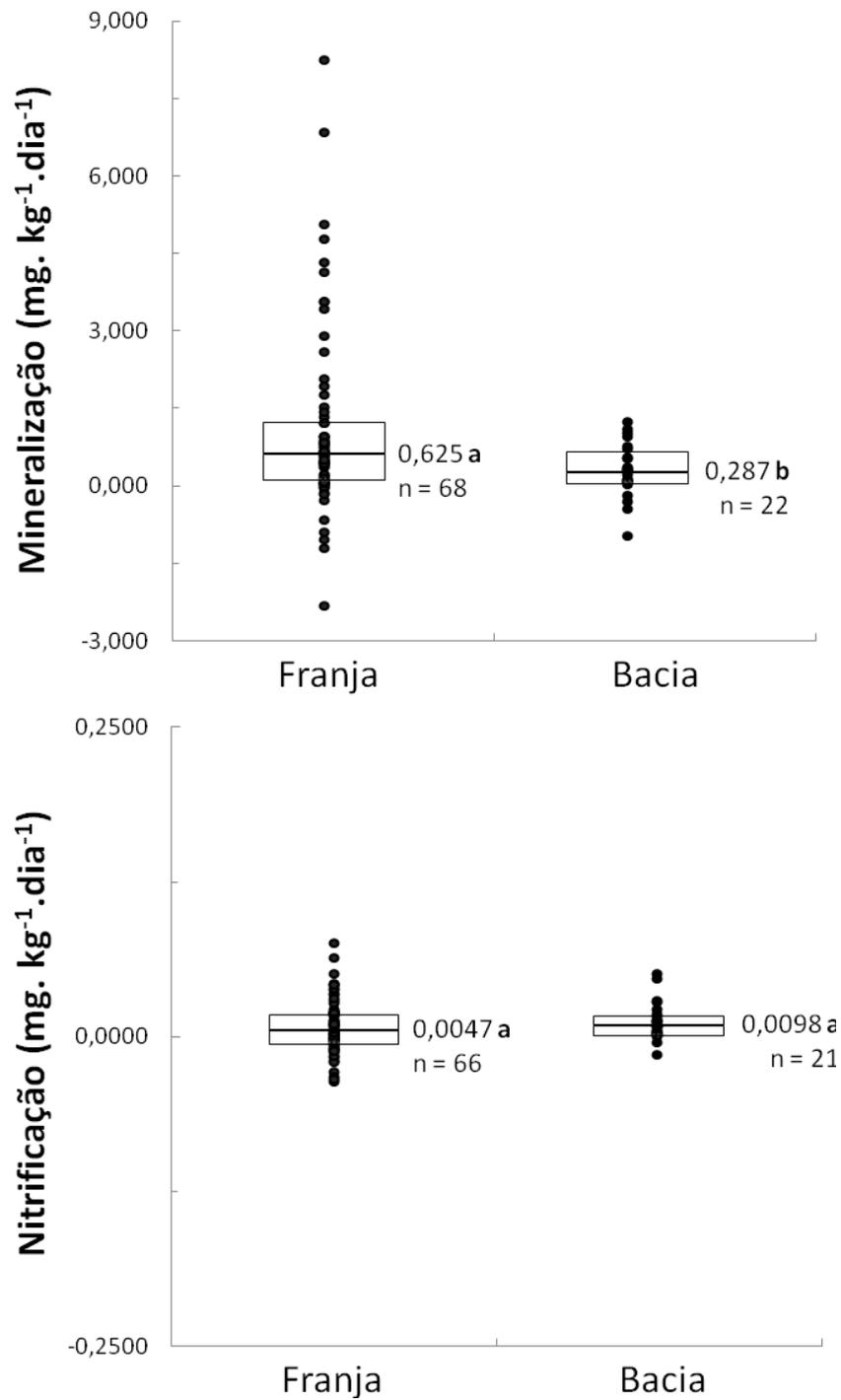


FIGURA 6. Taxas de mineralização do N e de nitrificação líquidas no solo de Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012. Estão apresentados a mediana, o 1° e o 3° quartis e o tamanho amostral "n". Letras distintas informam haver diferença estatística significativa entre os tipos fisiográficos.

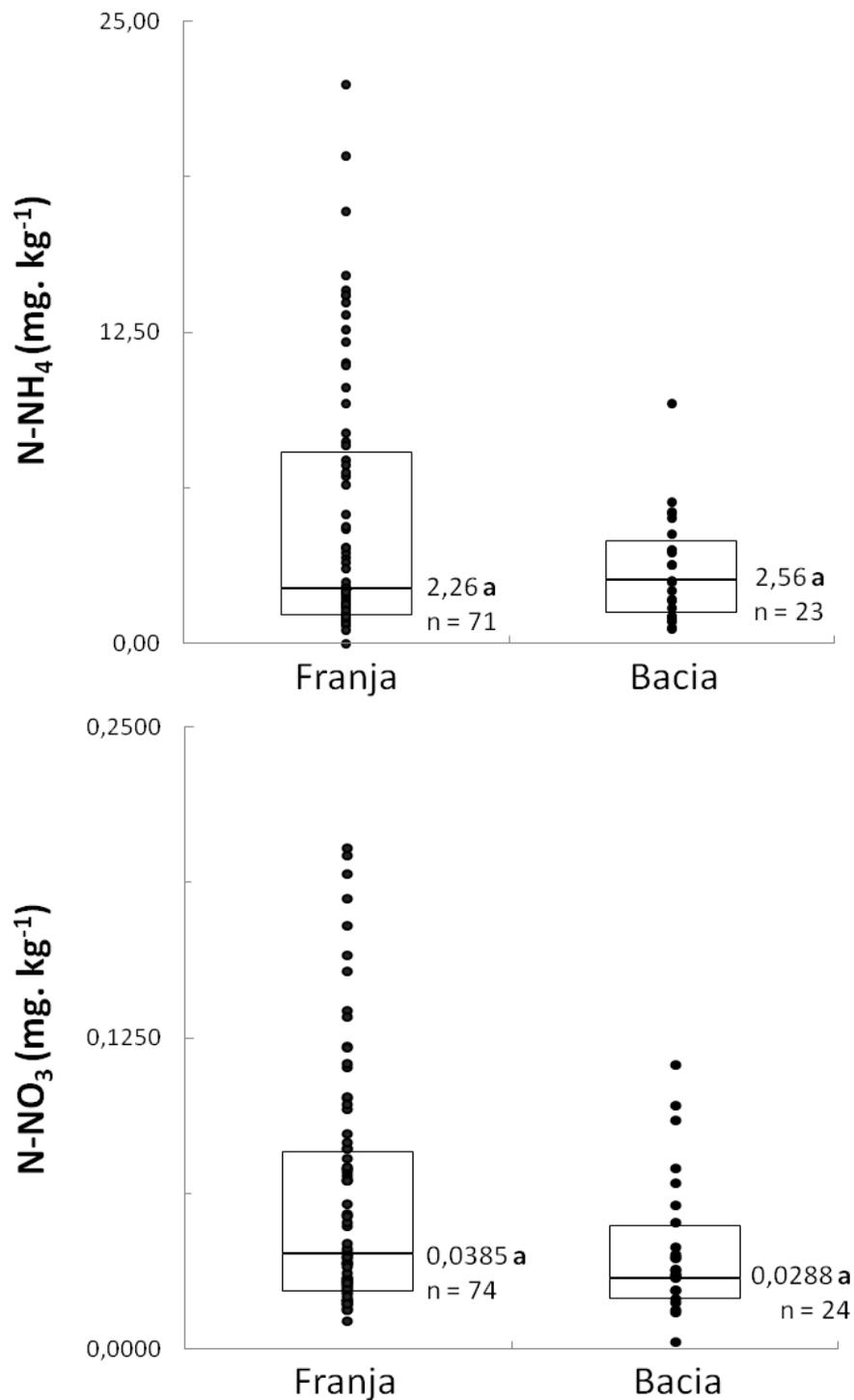


FIGURA 7. Concentração de nitrogênio do amônio (N-NH₄⁺) e do nitrato (N-NO₃⁻) no solo de Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012. Estão apresentados a mediana, o 1° e o 3° quartis e o tamanho amostral "n". Letras iguais informam não haver diferença estatística significativa entre os tipos fisiográficos.

6.4. Composição isotópica do solo

No manguezal de Franja, o solo exibiu maior $\delta^{15}\text{N}$ nos dois intervalos de profundidade investigados comparado ao manguezal de Bacia (TABELA 12). O solo no intervalo de 0 à 10 cm de profundidade no manguezal de Franja exibiu maior $\delta^{13}\text{C}$ comparado ao manguezal de Bacia. No manguezal de Franja, não houveram diferenças na composição isotópica do N e do C no solo entre os intervalos de profundidade investigados (0 à 10 e 10 à 30 cm). No manguezal de Bacia, não houveram diferenças na composição isotópica do N entre os intervalos de profundidade, mas o solo no intervalo de 0 à 10 cm exibiu menor $\delta^{13}\text{C}$ do que o intervalo de 10 à 30 cm. Não foram observadas correlações entre o $\delta^{15}\text{N}$ do solo e as taxas de mineralização do N e de nitrificação (ANEXO 2).

TABELA 12. Composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) e do C ($\delta^{13}\text{C}$) no solo em diferentes intervalos de profundidade nos Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

	Franja	n	Bacia	N
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)				
0 - 10 cm	3,73 ± 0,80 A,a	101	0,79 ± 0,49 B,a	32
10 - 30 cm	3,98 ± 0,69 A,a	12	1,12 ± 0,45 B,a	4
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)				
0 - 10 cm	-26,40 ± 0,81 A,a	105	-27,11 ± 0,37 B,a	32
10 - 30 cm	-26,34 ± 0,75 A,a	11	-26,63 ± 0,07 A,b	4

Estão apresentados a média ± o desvio padrão. "n" indica o tamanho amostral. Letras maiúsculas distintas indicam haver diferença estatística significativa entre os tipos fisiográficos. Letras minúsculas distintas indicam haver diferença estatística significativa entre os intervalos de profundidade no mesmo tipo fisiográfico.

6.5. Teores de N e P e a composição isotópica da serapilheira

As concentrações de N e C e a razão C:N na serapilheira não diferiram entre tipos fisiográficos (TABELA 13). As concentrações de P e de polifenóis totais na serapilheira foram maiores no manguezal de Franja e as razões N:P e C:P foram maiores na serapilheira do manguezal de Bacia. A serapilheira no manguezal de Franja exibiu maior $\delta^{15}\text{N}$ e não houveram diferenças em $\delta^{13}\text{C}$ na serapilheira entre os tipos fisiográficos.

TABELA 13. Teores de nutrientes, carbono e polifenóis totais (PT) e a composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) e do C ($\delta^{13}\text{C}$) na serapilheira de Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

	Franja	n	Bacia	n
N (g. kg ⁻¹)	6,77 (19,06 %) a	81	6,89 (16,03 %) a	26
P (g. kg ⁻¹)	0,52 (34,39 %) a	82	0,41 (31,32 %) b	26
C (g. kg ⁻¹)	411,02 (3,71 %) a	85	402,86 (2,84%) a	26
N:P	12,83 (35,08 %) a	83	16,43 (16,59 %) b	22
C:N	60,07 (20,35 %) a	85	57,80 (16,65 %) a	26
C:P	791,90 (39,50 %) a	86	945,31 (32,09 %) b	24
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	3,36 ± 1,36 a	84	0,07 ± 0,75 b	25
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-28,76 ± 0,54 a	82	-28,58 ± 0,69 a	26
PT (mg. g ⁻¹)	39,64 ± 19,43 a	60	30,32 ± 15,14 b	26

Para as variáveis "PT", " $\delta^{15}\text{N}$ " e " $\delta^{13}\text{C}$ " estão apresentados a média ± o desvio padrão, para as demais variáveis estão apresentados a mediana e o coeficiente de variação entre parênteses. "n" indica o tamanho amostral. Letras distintas informam haver diferença estatística significativa entre os tipos fisiográficos.

6.6. Teores de N e P, AFE e a composição isotópica nas folhas

As espécies não diferiram na concentração de N e C nas folhas (TABELA 14). *A. schaueriana* exibiu a maior concentração de P foliar, seguido de *L. racemosa* e *R. mangle*, além das menores razões N:P e C:P e a maior razão C:N nas folhas. *R. mangle* exibiu maior razão C:P foliar comparado à *L. racemosa* e ambas não diferiram nas razões N:P e C:N foliares. *R. mangle* exibiu menor $\delta^{15}\text{N}$ foliar comparado à *L. racemosa* e *A. schaueriana* não diferiu em $\delta^{15}\text{N}$ foliar de ambas as espécies (FIGURA 8). Não houveram diferenças em $\delta^{13}\text{C}$ foliar entre as espécies (FIGURA 8) e *A. schaueriana* exibiu a maior AFE, seguido de *R. mangle* e *L. racemosa* (FIGURA 9). *R. mangle* exibiu uma correlação positiva entre o $\delta^{13}\text{C}$ foliar e a concentração de N nas folhas no manguezal de Franja ($r=0,37$, ANEXO 4).

TABELA 14. Teores de nitrogênio (N), fósforo (P) e carbono (C) em folhas de espécies de mangue na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

	<i>R. mangle</i>	n	<i>L. racemosa</i>	n	<i>A. schaueriana</i>	n
N (g. kg ⁻¹)	15,33 ± 2,83 a	88	16,31 ± 2,73 a	13	13,78 ± 2,13 a	11
P (g. kg ⁻¹)	1,05 ± 0,10 a	84	1,20 ± 0,19 b	12	1,71 ± 0,19 c	10
C (g. kg ⁻¹)	420,51 (4,97 %) a	85	413,33 (5,36 %) a	13	418,87 (5,76 %) a	11
N:P	14,65 ± 3,47 a	88	13,32 ± 3,44 a	13	7,79 ± 1,76 b	11
C:N	27,18 ± 4,28 a	80	26,28 ± 5,15 a	13	30,89 ± 4,63 b	11
C:P	395,12 ± 42,59 a	85	341,28 ± 70,60 b	13	248,76 ± 29,88 c	10

Estão apresentados a média ± o desvio padrão ou a mediana e o coeficiente de variação entre parênteses. "n" indica o tamanho amostral. Letras distintas indicam haver diferença estatística significativa entre espécies.

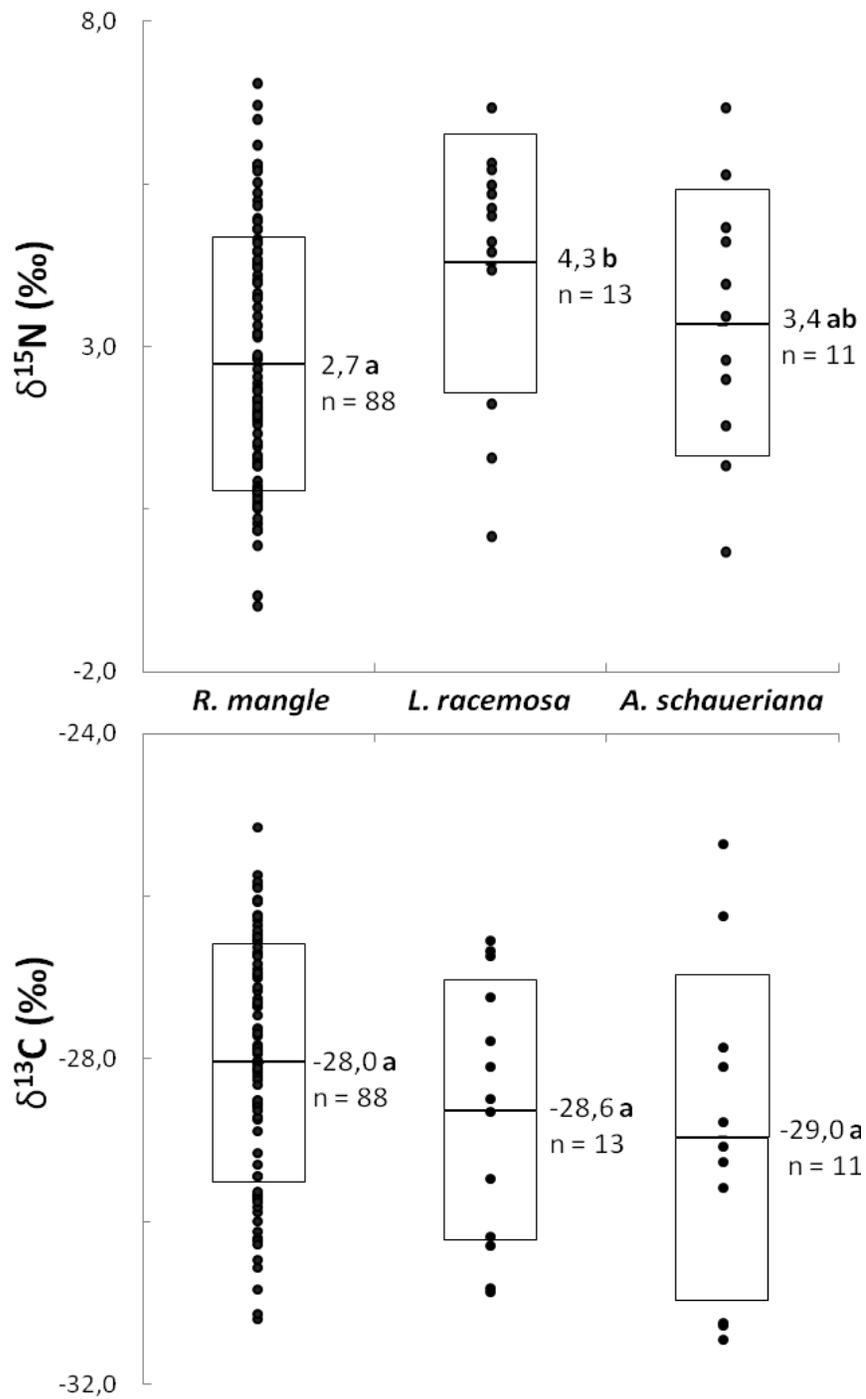


FIGURA 8. Composição isotópica do nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) foliar de espécies de mangue em Bosque de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012. Estão apresentados a média \pm o desvio padrão e o tamanho amostral "n". Letras distintas informam haver diferença estatística significativa entre as espécies.

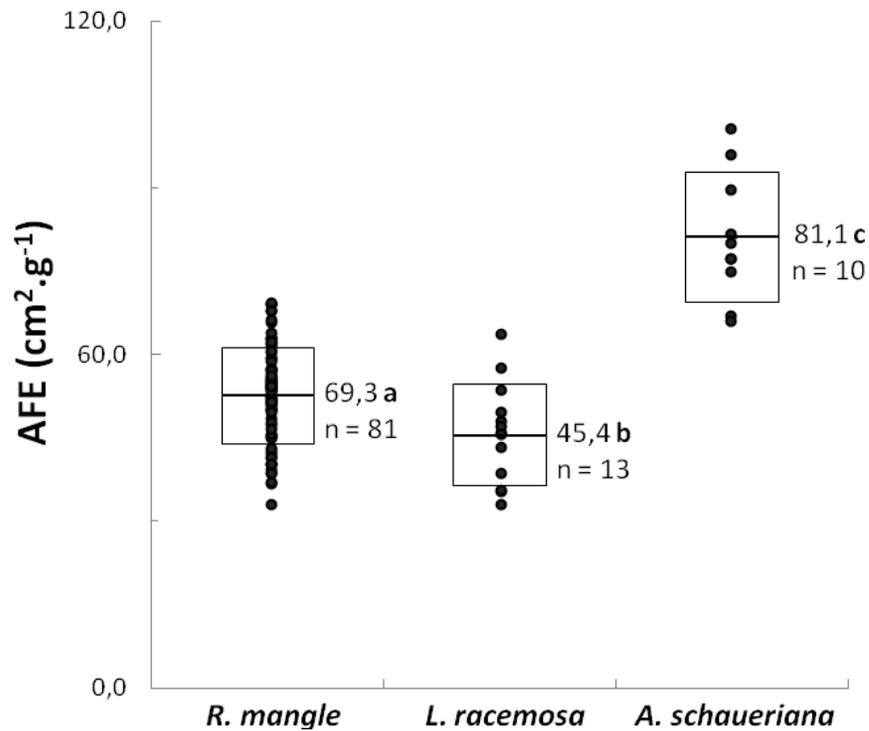


FIGURA 9. Área foliar específica (AFE) de espécies de mangue em Bosque de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012. Estão apresentados a média \pm o desvio padrão e o tamanho amostral "n". Letras distintas informam haver diferença estatística significativa entre as espécies.

As concentrações de N e C e a razão C:N nas folhas não diferiram entre os tipos fisiográficos (TABELA 15). A concentração de P foliar foi maior no manguezal de Franja e as razões N:P e C:P foliares foram maiores no manguezal de Bacia. As vegetação no manguezal de Franja exibiu maior $\delta^{15}\text{N}$ foliar e no manguezal de Bacia, maior $\delta^{13}\text{C}$ foliar e menor AFE. Não foram observadas diferenças em $\delta^{15}\text{N}$ entre os compartimentos folhas, serapilheira e solo no manguezal de Franja, as folhas e a serapilheira não diferiram em $\delta^{13}\text{C}$ e exibiram valores inferiores ao solo no tipo fisiográfico. No manguezal de Bacia, as folhas e o solo não diferiram em $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ e a serapilheira exibiu menores $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ em relação as folhas e o solo no tipo fisiográfico. Não foram observadas correlações entre o $\delta^{15}\text{N}$ foliar e a concentração P e a razão N:P nas folhas (ANEXO 2). No manguezal de Bacia, o $\delta^{15}\text{N}$ foliar exibiu uma correlação negativa com o $\delta^{13}\text{C}$ foliar (FIGURA 10, ANEXO 2). No manguezal de Franja, a AFE e a concentração de P foliar exibiram uma correlação positiva ($r= 0,29$, ANEXO 3). Não foram

observadas correlações entre a AFE e a concentração de N foliar (ANEXO 3). Não foram observadas correlações entre o $\delta^{13}\text{C}$ foliar e a AFE e a concentração de P foliar (ANEXO 4).

TABELA 15. Teores de nitrogênio (N), fósforo (P) e carbono (C) nas folhas, composição isotópica do N ($\delta^{15}\text{N}$) e do C ($\delta^{13}\text{C}$) foliar e área foliar específica (AFE) na vegetação de Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

	Franja	N	Bacia	n
N (g. kg ⁻¹)	15,32 ± 2,99 a	86	15,35 ± 1,35 a	24
P (g. kg ⁻¹)	1,09 (15,02 %) a	78	0,96 (5,20 %) b	23
C (g. kg ⁻¹)	414,63 ± 21,70 a	82	423,04 ± 7,46 a	25
N:P	13,16 ± 3,84 a	86	15,92 ± 2,10 b	24
C:N	27,92 ± 5,95 a	86	27,55 ± 2,70 a	25
C:P	361,24 ± 56,58 a	82	430,63 ± 30,01 b	25
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	3,61 ± 1,77 a	86	0,79 ± 0,63 b	22
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-28,59 ± 1,48 a	86	-26,77 ± 0,73 b	25
AFE	55,54 ± 11,06 a	78	47,02 ± 7,24 b	24

Estão apresentados a média ± o desvio padrão ou a mediana e o coeficiente de variação entre parênteses. "n" indica o tamanho amostral. Letras distintas indicam haver diferença estatística significativa entre os tipos fisiográficos.

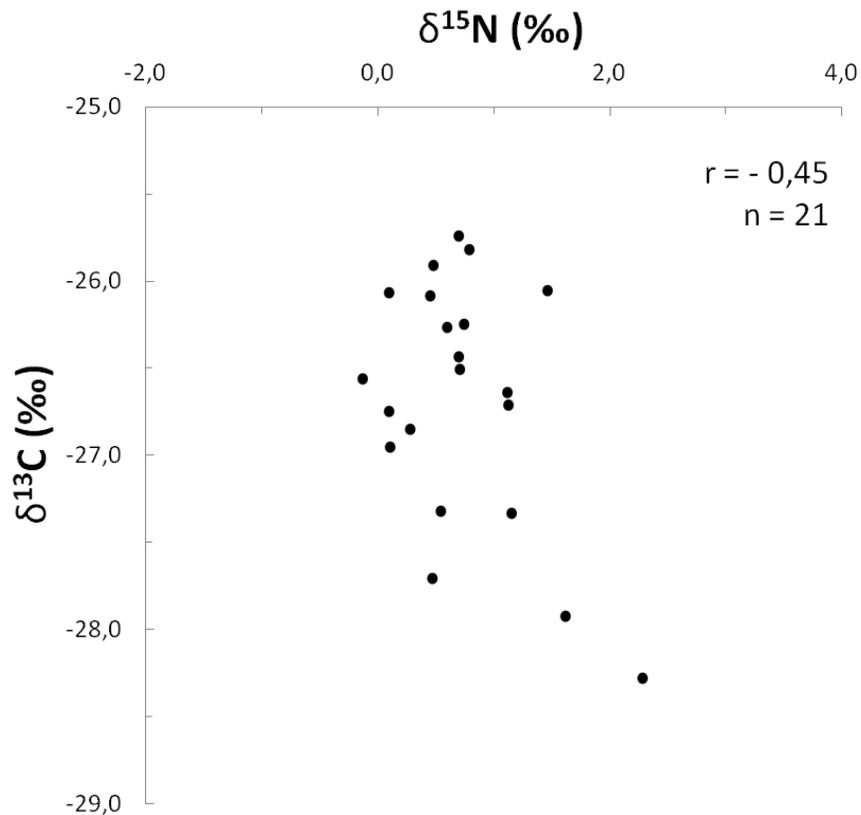


FIGURA 10. Correlação entre a composição isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e do N ($\delta^{15}\text{N}$) nas folhas de *R. mangle* no Bosque Bacía na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

7. DISCUSSÃO

Os manguezais de Franja e de Bacía exibiram diferenças na dinâmica de N. O maior $\delta^{15}\text{N}$ no sistema solo-planta-serapilheira do manguezal de Franja reflete e caracteriza a maior disponibilidade de N, taxas de transformação do N no solo e a maior importância de entradas e saídas de N no sistema comparado ao manguezal de Bacía (FIGURA 11). As diferenças na dinâmica de N evidenciadas pela análise da composição isotópica do N estão de acordo com as diferenças em limitações nutricionais e em taxas de transformação do N no solo entre os manguezais de Franja e de Bacía observadas no presente estudo. O manguezal de Franja exibiu maior concentração de N orgânico no solo (N total), maior disponibilidade de N caracterizada pela maior taxa de mineralização do N no solo e maiores concentrações de P disponível e de bases trocáveis no solo (Ca^{2+} , Na^+ e Mg^{2+}) comparado ao manguezal de Bacía.

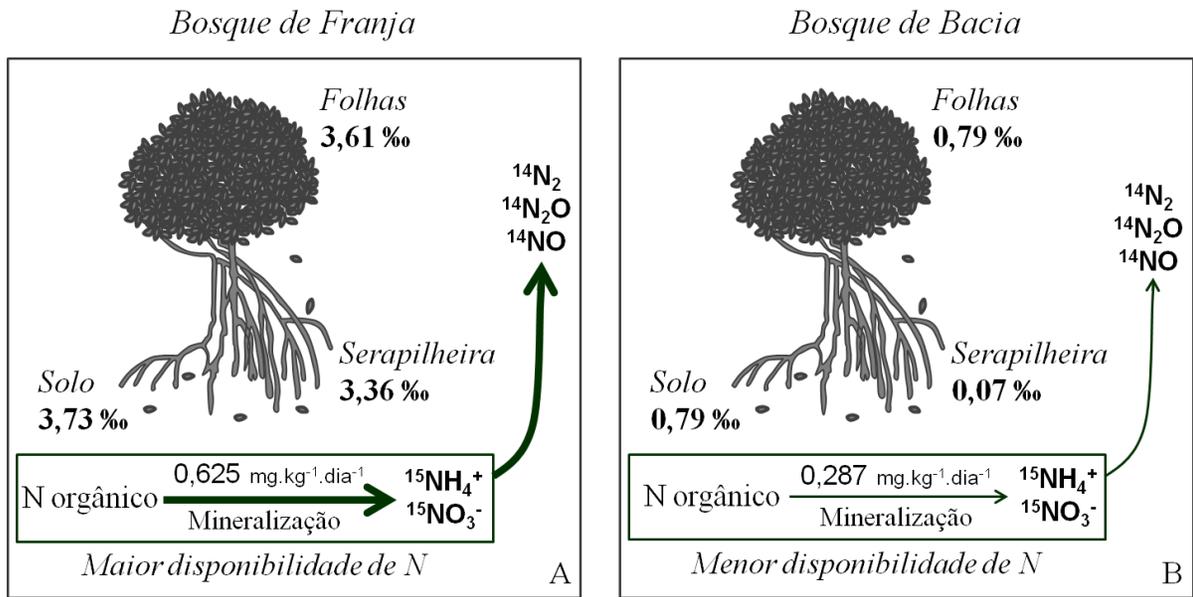


FIGURA 11. Diferenças na dinâmica de N entre Bosques de Franja (A) e de Bacia (B) na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

Diferenças em limitações nutricionais em manguezais refletem tanto as diferenças em frequência de inundação, relacionado à entrega de nutrientes pela maré e a manutenção das condições de oxirredução do solo favoráveis à mineralização (MIDDLETON & MCKEE 2001, FELLER *et al.* 2002), como a própria produtividade do sistema, ambos tipicamente maiores em manguezais de Franja comparado a manguezais de Bacia (COELHO JR. 2003, ALMEIDA 2005, LUGO 2007). Com maior frequência de inundação, menores limitações nutricionais e maior produtividade comparado aos manguezais de Bacia, o manguezal de Franja exibe maior entrada de N inorgânico dissolvido pela maré (RIVERA-MONROY *et al.* 1995b), maior oferta de matéria orgânica para a decomposição e de N orgânico para a mineralização e maiores são as taxas de decomposição (ALMEIDA 2005) e de mineralização do N no solo, favorecidas não somente pela maior oferta de substrato, como também pela maior oxigenação do solo com a maior frequência de inundação pela maré e por menores limitações nutricionais à atividade de micro-organismos no solo. Como resultado, em manguezais de Franja há a maior disponibilidade de N no solo para a assimilação pela vegetação e micro-organismos do solo e para a ocorrência de perdas de N para a atmosfera, comparado a manguezais de Bacia. Em função da maior frequência de inundação, manguezais de Franja exibem maior exportação de N orgânico particulado e dissolvido (RIVERA-MONROY *et al.* 1995b). O maior $\delta^{15}\text{N}$ acrescenta que perdas de N para a atmosfera também são maiores em manguezais de Franja e que

entradas e saídas de N em manguezais de Franja são mais importantes em relação à sua ciclagem interna, comparado a manguezais de Bacia.

O manguezal de Franja exibiu características favoráveis à mineralização do N e maiores taxas de mineralização líquida do N comparado ao manguezal de Bacia. O manguezal de Franja exibiu maior decomposição da MO no solo superficial (0 - 10 cm de profundidade) indicado pelo maior $\delta^{13}\text{C}$ do solo nesse intervalo de profundidade comparado ao manguezal de Bacia (uma vez que não houveram diferenças na composição isotópica do C na serapilheira entre os tipos fisiográficos), maior concentração de N orgânico no solo disponível para a mineralização e condições de oxirredução do solo de moderadamente à fortemente redutoras ($-14 > \text{Eh} > -332 \text{ mV}$) contra apenas fortemente redutoras no manguezal de Bacia ($-305 > \text{Eh} > -850 \text{ mV}$). A taxa de mineralização do N é determinada pela taxa de decomposição da MO (CHAPIN *et al.* 2011) e pelo potencial redox do solo, favorecida em condições moderadamente redutoras ($330 > \text{Eh} > -100 \text{ mV}$) (PATRICK & MAHAPATRA 1968). As diferenças no potencial redox do solo e na taxa de mineralização líquida no N entre os manguezais de Franja e de Bacia observadas no presente estudo estão de acordo com a maior frequência de inundação pela maré no manguezal de Franja, que renova o oxigênio do solo promovendo a manutenção de condições moderadamente redutoras, e com as maiores taxas de decomposição da MO acima do solo no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia na Ilha do Cardoso, relatados por COELHO JR. (2003) e ALMEIDA (2005), respectivamente. A maior taxa de mineralização líquida do N no manguezal de Franja indica que uma maior concentração de formas inorgânicas de N é disponibilizada no solo por unidade de tempo comparado ao manguezal de Bacia. Embora a taxa de mineralização líquida do N tenha sido maior no manguezal de Franja, não foram observadas diferenças nas concentrações de NH_4^+ e NO_3^- no solo entre os tipos fisiográficos. A concentração de formas inorgânicas de nutrientes no solo não reflete apenas a taxa bruta com que são produzidos, mas também a imobilização por micro-organismos do solo, a absorção pela vegetação e perdas de N do sistema (COMEFORD 2005). Uma vez que a mineralização líquida do N (*i.e.* produção bruta de NH_4^+ e NO_3^- menos a assimilação por micro-organismos do solo) foi maior no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia e os tipos fisiográficos não diferiram na concentração de formas inorgânicas de N no solo, maior deve ser a absorção de NH_4^+ e NO_3^- pela vegetação e as perdas de N no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia.

O manguezal de Franja também exibiu características favoráveis à manutenção de maiores taxas de nitrificação. A maior disponibilidade de NH_4^+ no solo, produto imediato da mineralização do N, e o maior potencial redox do solo no manguezal de Franja são favoráveis à maiores taxas de nitrificação no tipo fisiográfico comparado ao manguezal de Bacia. A taxa de nitrificação é determinada pela oferta de NH_4^+ no solo (MORREL & CORREDOR 1993, RIVERA-MONROY & TWILLEY 1996, PURVAJA *et al.* 2008) e pelo potencial redox do solo, favorecida em condições oxidativas ($E_h < 330$ mV) (PATRICK & MAHAPATRA 1968, SMITH & PATRICK 1983, REEF *et al.* 2010). No presente estudo, não foram observadas diferenças na taxa de nitrificação líquida entre os tipos fisiográficos. No entanto, foi observado uma tendência de maior imobilização de NO_3^- por micro-organismos no solo no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia, cerca de 38 % das taxas de nitrificação quantificadas no manguezal de Franja foram negativas, caracterizando a imobilização de nitrato, contra 14 % no manguezal de Bacia. Se a imobilização de NO_3^- por micro-organismos do solo é maior no manguezal de Franja e os tipos fisiográficos não diferiram em nitrificação líquida, a nitrificação bruta deve ter sido maior no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia. As taxas de transformação do N quantificadas no presente estudo foram estimadas a partir de testes de incubação de amostras de solo acondicionadas em sacos plásticos hermeticamente fechados por 7 dias no laboratório. Nessas circunstâncias, o consumo do oxigênio disponível e a exclusão da frequência de inundação que renova o oxigênio do solo devem ter resultado em taxas subestimadas de mineralização do N e de nitrificação, principalmente de nitrificação em função do requerimento aeróbico e para o manguezal de Franja, onde a frequência de inundação é maior. O maior $\delta^{15}\text{N}$ no manguezal de Franja também caracteriza maiores taxas de nitrificação no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia. O fracionamento contra o ^{15}N não é significativo durante a amonificação e elevado durante a nitrificação e perdas de N para a atmosfera por desnitrificação e volatilização (HÖGBERG 1997). Uma vez que os manguezais de Franja e de Bacia exibiram condições ácidas do solo no presente estudo, limitantes à volatilização da NH_3^+ (ALONGI *et al.* 1992, VOVIDES *et al.* 2011b), para que o manguezal de Franja tenha exibido maior $\delta^{15}\text{N}$ no sistema solo-planta-serapilheira comparado ao manguezal de Bacia, é necessário que perdas de N para a atmosfera por nitrificação-desnitrificação tenham sido maiores no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia. A análise desses

resultados sugere que a taxa de nitrificação bruta foi maior no manguezal Franja comparado ao manguezal de Bacia e que a maior imobilização de NO_3^- por micro-organismos do solo no manguezal de Franja comparado ao manguezal de Bacia tenha ocultado as diferenças em nitrificação entre os tipos fisiográficos.

A variabilidade de $\delta^{15}\text{N}$ em manguezais também foi proposta estar relacionada à diferenças na limitação por P entre tipos fisiográficos de manguezal. MCKEE *et al.* (2002) propuseram que em Florestas Anãs, tipicamente mais limitadas por P comparado a manguezais de Franja, há a menor demanda de N pela vegetação. Uma vez que nem todo o N disponível no solo é absorvido, maior é o fracionamento contra o ^{15}N durante a absorção pela planta (GOERICK *et al.* 1994), o que segundo MCKEE *et al.* (2002) resultaria nos menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ em manguezais Anãos comparado a manguezais de Franja. Outra explicação para a variabilidade de $\delta^{15}\text{N}$ em manguezais relacionada à oferta de P foi proposta por FOGEL *et al.* (2008). A limitação por P em Florestas Anãs resulta em menores condutância estomática e hidráulica (CHEESEMAN & LOVELOCK 2004, LOVELOCK *et al.* 2004, 2006a,b). Assim, FOGEL *et al.* (2008) propuseram que a menor condutância hidráulica em Florestas Anãs limitara a absorção de N nesse tipo fisiográfico e que o maior fracionamento contra o ^{15}N durante a absorção pela planta resultaria no menor $\delta^{15}\text{N}$ foliar em Florestas Anãs comparado a Bosques de Franja. No presente estudo, o manguezal de Bacia exibiu maior limitação por P indicada pela menor concentração de P disponível no solo, menores concentrações de P foliar e na serapilheira e maior razão N:P foliar comparado ao manguezal de Franja. De acordo com a classificação comumente utilizada para a interpretação de valores de N:P foliar, em que valores inferiores à 14 são sido interpretados como uma maior limitação por N, superiores à 16, como uma maior limitação por P e valores entre 14 e 16, como uma co-limitação por N e P (AERTS & CHAPIN 2000, GÜSEWELL & KOERSELMAN 2002), o valor de N:P foliar caracterizado para o manguezal de Franja (igual à 13,16) deveria ser interpretado como uma maior limitação por N e no manguezal de Bacia (igual à 15,92), como uma maior limitação por P. No entanto, não foram observadas diferenças na concentração de N foliar na vegetação entre os tipos fisiográficos, o que indica que as diferenças na razão N:P foliar entre os tipos fisiográficos refletem apenas as diferenças na concentração de P foliar e a maior limitação por P no manguezal de Bacia comparado ao manguezal de Franja. Embora o manguezal de Bacia tenha exibido maior limitação por P e menor $\delta^{15}\text{N}$ no sistema solo-planta-serapilheira

comparado ao manguezal de Franja, é pouco provável que diferenças no fracionamento durante a absorção pela vegetação tenham resultado nas diferenças em $\delta^{15}\text{N}$ entre os tipos fisiográfico, uma vez que o fracionamento contra o ^{15}N durante a absorção de N pela planta é reduzido comparado ao fracionamento durante as reações de nitrificação, desnitrificação e volatilização (HÖGBERG 1997). As taxas de transformação do N possuem maior influência sobre a composição isotópica de N dos ecossistemas do que o fracionamento durante a absorção pela planta e por esse motivo o $\delta^{15}\text{N}$ dos diferentes compartimentos do sistema refletem a dinâmica de N no sistema, enquanto que o fracionamento contra o ^{15}N durante a absorção pela planta apenas introduz uma variabilidade nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar. A relação positiva entre o $\delta^{15}\text{N}$ e a disponibilidade de P em manguezais observada por MCKEE *et al.* (2002) e FOGEL *et al.* (2008) deve refletir, portanto, a influência da limitação por P sobre a dinâmica de N no sistema. Se o P é limitante em um sistema, as taxas de produtividade, decomposição e de transformação do N no solo são influenciadas pela disponibilidade desse nutriente à vegetação e aos micro-organismos do solo, o que será refletido na composição isotópica do N do sistema. No presente estudo, não foram observadas correlações entre o $\delta^{15}\text{N}$ foliar e a concentração de P nas folhas e a razão N:P foliar. Contudo, a concentração foliar de nutrientes possui limitações como uma medida da disponibilidade de nutrientes no ambiente, uma vez que características intrínsecas das espécies influenciam na concentração foliar de nutrientes e por obviamente não refletem a disponibilidade de nutrientes que foi imobilizada por micro-organismos no solo e perdida do sistema. As diferenças na dinâmica de N e no $\delta^{15}\text{N}$ entre os manguezais de Franja e de Bacia verificadas no presente estudo podem refletir não somente as diferenças na disponibilidade de N entre os manguezais de Franja e de Bacia, mas também serem influenciadas pelas diferenças na limitação por P entre os tipos fisiográficos.

No manguezal de Bacia, a variabilidade de $\delta^{15}\text{N}$ foliar também esteve relacionada a eficiência no uso da água ($\delta^{13}\text{C}$ foliar). As espécies de mangue não diferiram em $\delta^{13}\text{C}$ foliar, mas a vegetação no manguezal de Bacia exibiu maior $\delta^{13}\text{C}$ foliar comparado a vegetação no manguezal de Franja, o que indica que fatores abióticos tiveram maior influência sobre a eficiência no uso da água do que características intrínsecas das espécies e que a vegetação no manguezal de Bacia exibiu maior eficiência no uso da água do que a vegetação no manguezal de Franja. Uma vez que não houveram evidências de diferenças em fontes de C para a vegetação entre os tipos fisiográficos, o maior $\delta^{13}\text{C}$ foliar no manguezal de Bacia pode refletir

tanto uma maior capacidade fotossintética quanto a manutenção de uma menor condutância estomática pela vegetação comparado ao manguezal de Franja (FARQUHAR *et al.* 1982, FARQUHAR *et al.* 1989, EHLERINGER *et al.* 1993). A vegetação também diferiu em AFE entre os tipos fisiográficos, maior no manguezal de Franja. As diferenças em AFE entre as espécies de mangue foram maiores do que as diferenças em AFE na vegetação entre os tipos fisiográficos, sugerindo que características intrínsecas das espécies foram mais importantes na determinação da AFE do que a influência de fatores abióticos. No entanto, apenas indivíduos de *R. mangle* foram amostrados no manguezal de Bacia e a AFE da espécie no manguezal de Bacia foi menor do que no manguezal de Franja, indicando que fatores abióticos determinaram as diferenças em AFE entre os tipos fisiográficos. A maior AFE da vegetação no manguezal de Franja caracteriza folhas menos espessas e/ou densas, tipicamente relacionadas a maiores concentrações de nutrientes e taxas fotossintéticas (WRIGHT *et al.* 2004), o que sugere que a capacidade fotossintética da vegetação no manguezal de Bacia não tenha sido maior do que no manguezal de Franja. A variabilidade de $\delta^{13}\text{C}$ nos manguezais investigados deve refletir, portanto, diferenças na condutância estomática na vegetação entre os tipos fisiográficos, menor no manguezal de Bacia. O $\delta^{13}\text{C}$ e o $\delta^{15}\text{N}$ foliares exibiram uma correlação negativa no manguezal de Bacia, sugerindo que quanto menor foi a condutância estomática do indivíduo (*i.e.* maior $\delta^{13}\text{C}$ foliar), menor foi sua absorção de N em que o fracionamento contra o ^{15}N durante a absorção pela planta é maior, resultando em um menor $\delta^{15}\text{N}$ foliar. Esses resultados evidenciaram a influência do fracionamento contra o ^{15}N durante a absorção pela planta introduzindo uma variabilidade no $\delta^{15}\text{N}$ foliar no manguezal de Bacia e que esse fracionamento esteve relacionado à regulação da absorção de N pela condutância estomática.

Em plantas de mangue, a condutância estomática foi verificada ser limitada em condições de hipersalinidade, menor frequência de inundação e inundação prolongada, menor demanda evaporativa e regulada pela oferta de nutrientes (*e.g.* NAIDOO 1985, 1987, 1989, LIN & STERNBERG 1992a, NAIDOO *et al.* 2002, CHEESEMAN & LOVELOCK 2004, LOVELOCK *et al.* 2004, 2006a,b, RODRIGUES *et al.* 2011). O $\delta^{13}\text{C}$ foliar no manguezal de Franja exibiu uma correlação positiva com a concentração de N nas folhas, o que provavelmente reflete um efeito positivo da concentração de N na capacidade fotossintética foliar no tipo fisiográfico (CORDELL *et al.* 1999, MCKEE *et al.* 2002). No entanto, não foram observadas relações entre o $\delta^{13}\text{C}$ foliar e a concentração de N e P foliar no manguezal de Bacia, o que indica que as

diferenças em condutância estomática e $\delta^{13}\text{C}$ foliar entre os manguezais de Franja e de Bacia não foram determinadas por diferenças na oferta de nutrientes entre os tipos fisiográficos. A salinidade foi verificada ser menor no manguezal de Bacia comparado ao manguezal de Franja na área de estudo (COELHO JR. 2003). Assim, as diferenças em salinidade entre os tipos fisiográficos não podem ter determinado a menor condutância estomática e o maior $\delta^{13}\text{C}$ foliar no manguezal de Bacia. A demanda evaporativa deve ser maior no manguezal de Bacia, relacionado ao menor desenvolvimento estrutural e maiores aberturas do dossel e incidência de radiação no tipo fisiográfico comparado ao manguezal de Franja (observações de campo). A maior eficiência no uso da água da vegetação no manguezal de Bacia deve refletir, portanto, limitações à manutenção de uma maior condutância estomática pela maior demanda evaporativa e/ou menor frequência de inundação no manguezal de Bacia comparado ao manguezal de Franja.

Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar também caracterizam a mistura de fontes de N assimilado pela vegetação. A maioria dos solos exibe valores positivos de $\delta^{15}\text{N}$ refletindo o enriquecimento em ^{15}N dos *pools* de N remanescentes no solo durante as reações de transformação do N. O ar atmosférico, por outro lado, exibe valores de $\delta^{15}\text{N}$ próximos de zero. Uma vez que o ar atmosférico é o padrão para o cálculo do $\delta^{15}\text{N}$ e que a fixação biológica do N (FBN) fraciona pouco contra o ^{15}N , valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar próximos de 0 ‰ indicam o N_2 atmosférico obtido através de FBN associativa como fonte predominante de N para a vegetação (EHLERINGER & RUNDELL 1989, MARTINELLI *et al.* 2009). Assim, o $\delta^{15}\text{N}$ foliar permite avaliar de forma comparativa quais espécies têm o N disponível no solo como fonte predominante de N e quais espécies utilizam o N_2 atmosférico como fonte predominante de N. No entanto, muitas vezes essa avaliação é prejudicada pela sobreposição dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar entre as espécies da comunidade. A diferença mínima de 5 ‰ entre os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar de espécies que potencialmente estão fixando N e de espécies que não estão fixando N é recomendada para distinguir com segurança quais espécies da comunidade estão fixando N atmosférico (HÖGBERG 1997). No presente estudo, além da sobreposição nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar entre as espécies, a sobreposição dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar da vegetação no manguezal de Bacia com valores indicativos da FBN inviabilizaram a avaliação da ocorrência de FBN associativa nos manguezais investigados. Embora não tenha sido possível avaliar a importância da FBN associativa, altas taxas de FBN livre têm sido observadas em florestas de

mangue. A FBN livre é considerada a segunda maior atividade bacteriana em manguezais (HOLGUIN *et al.* 2001). É esperado que a FBN livre contribua significativamente com a disponibilidade de N no solo de manguezais.

As diferenças na dinâmica de N entre os manguezais de Franja e de Bacia verificadas no presente estudo sugerem que esses ambientes devem exibir respostas distintas ao aumento do nível do mar e à fertilização antrópica por N. Com o aumento do nível do mar, a frequência de inundação e a entrada de nutrientes com a inundação pela maré devem aumentar em áreas internas de manguezais. A frequente restrição do desenvolvimento estrutural observada em áreas internas de manguezais tem sido relacionada à menor frequência de inundação e maiores limitações nutricionais (*e.g.* LUGO & SNEDAKER 1974, MCKEE 1993, 1995, CHEN & TWILLEY 1999, FELLER *et al.* 2002, 2003, COELHO JR. 2003). O aumento do nível do mar deve, portanto, favorecer a migração de manguezais de Franja para áreas mais internas de manguezais e restringir a área ocupada por manguezais de Bacia. Em ambientes com maiores limitações por P como o manguezal de Bacia, a fertilização antrópica por N deve aumentar essa limitação, o que irá favorecer a dominância por espécies mais tolerantes à menor disponibilidade de P, como *R. mangle* (ver MCKEE 1993, 1995), e eventualmente levar espécies menos tolerantes à menor disponibilidade de P à extinção local, além de impor maiores limitações ao desenvolvimento estrutural e resultar no declínio das taxas de produtividade, decomposição, transformação do N no solo e de perdas de N para a atmosfera, o que será acompanhado pelo declínio dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ nos diferentes compartimentos do sistema. Em ambientes com menores limitações nutricionais como o manguezal de Franja, a fertilização por N deve, a curto prazo, promover o aumento na disponibilidade de N e nas taxas de produtividade, decomposição, transformação do N no solo e de perdas de N para a atmosfera, acompanhado do aumento nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ no sistema. Com o aumento na disponibilidade de N e na taxa de produtividade no manguezal de Franja, maior será a exportação de MO particulada e dissolvida para águas costeiras adjacentes favorecendo o aumento da produtividade pesqueira. Com o aumento das taxas de decomposição e de transformação do N no solo, maior será a capacidade de processamento do excesso de N no manguezal de Franja com o aumento das perdas de N para a atmosfera. No entanto, de sumidouros potenciais de C, manguezais de Franja podem se tornar fontes desse elemento para a atmosfera com aumento das taxas de decomposição da MO. A longo prazo, o excesso de N no manguezal de Franja pode aumentar

a limitação por outro nutriente no sistema o que resultaria na redução do desenvolvimento estrutural e em taxas de processos ecossistêmicos e de ciclagem de N no sistema, como descrito para o manguezal de Bacia. Com a redução da área ocupada por manguezais e o declínio de taxas de processos ecossistêmicos e de ciclagem de N em manguezais de Franja e de Bacia, muitos serviços ambientais estarão comprometidos. Com a redução da área ocupada por esses ambientes, menor será a capacidade de retenção do excesso de sedimentos presentes na água e de proteção da linha costeira. Com a o declínio da produtividade em manguezais de Franja, menores serão a capacidade de assimilar C por esses ambientes e a exportação de MO para águas costeiras que contribuem com a manutenção de estoques pesqueiros. Por fim, com a redução das taxas de transformação do N e de perdas de N para a atmosfera, menor será a capacidade de processamento do N nesses ambientes. O contínuo aumento na entrada de N associado ao declínio de taxas de perdas de N do sistema podem agravar ainda mais as limitações nutricionais em manguezais de Franja e de Bacia. A fertilização por N e o aumento do nível do mar podem, portanto, resultar na redução da área de manguezais, alterações na estrutura e no funcionamento de áreas remanescentes, no declínio da riqueza e descaracterização de tipos fisiográficos de manguezal e na perda de serviços ambientais prestados por esses ambientes.

8. CONCLUSÕES

Os resultados do presente estudo permitiram concluir que manguezais de Franja e de Bacia exibem diferenças na dinâmica de N, que o manguezal de Franja exibe maior disponibilidade de N e taxas de transformação do N no solo e maior importância de entradas e saídas de N no sistema comparado ao manguezal de Bacia. Os resultados também evidenciaram que o manguezal de Bacia exibe maiores limitações por P e bases trocáveis e maiores restrições à manutenção de uma maior condutância estomática comparado ao manguezal de Franja.

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AERTS, R.; CHAPIN, F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. In: FITTER, A.; FAFAELLI, D. (eds.) *Advances in Ecological Research*. Academic Press, San Diego, p. 1-67.
- ALMEIDA, R. 2005. *Ecologia de Manguezais: Dinâmica da Serapilheira e Funcionamento do Ecossistema, Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- ALONGI, D.M. 2002. Present state and future of the world's mangrove forests. **Environmental Conservation** 29: 331-349.
- ALONGI, D.M. 2009. *The energetics of mangrove forests*. Springer-Verlag, Dordrecht, 216 p.
- ALONGI, D.M.; BOTO, K.G.; ROBERTSON, A.I. 1992. Nitrogen and phosphorus cycles. In: ROBERTSON, A.I.; ALONGI, D.M. (eds.) *Tropical mangrove ecosystems*. Coastal Estuarine Stud. 41. AGU, p 251-291.
- ALONGI, D.M.; CHRISTOFFERSEN, P.; TIRENDI, F. 1993. The influence of forest type on microbial-nutrient relationships in tropical mangrove sediments. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 171: 201-223.
- ALONGI, D.M.; TIRENDI, F.; CLOUGH, B.F. 2000. Below-ground decomposition of organic matter in forests of the mangroves *Rhizophora stylosa* and *Avicennia marina* along the arid coast of Western Australia. **Aquatic Botany** 68: 97-122.
- ALONGI, D.M.; TIRENDI, F.; DIXON, P.; TROTT, L.A.; G.J. BRUNSKILL. 1999. Mineralization of organic matter in intertidal sediments of a tropical semi-enclosed delta. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** 48: 451-467.
- ALONGI, D.M.; TROTT, L.A.; WATTAYAKORN, G.; CLOUGH, B.F. 2002. Below-ground nitrogen cycling in relation to net canopy production in mangrove forests of southern Thailand. **Marine Biology** 140: 855-865.
- AMUNDSON, R.; AUSTIN, A.T.; SCHUUR, E.A.G.; YOO, K.; MATZEK, V.; KENDALL, C.; UEBERSAX, A.; BRENNER, D.; BAISDEN, W.T. 2003. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. **Global Biogeochemical Cycles** 17: 1031-1035.
- ANDREWS, T.J.; MULLER, G.J. 1985. Photosynthetic gas exchange of the mangrove, *Rhizophora stylosa*, in its natural environment. **Oecologia** 65: 449-455.

- ARAÚJO, D.S.D.; MACIEL, N.C. 1979. Os manguezais do recôncavo da Baía de Guanabara. **Cadernos FEEMA, Série Técnica** 10: 1-113.
- ARMSTRONG, W.; WRIGHT, S.L.; GAYNARD, T.J. 1985. Plant zonation and the effects of the spring-neap tidal cycle on soil aeration in a humber salt marsh. **Journal of Ecology** 73: 323-339.
- AYRES, M.; AYRES-JR, M.; AYRES, D.L.; SANTOS, A.S. 2007. *BioEstat 5.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas*. Sociedade Civil de Mamirauá, 5 ed., Belém, Pará, Brasil. 364 p.
- BALL, M.C.; CRITCHLEY, C. 1982. Photosynthetic responses to irradiance by the grey mangrove, *Avicennia marina*, grown under different light regimes. **Plant Physiology** 70: 1101-1106.
- BALL, M.C.; FARQUHAR, G.D. 1984a. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. **Plant Physiology** 74: 1-6.
- BALL, M.C.; FARQUHAR, G.D. 1984b. Photosynthetic and stomatal responses of the grey mangrove, *Avicennia marina*, to transient salinity conditions. **Plant Physiology** 74: 7-11.
- BARBIER, E.B. 2000. Valuing the environment as input: review of applications to mangrove-fishery linkages. **Ecological Economics** 35: 47-61.
- BERNINI, E.; SILVA, M.A.B. DA; CARMO, T.M.S. DO; CUZZUOL G.R.F. 2006. Composição química do sedimento e de folhas das espécies do manguezal do estuário do Rio São Mateus, Espírito Santo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 29: 689-699.
- BERNINI, E.; SILVA, M.A.B. DA; CARMO, T.M.S. DO; CUZZUOL G.R.F. 2010. Spatial and temporal variation of the nutrients in the sediment and leaves of two Brazilian mangrove species and their role in the retention of environmental heavy metals. **Brazilian Journal of Plant Physiology** 22: 177-187.
- BLASCO, F.; SAENGER, P.; JANODET, E. 1996. Mangroves as indicators of coastal change. **Catena** 27: 167-178.
- BOBBINK, R.; HORNUNG, M.; ROELOFS, J.G.M. 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. **Journal of Ecology** 86: 717-738.

- BOUYOUCOS, G.J. 1932. Studies on dispersion procedures used the hydrometer method for making mechanical analysis of soil. **Soil Science** 33: 21-27.
- BRASIL. **Lei nº 4.771, de 15 de Setembro de 1965.** *Institui o novo Código Florestal.* Diário Oficial da Republica Federativa do Brasil. Brasília, DF, seção 1, 16 de Setembro de 1965.
- BRASIL. **Lei nº 12.651, de 25 de Maio de 2012.** *Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa; altera as Leis nºs 6.938, de 31 de agosto de 1981, 9.393, de 19 de dezembro de 1996, e 11.428, de 22 de dezembro de 2006; revoga as Leis nºs 4.771, de 15 de setembro de 1965, e 7.754, de 14 de abril de 1989, e a Medida Provisória nº 2.166-67, de 24 de agosto de 2001; e dá outras providências.* Diário Oficial da Republica Federativa do Brasil. Brasília, DF, seção 1, 28 de Maio de 2012. .
- BUSTAMANTE, M.M.C.; MARTINELLI, L.A.; SILVA, D.A.; CAMARGO, P.B.; KLINK, C.A.; DOMINGUES, T.F.; SANTOS, R.V. 2004. N¹⁵ natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (Cerrado). **Ecological Applications** 14: 200-213.
- CAIRNS, M.A.; BROWN, S.; HELMER, E.H.; BAUMGARDNER, G.A. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. **Oecologia** 111: 1-11.
- CHAPIN, F.S.; MATSON, P.A.; VITOUSEK, P.M. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology.* Springer-Verlag, 2 ed., New York. 529p.
- CHEESEMAN, J.M.; CLOUGH, B.F.; CARTER, D.R.; LOVELOCK, C.E.; EONG, O.J.; SIM, R.G. 1991. The analysis of photosynthetic performance in leaves under field conditions: a case study using *Bruguiera* mangroves. **Photosynthesis Research** 29: 11–22.
- CHEESEMAN, J.M.; HERENDEEN, L.B.; CHEESEMAN, A.T.; CLOUGH, B.F. 1997. Photosynthesis and photoprotection in mangroves under field conditions. **Plant, Cell and Environment** 20: 579–588.
- CHEESEMAN, J.M.; LOVELOCK, C.E. 2004. Photosynthetic characteristics of dwarf and fringe *Rhizophora mangle* L. in a (BLZ)an mangrove. **Plant, Cell, and Environment** 27: 769-780.
- CHEN, R.; TWILEY, R.R. 1999. A simulation model of organic matter and nutrient accumulation in mangrove wetland soils. **Biogeochemistry** 44: 93-118.
- CINTRÓN, G.; SCHAEFFER-NOVELLI, Y. 1983. Mangrove forests: ecology and response to natural and man induced stressors. In: OGDEN, J.C.; GLADFELTER, E.H. (eds.) *Coral reefs,*

- seagrass beds and mangroves: Their interaction in the coastal zones of the Caribbean.* UNESCO Reports in Marine Science, 23. p. 87-110.
- CINTRÓN, G.; SCHAEFFER-NOVELLI, Y. 1992. Ecology and management of new world mangroves. In: SEELIGER, U. (ed.). *Coastal plant communities of Latin America.* Academic Press, New York, p. 233-258.
- CLARK, D.A.; BROWN, S.; KICKLIGHTER, D.W.; CHAMBERS, J.Q.; THOMLINSON, J.R.; NI, J.; HOLLAND, E.A. 2001. Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. **Ecological Applications** 11: 371-384.
- CLIFFORD P.; RICHARDSON S.; HEMON D. 1989. Assessing the significance of the correlation between two spatial processes. **Biometrics** 45: 123-134.
- CLOUGH, B.F.; SIM, R.G. 1989. Changes in gas exchange characteristics and water use efficiency of mangroves in response to salinity and vapor pressure deficit. **Oecologia** 79: 38-44.
- COELHO JR., C. 1998. *Manguezal, Desenvolvimento Estrutural da Cobertura Vegetal ao Longo de Gradientes de Inundação - Cananéia, Estado de São Paulo, Brasil.* Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo.
- COELHO JR., C. 2003. *Ecologia de Manguezais: zonação e dinâmica da cobertura vegetal em gradientes ambientais, Cananéia, São Paulo, Brasil.* Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- COMEFORD, N.B. 2005. Soil factors affecting nutrient bioavailability. In: BassiriRad, H. (ed.) *Nutrient acquisition by plants, an ecological perspective.* Springer-Verlag, Germany, p. 1-14.
- CORDELL, S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, G.F.C.; HANDLE, L.L. 1999. Allocation of nitrogen and carbon in leaves of *Metrosideros polymorpha* regulates carboxylation capacity and ^{13}C along an altitudinal gradient. **Functional Ecology** 13: 811-818.
- CORREDOR, J.E.; MORELL, M.J. 1994. Nitrate depuration of secondary sewage effluents in mangrove sediments. **Estuaries** 17: 295-300.
- CORREDOR, J.E.; HOWARTH, R.W.; TWILLEY, R.; MORELL, M.J. 1999. Nitrogen cycling and anthropogenic impact in the tropical inter-American seas. **Biogeochemistry** 46: 163-178.
- CUZZUOL, G.R.F.; ROCHA, A.C. 2001. Aspectos nutricionais na vegetação de manguezal do estuário do Rio Mucuri, Bahia, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 24: 227-234.

- CUZZUOL, G.R.F.; ROCHA, A.C. 2012. Interação do regime hídrico com as relações nutricionais em ecossistema manguezal. **Acta Botanica Brasilica** 26: 11-19.
- DAWSON, T.E.; MAMBELLI, S.; PLAMBOECK, A.H.; TEMPLER, P.H.; TU, K.P. 2002. Stable isotopes in plant ecology. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** 33: 507-559.
- DICKER, H.J.; SMITH, D.W. 1981. Effects of salinity on acetylene reduction (nitrogen fixation) and respiration in a marine Azotobacter. **Applied Environmental Microbiology** 42: 740-744.
- DUKE, N.C. 1992. Mangrove floristics and biogeography. In: Robertson, A.I.; Alongi, D.M. (eds.) *Tropical Mangrove Ecosystems*. American Geophysical Union, Washington DC, p. 63-100.
- DUTILLEUL, P. 1993. Modifying the *t* test for assessing the correlation between two spatial processes. **Biometrics** 49: 305-314.
- EHLERINGER, J.R.; HALL, A.E.; FARQUHAR, G.D. 1993. *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. Academic Press, New York. 555p.
- EHLERINGER, J.R.; RUNDEL, P.W. 1989. Stable isotopes: history, units, and instrumentation. In: RUNDEL, P.W.; EHLERINGER, J.R.; NAGY, K.A. (eds.) *Stable isotopes in ecological research*. *Ecological Studies* 68. Springer-Verlag, New York, p. 1-15.
- ELLISON, A.M.; FARNSWORTH, E.J. 1997. Simulated sea level change alters anatomy, physiology, growth, and reproduction of red-mangrove (*Rhizophora mangle* L.). **Oecologia** 112: 435-446.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISAS AGROPECUÁRIAS. 1999. *Manual de análises químicas do solo, plantas e fertilizantes*. Embrapa, Brasília. 370p.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISAS AGROPECUÁRIAS. 1997. *Manual de métodos de análise de solos*. Embrapa, Rio de Janeiro. 212p.
- EWEL, K.C.; TWILLEY, R.R.; ONG J.E. 1998. Different kinds of mangrove forests provide different goods and services. **Global Ecology and Biogeography Letters** 7: 83-94.
- FARQUHAR, G.D.; BALL, M.C.; VON CAEMMERER, S.; ROKSANDIC, Z. 1982. Effects of salinity and humidity on S¹³C value of halophytes - evidence for diffusional isotope fractionation determined atmospheric partial pressure of CO₂ under different environmental conditions. **Oecologia** 52: 121-24.

- FARQUHAR G.D.; EHLERINGER, R.; HUBICK, K.T. 1989. Carbon Isotope Discrimination And Photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 40: 503-537.
- FAUNCE, C.H.; SERAFY, J.E. 2006. Mangroves as fish habitat: 50 years of field studies. **Marine Ecology Progress Series** 318: 1-18.
- FELLER, I.C. 1995. Effects of nutrient enrichment on growth and herbivory of dwarf red mangrove (*Rhizophora mangle*). **Ecological Monographs** 65: 477-505.
- FELLER, I.C.; LOVELOCK, C.E.; MCKEE, K.L. 2007. Nutrient addition differentially affects ecological processes of *Avicennia germinans* in nitrogen versus phosphorus limited mangrove ecosystems. **Ecosystems** 10: 347-359
- FELLER, I.C.; MCKEE, K.L.; WHIGHAM, D.F.; O'NEILL, J.P. 2002. Nitrogen vs. phosphorus limitation across an ecotonal gradient in a mangrove forest. **Biogeochemistry** 62: 145-175.
- FELLER, I.C, WHIGHAM, D.F.; MCKEE, K.L.; LOVELOCK, C.E. 2003. Nitrogen limitation of growth and nutrient dynamics in a disturbed mangrove forest, Indian River Lagoon, Florida. **Oecologia** 134: 405-414.
- FELLER, I.C.; WHIGHAM, D.F.; O'NEILL, J.P.; MCKEE, K.M. 1999. Effects of nutrient enrichment on within-stand nutrient cycling in mangrove ecosystems in (BLZ). **Ecology** 80: 2193-2205.
- FENN, M.E.; POTH, M.A.; ABER, J.D.; BARON, J.S.; BORMANN, B.T.; JOHNSON, D.W.; LEMLY, A.D.; McNULTY, S.G.; RYAN, D.F.; STOTTLEMEYER, R. 1998. Nitrogen excess in North American ecosystems: predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies. **Ecological Applications** 8: 706-733.
- FILOSO, S.; MARTINELLI, L.A.; HOWARTH, R.W.; BOYER, E.W.; DENTENER, F. 2006. Human activities changing the N cycle in Brazil. **Biogeochemistry** 79: 61-89.
- FOLIN, O.; CIOCALTEAU, V. 1927. On tyrosine and tryptophane determination in proteins. **Journal of Biology and Chemistry** 73: 627-650.
- FOGEL, M.L.; WOOLLER, M.J.; CHEESEMAN, J.; SMALLWOOD, B.J.; ROBERTS, Q.; ROMERO I., MEYERS, M.J. 2008. Unusually negative nitrogen isotopic compositions ($\delta^{15}\text{N}$) of mangroves and lichens in an oligotrophic, microbially-influenced ecosystem. **Biogeosciences** 5: 1693-1704.

- FRY, B.; BERN, A.L.; ROSS, M.S.; MEEDER, J.F. 2000. ^{15}N Studies of nitrogen use by the red mangrove, *Rhizophora mangle* L. in South Florida. **Estuarine Coastal and Shelf Science** 50: 291-296.
- GALLOWAY, J.N.; ASNER, G.; BOYER, E.W.; CAPONE, D.G.; CLEVELAND, C.C.; DENTENER, F. J.; GREENE, P.; HOLLAND, E.; HOWARTH, R.W.; KARL, D.M.; MICHAELS, A. F.; SEITZINGER, S. P.; TOWNSEND, A.R.; VOROSMARTY, C. 2005. Global and regional nitrogen cycles: past, present and future. **Biogeochemistry** 70: 153-226.
- GOERICK, R.; MONTOYA, J. P.; FRY, B. 1994. Physiology of isotopic fractionation in algae and cyanobacteria. In: LAJTHA, K.; MICHENER, R. (eds.) *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Science, Oxford, UK, p. 187-221.
- GOTELLI, N.J.; ELLISON, A.M. 2002. Nitrogen deposition and extinction risk in the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. **Ecology** 83: 2758-2765.
- GOUGH, L.; OSENBERG, C.W.; GROSS, K.L.; COLLINS, S.L. 2000. Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. **Oikos** 89: 428-439.
- GRUBER, N.; GALLOWAY, J.N. 2008. An earth-system perspective of the global nitrogen cycle. **Nature** 451: 293-296.
- GÜSEWELL, S.; KOERSELMAN, W. 2002. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. **Perspectives in Ecology, Evolution and Systematics** 5: 37-61.
- HOFF, R.; HENSEL, P.; PROFFITT, E.C.; DELGADO, P.; SHIGENAKA, G.; YENDER, R.; MEARN, A.J. 2002. *Oil Spills in Mangroves, Planning and Response Considerations*. NOAA Ocean Service, EUA. 72 p.
- HÖGBERG, P. 1990. Forests losing large quantities of nitrogen have elevated ^{15}N : ^{14}N ratios. **Oecologia** 84: 229-231.
- HÖGBERG, P. 1997. Tansley review no 95: ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. **New Phytologist** 137: 179-203.
- HOLGUIN, G.; GUZMAN, M.A.; BASHAN, Y. 1992. Two new nitrogen-fixing bacteria from the rhizosphere of mangrove trees: their isolation, identification and in vitro interaction with rhizosphere *Staphylococcus* sp. **FEMS Microbiology Ecology** 101: 207-216.

- HOULTON, B.Z.; SIGMAN, D.M.; HEDIN, L.O. 2006. Isotopic evidence for large gaseous nitrogen losses from tropical rainforests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, **EUA** 103: 8745-8750.
- HOULTON, B.Z.; SIGMAN, D.M.; SCHUUR, E.A.G.; HEDIN, L.O. 2007. A climate driven switch in plant nitrogen acquisition within tropical forest communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, **EUA** 104: 8902-8906.
- HOLGUIN, G.; VAZQUEZ, P.; BASHAN, Y. 2001. The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of mangrove ecosystems: an overview. **Biology and Fertility Soils** 33: 265-278.
- HOWARTH, R.W.; MARINO, R. 1988. Nitrogen fixation in freshwater, estuarine and marine ecosystems. 2. Biogeochemical controls. **Limnology and Oceanography** 33: 688-701.
- INGRAM, R.L. 1971. Sieve analysis. In: CARVER, R.E. (ed.) *Procedures in Sedimentary Petrology*. Wiley Interscience, p. 49-69.
- IPCC (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE). 2007. *Climate Change 2007, The Physical Scientific Basis: Summary for Policymakers*. <http://www.ipcc.ch>. 15/04/2012.
- JELGERSMA, S.; VAN DER ZIJP, M.; BRINKMAN, R. 1993. Sea level rise and the coastal lowlands in the developing world. **Journal of Coastal Research** 9: 958-972.
- KAO, W.Y.; TSAI, H.C.; TSAI, T.T. 2001. Effect of NaCl and nitrogen availability on growth and photosynthesis of seedlings of a mangrove species, *Kandelia candel* (L.) Druce. **Journal of Plant Physiology** 158: 841-846.
- KJERFVE, B.; LACERDA, L.D. 1993. Mangroves of Brazil. In: LACERDA, L.D. (ed.) *Conservation and sustainable utilization of mangrove forest in Latin America and Africa regions. Part I - Latin America*. Mangrove Ecosystem Technical Report No. 2. ITTO/ISME, Okinawa, p. 245-272.
- KOCK, M.S. 1997. *Rhizophora mangle* L. seedling development into the sapling stage across resource and stress gradients in subtropical Florida. **Biotropica** 29: 427-439.
- KOCK, M.S.; SNEDAKER, S.C. 1997. Factors influencing *Rhizophora mangle* L. seedling development in Everglades carbonate soils. **Aquatic Botany** 59: 47-98.
- KOMIYAMA, A.; ONG, J.E.; POUNGPARN, S. 2008. Allometry, biomass and productivity of mangrove forests: a review. **Aquatic Botany** 89:128-137.

- KRISTENSEN, E.; BOUILLON, S.; DITTMAR, T.; MARCHAND, C. 2008. Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: a review. **Aquatic Botany** 89: 201-219.
- KRISTENSEN, E.; HOLMER, M.; BANTA, G.T.; JENSEN, M.H.; HANSEN, K. 1995. Carbon, nitrogen and sulfur cycling in sediments of the Ao Nam Bor mangrove forest, Phuket, Thailand: a review. **Phuket Marine Biological Center Research Bulletin** 60: 37-64.
- KRISTENSEN, E.; JENSEN, M.H.; BANTA, G.T.; HANSEN, K.; HOLMER, M.; KING, G.M. 1998. Transformation and transport of inorganic nitrogen in sediments of a southeast Asian mangrove forest. **Aquatic Microbial Ecology** 15: 165-175.
- LACERDA, L.D. 2002. *Mangrove Ecosystems: Function and Management*. Springer-Verlag, Berlin, 332 p.
- LACERDA, L.D.; REZENDE, C.E. 1993. Environmental status of mangrove forests of Rio de Janeiro state, SE Brazil. In: LACERDA, L.D.; FIELD, C.D. (eds.) *Conservation and sustainable utilization of mangrove forests in Latin America and Africa regions*. International Tropical Timber Organization/International Society for Mangrove Ecosystems (ITTO/ISME), Okinawa, pp. 15-18.
- LEE, Y. R.; JOYE, S.B. 2006. Seasonal patterns of nitrogen fixation and denitrification in oceanic mangrove habitats. *Marine Ecology Progress Series* 307: 127-141.
- LEGENDRE, P.; FORTIN, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. **Vegetatio** 80:107-138.
- LEWIS, M.; PRYOR, R.; WILKING, L. 2011. Fate and effects of anthropogenic chemicals in mangrove ecosystems: A review. **Environmental Pollution** 159: 2328-2346.
- LIN, G.; STERNBERG, L.D.L. 1992a. Comparative study of water uptake and photosynthetic gas exchange between scrub and fringe red mangroves (*Rhizophora mangle* L.). **Oecologia** 90: 399-403.
- LIN, G.; STERNBERG, L.D.L. 1992b. Differences in morphology, carbon isotope ratios, and photosynthesis between scrub and fringe mangroves in Florida, EUA. **Aquatic Botany** 42: 303-313.
- LIN, G.; STERNBERG, L.D.L. 1992c. Effect of growth form, salinity, nutrient and sulfide on photosynthesis, carbon isotope discrimination and growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). **Australian Journal of Plant Physiology** 19: 509-517.

- LIN, YI-MING.; LIU, XIAO-WEI.; ZHANG, H.; HANG-QING, FAN.; LIN, GUANG-HUI. 2010. Nutrient conservation strategies of a mangrove species *Rhizophora stylosa* under nutrient limitation. **Plant and Soil** 326: 469-479.
- LOVELOCK, C.E.; BALL, M.C.; CHOAT, B.; ENGELBRECHT, B.M.J.; HOLBROOK, N.M.; FELLER, I.C. 2006a. Linking physiological processes with mangrove forest structure: phosphorus deficiency limits canopy development, hydraulic conductivity and photosynthetic carbon gain in dwarf *Rhizophora mangle*. **Plant, Cell & Environment** 29: 793-802.
- LOVELOCK, C.E.; FELLER, I.C. 2003. Photosynthetic performance and resource utilization of two mangrove species coexisting in a hypersaline scrub forest. **Oecologia** 134: 455-462.
- LOVELOCK, C.E.; FELLER, I.C.; BALL, M.C.; ENGELBRECHT, M.B.J. 2006b. Differences in plant function in phosphorus and nitrogen limited mangrove ecosystems. **New Phytologist** 172: 514-522.
- LOVELOCK, C.E.; FELLER, I.C.; BALL, M.C.; ELLIS, J.; SORRELL, B. 2007a. Testing the growth rate vs. geochemical hypothesis for latitudinal variation in plant nutrients. **Ecology Letters** 10:1154-1163.
- LOVELOCK, C.E.; FELLER, I.C.; ELLIS, J.; SCHWARZ, A.; HANCOCK, N.; NICHOLS, P.; SORRELL, B. 2007b. Mangrove growth in New Zealand estuaries: the role of nutrient enrichment at sites with contrasting rates of sedimentation. **Oecologia** 153: 633-641.
- LOVELOCK, C.E.; FELLER, I.C.; MCKEE, K.L.; ENGELBRECHT, M.B.J.; BALL, M.C. 2004. The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panamá. **Functional Ecology** 18: 25-33.
- LUGO, A.E.; MEDINA, E.; CUEVAS, E.; CINTRÓN, G.; NIEVES, E.N.L.; SCHAEFFER-NOVELLI, Y. 2007. Ecophysiology of a mangrove forest in Jobos Bay, Puerto Rico. **Caribbean Journal of Science** 43: 200-219.
- LUGO, A.E.; SNEDAKER, S.C. 1974. The Ecology of Mangroves. **Annual Review of Ecology and Systematics** 5: 39-64.
- MACKEY, A.P.; SMAIL, G. 1996. The decomposition of mangrove litter in a subtropical mangrove forest. **Hydrobiologia** 332: 93-98.
- MAIE, N.; BEHRENS, A.; KNICKER, H.; KÖGEL-KNABNER, I. 2003. Changes in the structure and protein binding ability of condensed tannins during decomposition of fresh needles and leaves. **Soil Biology and Biochemistry** 35: 577-589.

- MANN, F.D.; STEINKE, T.D. 1992. Biological nitrogen fixation (acetylene reduction) associated with decomposing *Avicennia marina* leaves in the Beachwood Mangrove Nature Reserve. **South Africa Journal of Botany** 58: 533-536.
- MARDEGAN, S.F.; NARDOTO, G.B.; HIGUCHI, N.; MOREIRA, M.Z.; MARTINELLI, L.A. 2009. Nitrogen availability patterns in white-sand vegetations of Central Brazilian Amazon. **Trees** 23: 479-488.
- MARTINELLI, L.A.; OMETTO, J.P.H.B.; FERRAZ, E.S.; VICTORIA, R.L.; CAMARDO, P.B.; MOEIRA, M.Z. 2009. **Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis**. São Paulo: Oficina dos Textos.
- MARTINELLI, L.A.; PICCOLO, M.R.; TOWNSEND, A.R.; VITOUSEK, P.M.; CUEVAS, E.; MCDOWELL, W.; ROBERTSON, G.P.; SANTOS, O.C.; TRESEDER, K. 1999. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. **Biogeochemistry** 46: 45-65.
- MCKEE, K.L. 1993. Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution: reciprocal effects? **Journal of Ecology** 81: 477-487.
- MCKEE, K.L. 1995. Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of establishment ability and physico-chemical factors. **Oecologia** 101: 448-460.
- MCKEE, K.L. 2001. Root proliferation in decaying roots and old root channels: a nutrient conservation mechanism in oligotrophic mangrove forests? **Journal of Ecology** 89: 876-887.
- MCKEE, K.L.; FELLER, I.C.; POOP, M.; WANEK, W. 2002. Mangrove isotopic $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ fractionation across a Nitrogen vs. Phosphorus Limitation Gradient. **Ecology** 83: 1065-1075.
- MEDINA, E.; CUEVAS, E.; LUGO, A.E. 2010. Nutrient relations of dwarf *Rhizophora mangle* L. mangroves on peat in eastern Puerto Rico. **Plant Ecology** 207:13-24.
- MEDINA, E.; FRANCISCO, M. 1997. Osmolality and $\delta^{13}\text{C}$ of leaf tissues of mangrove species from environments of contrasting rainfall and salinity. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** 45: 337-344.
- MEIER, M. 1991. *Nitratbestimmung in Boden-Proben (N-min-Methode)*. LaborPraxis, Würzburg, p. 244-247.

- MIDDLETON, B.A.; MCKEE, K.L. 2001. Degradation of mangrove tissues and implications for peat formation in Belizean island forests. **Journal of Ecology** 89: 818-828.
- MIDDELBURG, J.J.; NIEUWENHUIZE J.; SLIM, F.J.; OHOWA, B. 1996. Sediment biogeochemistry in an East African mangrove forest (Gazi Bay, Kenya). **Biogeochemistry** 34: 133-155.
- MIYAO, S.T.; HARARI, J. 1989. Estudo preliminar da maré e das correntes de maré da região estuarina de Cananéia (25°S - 45°W). **Boletim do Instituto Oceanográfico de São Paulo** 37: 107-123.
- MOKANY, K.; RAISON R.J.; PROKUSHKIN, A.S. 2006. Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes. **Global Change Biology** 12: 84-96.
- MORAN, P.A.P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. **Biometrika** 37: 17-23.
- MORRELL, J.M.; CORREDOR, J.E. 1993. Sediment nitrogen trapping in a mangrove lagoon. **Estuarine Coastal and Shelf Science** 37: 203-212.
- NAIDOO, G. 1985. Effects of waterlogging and salinity on plant water relations and on the accumulation of solutes in three mangrove species. **Aquatic Botany** 22: 133-143.
- NAIDOO, G. 1987. Effects of salinity and nitrogen on growth and plant water relations in the mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. **New Phytologist** 107: 317-325.
- NAIDOO, G. 1989. Seasonal plant water relations in a South african mangrove swamp. **Aquatic Botany** 33: 87-100.
- NAIDOO, G.; 2009. Differential effects of nitrogen and phosphorus enrichment on growth of dwarf *Avicennia marina* mangroves. **Aquatic Botany** 90: 184-190.
- NAIDOO, G.; TUFFERS, A.V.; VON WILLERT D.J. 2002. Changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of two mangroves and a mangrove associate in response to salinity in the natural environment. **Trees** 16: 140–146.
- NARDOTO, G.B.; OMETTO, J.P.H.B.; EHLERINGER, J.R.; HIGUCHI, N.; BUSTAMANTE, M.M.C.; MARTINELLI, L.A. 2008. Understanding the influences of spatial patterns on N availability within the Brazilian Amazon Forest. **Ecosystems** 11: 1234-1246.
- NEDWELL, D.B.; BLACKBURN, T.H.; WIEBE, W.J. 1994. Dynamic nature of the turnover of organic carbon, nitrogen and sulphur in the sediments of a Jamaican mangrove forest. **Marine Ecology Progress Series** 110: 223-231.
- ODEN, N.L. 1984. Assessing the significance of a spatial correlogram. **Geographical Analysis** 16: 1-16.

- OMETTO, J.P.H.B.; EHLERINGER, J.R.; DOMINGUES, T.F.; BERRY, J.A.; ISHIDA, F.Y.; MAZZI, E.; HIGUCHI, N.; FLANAGAN, L.B.; NARDOTO, G.B.; MARTINELLI, L.A. 2006. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon region, Brazil. **Biogeochemistry** 79: 251-74.
- PATRICK, W.H.JR.; MAHAPATRA, I.C. 1968. Transformation and availability to rice of nitrogen and phosphorus in waterlogged soils. **Advances in Agronomy** 20: 323-359.
- PICCOLO, M.C.; NEILL, C.; CERRI, C.C. 1994. Net nitrogen mineralization and net nitrification along a tropical forest-to-pasture chronosequence. **Plant and Soil** 162: 61-70.
- PURVAJA, R.; RAMESH, R.; RAY, A.K.; RIXEN, T. 2008. Nitrogen cycling: a review of the processes transformations and fluxes in coastal ecosystems. **Current Science** 94: 1419-1439.
- RAICH, J.W.; SCHLESINGER, W.H. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. **Tellus** 44B: 81-99.
- RAO, R.G.; WOITCHIK, A.F.; GOEYENS, L.; VAN RIET, A.; KAZUNGU, J.; DEHAIRS, F. 1994. Carbon, nitrogen contents and stable carbon isotope abundance in mangrove leaves from an east African coastal lagoon (Kenya). **Aquatic Botany** 47: 175-183.
- REEF, R.; FELLER, I.C.; LOVELOCK, C.E. 2010. Nutrition of mangroves. **Tree Physiology** 30: 1148-1160.
- REICE, S.R.; SPIRA, Y.; POR, F.D. 1984. Decomposition in the mangal of Sinai: the effects of spatial heterogeneity. In: POR, F.D.; DOR, I. (eds.) *Hydrobiology of the Mangal*. Dr W. Junk, The Hague, the Netherlands, pp. 193–200.
- RIVERA-MONROY, V.H.; DAY, J.W.; TWILLEY, R.R.; VERA-HERRERA, F.; CORONADO-MOLINA C. 1995b. Flux of nitrogen and sediments in a Fringe mangrove forest in Terminos Lagoon, Mexico. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** 40: 139-160.
- RIVERA-MONROY, V.H.; TWILLEY, R.R. 1996. The relative role of denitrification and immobilization in the fate of inorganic nitrogen in mangrove sediments (Terminos Lagoon, Mexico). **Limnology and Oceanography** 41: 284-296.
- RIVERA-MONROY, V.H.; TWILLEY, R.R.; BOUSTANY, R.G.; DAY, W.J.; VERA-HERRERA, F.; RAMIREZ, M.C. 1995a. Direct denitrification in mangrove sediments in Términos Lagoon, Mexico. **Marine Ecology Progress Series** 126: 97-109.

- ROBINSON, D. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. **Trends in Ecology and Evolution** 16: 153-162.
- RODRIGUES, H.J.B.; DA COSTA, R.F.; RIBEIRO, J.B.M.; SOUZA FILHO, J.D.C.; RUIVO, M.L.P.; SILVA JÚNIOR, J.A. 2011. Variabilidade sazonal da condutância estomática em um ecossistema de manguezal amazônico e suas relações com variáveis meteorológicas. **Revista Brasileira de Meteorologia** 26: 189-196.
- ROMERO, I.C.; JACOBSON, M.; FUHRMAN, J.A.; FOGEL, M.; CAPONE, D.G. 2012. Long-term nitrogen and phosphorus fertilization effects on N_2 fixation rates and nifH gene community patterns in mangrove sediments. **Marine Ecology** 33: 117–127.
- ROSENBERG, M. S. 2001. PASSaGE. Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis. Version 1.1. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ.
- ROSNER, B. 2010. *Fundamentals of Biostatistics*. Duxbury Press, 7 ed., Boston. 888 p.
- SANTOS, M.C.F.V. 1986. Considerações sobre a ocorrência de *Rhizophora harrisoni* Leechm. e *Rhizophora racemosa* G.F.W. Meyer, no litoral do estado do Maranhão, Brasil. **Boletim do Laboratório de Hidrobiologia** 7: 71-91.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y. 1995. *Manguezal: ecossistema entre a terra e o mar*. Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo. 64 p.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; CINTRÓN-MOLERO, G.; ADAIME, R.R.; DE CAMARGO, T.M. 1990a. Variability of mangrove ecosystems along the Brazilian coast. **Estuaries** 13: 204-218.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; CINTRÓN-MOLERO, G.; SOARES, M.L.G. 2002. Mangroves as indicators of sea level change in the muddy coasts of the world. In: Healy, T.; Wang, Y.; Healy, J.A. (eds.) *Muddy Coasts of the World: Processes, Deposits and Function*. Elsevier, Amsterdam, p. 245-262.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; CINTRÓN-MOLERO, G.; SOARES, M.L.G.; TOGNELLA-DE-ROSA, M. 2000. Brazilian mangroves. **Aquatic Ecosystem Health and Management**: 561-570.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; MESQUITA, H.S.L.; CINTRÓN-MOLERO, G. 1990b. The Cananéia Lagoon Estuarine System, São Paulo, Brazil. **Estuaries** 13: 193-203.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; MESQUITA, H.S.L.; CINTRÓN-MOLERO, G.; CUNHA-LIGNON, M.; COELHO JR., C. 2005. A Conceptual Hierarchical Framework for Marine Coastal Management and Conservation: a "Janus-Like" Approach. **Journal of Coastal Research** 42: 191-197.

- SMITH, C.J.; PATRICK JR., W.H. 1983. Nitrous oxide emissions as affected by alternate anaerobic and aerobic conditions from soil suspensions enriched with ammonium sulfate. **Soil Biology and Biogeochemistry** 15: 693-697.
- SPALDING, M.D.; KAIMURA, M.; COLLINS, L. 2010. *World Mangrove Atlas*. Earthscan publications, 2 ed., Washington, 336p.
- STEVENS, C.J.; DISE, N.B.; MOUNTFORD, J.O.; GOWING, D.J. 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. **Science** 303: 1876-1879.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. 2004. *Fisiologia vegetal*. Artmed, 3 ed., Porto Alegre. 722p.
- TAKEMURA, T.; HANAGATA, N.; SUGIHARA, K.; BABA, S.; KARUBE, I.; DUBINSKY, Z. 2000. Physiological and biochemical responses to salt stress in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza*. **Aquatic Botany** 68: 15-28.
- TOLEDO, G.; BASHAN, Y.; SOELDNER, A. 1995. Cyanobacteria and black mangroves in Northwestern Mexico: colonization, and diurnal and seasonal nitrogen fixation on aerial roots. **Canadian Journal of Microbiology** 41: 999-1011.
- TWILLEY, R.R. 1988. Coupling of mangroves to the productivity of estuarine and coastal waters. In: JANSSON, B.O. (ed.) *Coastal-offshore ecosystem interactions*, Springer-Verlag, Germany, p. 155-180.
- TWILLEY, R.R. 1995. Properties of mangrove ecosystems related to the energy signature of coastal environments. In: HALL, C.A.S. *Maximum power: the ideas and applications of H. T. Odum*. University Press of Colorado, Niwot CO, p. 43-62.
- TWILLEY, R.R. 1998. Mangroves. In: MESSINA, M.G.; CONNER, W.H. (eds.) *Southern Forested Wetlands: Ecology and Management*. Lewis Publishers, Boca Raton, p. 445-474.
- TWILLEY, R.R.; LUGO, A.E.; PATTERSON-ZUCCA, C. 1986. Production, standing crop, and decomposition of litter in basin mangrove forests in southwest Florida. **Ecology** 67: 670-683.
- TWILLEY, R.R.; POZO, M.; GARCIA, V.H.; RIVERA-MONROY, V.H.; ZAMBRANO, R.; BODERO, A. 1997. Litter dynamics in riverine mangrove forests in the Guayas River estuary, Ecuador. **Oecologia** 111: 109-122.
- UPADHYAY, V.P.; RANJAN, R.; SINGH, J.S. 2002. Human-mangrove conflicts: The way out. **Current Science** 83: 1328-1336.

- VALIELA, I.; BOWEN, J.L.; YORK, J.K. 2001. Mangrove forests: one of the World's threatened major tropical environments. **BioScience** 51: 807-815.
- VAN DER VALK, A.G.; ATTIWILL, P.M. 1984. Acetylene reduction in an *Avicennia marina* community in Southern Australia. **Australian Journal of Botany** 32: 157-164.
- VITOUSEK, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology** 65: 285-298.
- VITOUSEK, P.M.; ABER, J.D.; HOWARTH, R.W.; LIKENS, G.E.; MATSON, P.A.; SCHINDLER, D.W.; SCHLESINGER, W.H.; TILMAN, D.G. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. **Ecological Applications** 7: 737-750.
- VITOUSEK, P.M.; MATSON, P.A. 1988. Nitrogen transformations in tropical forest soils. **Soil Biology and Biochemistry** 20: 361-367.
- VITOUSEK, P.M.; SANFORD, R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** 17: 137-167.
- VOVIDES, A.G.; BASHAN, Y.; LÓPEZ-PORTILLO, J.A.; GUEVARA, R. 2011a. Nitrogen fixation in preserved, reforested, naturally regenerated and impaired mangroves as an indicator of functional restoration in mangroves in an arid region of Mexico. **Restoration Ecology** 19: 236-244.
- VOVIDES, A.G.; LÓPEZ-PORTILLO, J.; BASHAN, Y. 2011b. N₂-fixation along a gradient of long-term disturbance in tropical mangroves bordering the gulf of Mexico. **Biology and Fertility of Soils** 47: 567-576.
- XIA, J.; WAN, S. 2008. Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. **New Phytologist** 179: 428-439.
- ZUBERER, D.A.; SILVER, W.S. 1979. N₂-fixation (acetylene reduction) and the microbial colonization of mangrove roots. **New Phytologist** 82: 467-471.
- WEI, L.; YAN, C.; YE, B.; GUO, X. 2008. Effects of salinity on leaf $\delta^{13}\text{C}$ in three dominant mangrove species along salinity gradients in an estuarine wetland, Southeast China. **Journal of Coastal Research** 24: 267-272.
- WIGLEY, T.M.L.; RAPER, S.C.B. 1992. Implications for climate and sea level of revised IPCC emissions scenarios. **Nature** 357:293-300.

- WOOLLER, M.; SMALLWOOD, B.; SCHARLERC, U.; JACOBSONB, M.; FOGEL, M. 2003. A taphonomic study of ^{13}C and ^{15}N values in *Rhizophora mangle* leaves for a multi-proxy approach to mangrove palaeoecology. **Organic Geochemistry** 34: 1259-1275.
- WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M.; ACKERLY, D.D.; BARUCH, Z.; BONGERS, F.; CAVENDER-BARES, J.; CHAPIN, T.; CORNELISSEN, J.H.C.; DIEMER, M.; FLEXAS, J.; GARNIER, E.; GROOM, P.K.; GULIAS, J.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B.B.; LEE, T.; LEE, W.; LUSK, C.; MIDGLEY, J.J.; NAVAS, M-L.; NIINEMETS, Ü.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER, H.; POOT, P.; PRIOR, L.; PYANKOV, V.I.; ROUMET, C.; THOMAS, S.C.; TJOELKER, M.G.; VENEKLAAS, E.J.; VILLAR, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature** 428: 821-827.
- VAN DER WOUDE, B.J.; PEGTEL, D.M.; BAKKER, J.P. 1994. Nutrient limitation after long-term nitrogen fertilizer application in cut grasslands. **Journal of Applied Ecology** 31: 405-412.

ANEXO I

TABELA 1A. Resultados das análises de correlação entre as taxas de mineralização do N e nitrificação e características do solo e da serapilheira em Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

	Bosque	p	n
<i>Mineralização do N vs.</i>			
N solo	FR	0,16990	62
	BA	0,68394	24
	áreas agrupadas	0,14675	84
C:N solo	FR	0,08122	73
	BA	0,68306	24
	áreas agrupadas	0,14830	97
N serapilheira	FR	0,40335	77
	BA	0,99980	26
	áreas agrupadas	0,42692	103
P serapilheira	FR	0,41869	65
	BA	0,94426	26
	áreas agrupadas	0,12739	103
N:P serapilheira	FR	0,77900	77
	BA	0,94426	26
	áreas agrupadas	0,97353	103
C:N serapilheira	FR	0,45840	77
	BA	0,84420	26
	áreas agrupadas	0,44334	103
C:P serapilheira	FR	0,15054	77
	BA	0,86000	26
	áreas agrupadas	0,55989	103
PT serapilheira	FR	0,97207	55
	BA	0,88777	26
	áreas agrupadas	0,66645	81
Eh	FR	0,16644	42
	BA	0,80606	21
	áreas agrupadas	0,48419	63
TG H ₂ O	FR	0,02076	68
	BA	0,08276	22
	áreas agrupadas	0,00100	93
<i>Nitrificação vs.</i>			
PT serapilheira	FR	0,81516	47
	BA	0,18004	26
	áreas agrupadas	0,31514	81
TG H ₂ O	FR	0,46418	66
	BA	0,00280	21

	áreas agrupadas	0,01853	91
Eh	FR	0,16644	42
	BA	0,24827	21
	áreas agrupadas	0,57123	63
N-NH ₄	FR	0,35728	77
	BA	0,55516	26
	áreas agrupadas	0,29833	103

"FR" = Franja, "BA"= Bacia, "PT"= polifenóis totais, "Eh"= potencial redox, "TG H₂O"= teor gravimétrico de água no solo. "n" indica o tamanho amostral (pares de pontos). Em negrito estão destacados os valores de "p" considerados significativos.

ANEXO II

TABELA 2A. Resultados das análises de correlação entre a composição isotópica do nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) no solo e as taxas de mineralização do N e de nitrificação e entre o $\delta^{15}\text{N}$ foliar e concentração de P, a razão N:P e o $\delta^{13}\text{C}$ nas folhas da vegetação em Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

	Bosque	p	n
<i>$\delta^{15}\text{N}$ solo vs.</i>			
Mineralização do N	FR	0,76221	73
	BA	0,07712	24
	áreas agrupadas	0,40953	97
Nitrificação	FR	0,71389	73
	BA	0,14053	24
	áreas agrupadas	0,80560	97
<i>$\delta^{15}\text{N}$ foliar vs.</i>			
P foliar	FR	0,23420	86
	BA	0,90323	26
	áreas agrupadas	0,18205	84
N:P foliar	FR	0,55290	86
	BA	0,67754	26
	áreas agrupadas	0,42386	88
$\delta^{13}\text{C}$ foliar	FR	0,09216	86
	BA	0,04005	21
	áreas agrupadas	0,08849	112

"FR" = Franja e "BA" = Bacia. "n" indica o tamanho amostral (pares de pontos). Em negrito estão destacados os valores de "p" considerados significativos.

ANEXO III

TABELA 3A. Resultados das análises de correlação entre a área foliar específica (AFE) e a concentração de N e P foliares agrupados por espécie e por tipo fisiográfico em Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

	p	n
AFE vs. N		
<i>R. mangle</i>	0,56973	84
<i>L. racemosa</i>	0,3127	13
<i>A. schaueriana</i>	0,7428	11
FR	0,19616	84
BA	0,99123	24
áreas agrupadas	0,21926	108
AFE vs. P		
<i>R. mangle</i>	0,09242	80
<i>L. racemosa</i>	0,18402	13
<i>A. schaueriana</i>	0,19667	11
FR	0,02215	72
BA	0,57797	24
áreas agrupadas	0,00613	95

"FR" = Franja e "BA" = Bacia. "n" indica o tamanho amostral (pares de pontos). Em negrito estão destacados os valores de "p" considerados significativos.

ANEXO IV

TABELA 4A. Resultados das análises de correlação entre a composição isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e a área foliar específica (AFE) e as concentrações de N e P nas folhas agrupados por espécie e por tipo fisiográfico em Bosques de Franja e de Bacia na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, em Janeiro de 2012.

	p	n
$\delta^{13}\text{C}$ vs. AFE		
<i>R. mangle</i>	0,58471	84
<i>L. racemosa</i>	0,25481	13
<i>A. schaueriana</i>	0,1008	11
FR	0,50280	84
BA	0,82778	24
áreas agrupadas	0,56899	108
$\delta^{13}\text{C}$ vs. N		
<i>R. mangle</i>	0,00643	84
<i>L. racemosa</i>	0,68750	13
<i>A. schaueriana</i>	0,2813	11
FR	0,00166	86
BA	0,17543	26
áreas agrupadas	0,00263	112
$\delta^{13}\text{C}$ vs. P		
<i>R. mangle</i>	0,25258	84
<i>L. racemosa</i>	0,22018	13
<i>A. schaueriana</i>	0,09625	11
FR	0,87808	86
BA	0,15535	26
áreas agrupadas	0,19226	112

"FR" = Franja e "BA" = Bacia. "n" indica o tamanho amostral (pares de pontos). Em negrito estão destacados os valores de "p" considerados significativos.