

Manuel Vivanco Bercovich

Plasticidade fenotípica e a persistência de gramas marinhas ao longo de gradientes ambientais em uma laguna costeira

Dissertação submetida ao Programa de Pós-graduação em Oceanografia da Universidade Federal de Santa Catarina para a obtenção do Grau de Mestre em Oceanografia
Orientador: Prof. Dr. Paulo Antunes Horta
Coorientadora: Prof^{da}. Dr^a. Nadine Schubert

Florianópolis
2019

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária
da UFSC.

Bercovich, Manuel

Plasticidade fenotípica e a persistência de gramas marinhas ao longo de gradientes ambientais em uma laguna costeira / Manuel Bercovich; orientador, Paulo Horta, coorientadora, Nadine Schubert, 2019.

77 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Físicas e Matemáticas, Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, Florianópolis, 2019.

Inclui referências.

1. Gramas marinhas. 2. Ecofisiologia. 3. Lagoa da Conceição. 4. Urbanização. I. Horta, Paulo. II. Schubert, Nadine. III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Oceanografia. IV. Título.

Manuel Vivanco Bercovich

Plasticidade fenotípica e a persistência de gramas marinhas ao longo de gradientes ambientais em uma laguna costeira

Esta Dissertação foi julgada adequada para obtenção do Título de Mestre em Oceanografia e aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-graduação em Oceanografia

Florianópolis, 28 de março de 2019.

Prof. Dr. Antônio Henrique da Fontoura Klein
Coordenador do PPGOCEANO/UFSC

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Paulo Antunes Horta (Orientador) - UFSC

Prof.^a Dr.^a Nadine Schubert (Coorientadora) - UFSC

Prof. Dr. Rui Orlando Pimenta Santos
Universidade do Algarve

Prof. Dr. Jose Sandoval Gil
Universidad Autónoma de Baja California

Prof. Dr. Eduardo Soriano
Universidade Federal de Santa Catarina

Este trabalho é dedicado à Lagoa da
Conceição da Ilha da Magia

AGRADECIMENTOS

Este trabalho é fruto da colaboração de muita gente. Gostaria de deixar registrado meu sincero agradecimento a todos os que me ajudaram direta e indiretamente nesta construção. À minha família pelo suporte, compreensão e motivação indispensáveis do dia-a-dia, à minha companheira Antonella pela parceria total, ao Paulo Horta pela motivação e inspiração inicial do projeto e subsequente orientação, à Nadine Schubert por sua imensa dedicação ao projeto apesar de sua injusta situação institucional e ao contraste entre as duas perspectivas que ambos me ofereceram.

A muitos outros professores pela disposição em ajudar (Alessandra Fonseca, José Bonomi, Leonardo Rorig, Paulo Pagliosa, Eduardo Soriano, Jose Sandoval, Rui Santos). Aos colegas e trabalhadores do LAFIC pelos aprendizados e trabalho em equipe. Aos colegas da Oceanografia pela grande ajuda nas coletas. Aos amigos que nunca vão ler isto, justamente por isso colocando as coisas sempre em seu lugar.

Também gostaria de agradecer ao NEMAR, especificamente ao Sebastião José Dutra, pela parceria na análise de sedimentos, ao João Silva por viabilizar a análise de nutrientes no CCMAR/UALG, ao Felipe Bier por disponibilizar os dados de cobertura urbana, ao Vitor Cury pelos dados de nutrientes e ao PPGOCEANO/UFSC e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) pela oportunidade de executar o projeto contando com uma bolsa de pesquisa - Código de Financiamento 001.

Valeu!

RESUMO

Em face à tendência global de declínio das populações de gramas marinhas, surge a necessidade de aprofundar o conhecimento sobre os padrões de respostas fenotípicas das diferentes espécies às variações ambientais a que são expostas. A qualidade da água e do substrato são parâmetros determinantes para a sobrevivência das gramas que são também altamente sensíveis às atividades antrópicas (por ex., urbanização) e às suas consequências (fertilização, eutrofização). O crescente corpo de literatura nesta temática frequentemente utiliza apenas uma variável independente e/ou poucas variáveis resposta, o que é ainda incipiente para as populações de gramas marinhas brasileiras. Assim, o objetivo deste trabalho foi analisar a plasticidade fenotípica de *Ruppia maritima* e *Halodule wrightii* exibida em distintos níveis organizacionais da planta em resposta à variabilidade de parâmetros relacionados à qualidade de água e sedimento de uma laguna costeira no sul do Brasil. Mais especificamente, procurou-se distinguir as diferentes estratégias de cada espécie para persistir em condições ambientais variáveis e identificar potenciais impactos da degradação ambiental da laguna na distribuição e expressão fenotípica das espécies. Os resultados revelaram uma discrepância entre espécies na intensidade de alterações fenotípicas realizadas em diferentes níveis organizacionais, o que possivelmente se relaciona às diferentes histórias de vida dessas espécies. Também ficou evidenciado que *R. maritima* foi principalmente afetada pela qualidade dos sedimentos, enquanto que as respostas de *H. wrightii* também foram motivadas por alterações na qualidade da água. Apesar da conhecida resistência ecofisiológica de ambas as espécies e de que foram encontradas amplamente distribuídas, as formações de *H. wrightii* na região mais urbanizada da laguna mostraram sinais de vulnerabilidade pela grande biomassa de epifitas incrustadas nas folhas, o que possivelmente está ligado à crescente fertilização das águas da laguna devido à ineficácia da gestão do esgoto doméstico no seu entorno. Este trabalho destaca a importância de integrar entre diferentes níveis organizacionais para aprimorar a interpretação das relações entre as gramas e a variabilidade ambiental, além de preencher lacunas de conhecimento básico e permitir o acompanhamento da evolução destas populações e da saúde ambiental da Lagoa da Conceição.

Palavras-chave: gradiente ambiental. *Halodule*. nível organizacional. plasticidade fenotípica. qualidade de água. *Ruppia*. sedimento. urbanização

ABSTRACT

In a world of declining seagrasses, determining their species-specific phenotypic variability in response to human altered environmental factors becomes important to better understand the different acclimation potentials and mechanisms that seagrasses offer in face of increasing environmental stress. Many studies have reported their responses to environmental gradients of single parameters, using either single or multiple metrics, while species' phenotypic variations along environmental gradients including several environmental factors are rather scarce. In Brazil, few studies were performed in this field. Here, we evaluated the responses of *Halodule wrightii* and *Ruppia maritima* at different organizational levels to key environmental factors along environmental gradients, including urbanization, light availability, salinity and sediment characteristics in a subtropical Brazilian coastal lagoon. Specifically, we aimed to distinguish among species specific strategies to cope with environmental variability and to identify potential impacts from environmental deterioration in seagrass distribution and phenotypic expression. The results revealed differential plasticity at specific organizational levels, which might be related to species life history. Also, it was evidenced that *R. maritima* was mainly affected by sediment traits, while *H. wrightii* also responded to water quality parameters. Although both species are reported as ecophysiologicaly resistant and that they were found distributed throughout most of the lagoon, a group of *H. wrightii* meadows showed signs of vulnerability due to the high epiphyte fouling, which might indicate water fertilization due given the poor waste water management in the watershed. This study emphasizes how integrating across the different plant organizational levels increases the accuracy of interpretation of seagrass responses and acclimation strategies to the changing environment and fills base-line knowledge gaps for further monitoring of these seagrass populations and the lagoon' health status.

Keywords: environmental gradient. *Halodule*. organizational level. phenotypic plasticity. *Ruppia*. sediment characteristics. urbanization. water quality.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1- Lagoa da Conceição, ao sul do Brasil.....	24
Figura 2 - Gradientes ambientais ao longo da laguna.....	29
Figura 3 - Condições ambientais nas pradarias.	30
Figura 4 – Descritores ao nível de pradaria/indivíduo.....	32
Figura 5 - Descritores ao nível de folha.....	33
Figura 6 - Descritores ao nível de fisiologia e produtividade do dossel.....	35
Figura 7 - Descritores bioquímicos.	36
Figura 8 - Correlações de Pearson.....	38
Figura 9 – Análise de Redundância.....	39

LISTA DE TABELAS

Tabela 1- Lista das variáveis ambientais e biológicas.....	27
--	----

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	19
2	OBJETIVOS	21
2.1	Objetivo geral	21
2.2	Objetivos específicos	21
3	METODOLOGIA	23
3.1	ÁREA DE ESTUDO E CAMPANHAS DE AMOSTRAGEM 23	
3.2	DESCRITORES AMBIENTAIS	24
3.3	DESCRITORES DAS GRAMAS MARINHAS	25
3.4	ANÁLISE ESTATÍSTICA	28
4	RESULTADOS	29
4.1	CONDIÇÕES AMBIENTAIS	29
4.2	PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM DIFERENTES NÍVEIS ORGANIZACIONAIS	31
4.2.1	NÍVEL DE PRADARIA/INDIVÍDUO	31
4.2.2	NÍVEL FOLHA	32
4.2.3	NÍVEL FISIOLÓGICO	33
4.2.4	NÍVEL BIOQUÍMICO	35
4.3	RESPOSTAS FENOTÍPICAS AOS FATORES AMBIENTAIS	36
5	DISCUSSÃO	41
5.1	<i>Halodule wrightii</i>	41
5.2	<i>Ruppia maritima</i>	43
6	CONCLUSÕES	45
	REFERÊNCIAS	47
	APÊNDICE A - Cálculo da disponibilidade de PAR	55
	APÊNDICE B - Curvas de luz	57
	APÊNDICE C - Condições ambientais	59
	APÊNDICE D – Nível pradaria/indivíduo	61
	APÊNDICE E – Correlações de Pearson, <i>H. wrightii</i>	62

APÊNDICE F – Correlações de Pearson, <i>R. maritima</i>	64
APÊNDICE G – Nível folha	67
APÊNDICE H – Nível fisiológico.....	69
APÊNDICE I – Nível bioquímico	71
APÊNDICE J – Análise de Redundância	73
APÊNDICE K – <i>H. wrightii</i> e <i>R. maritima</i> no Atlântico Oeste.....	74

1 INTRODUÇÃO

As pradarias de gramas marinhas constituem importantes habitats costeiros globalmente. Sua estrutura e funcionamento influenciam em características físicas, químicas e biológicas do ambiente. Atuam na retenção de sedimentos e nutrientes, oferecendo um ambiente "berçário" para uma variedade de organismos e representando um importante sumidouro de dióxido de carbono, referido como *Blue carbon* (ORTH et al., 2006; FOURQUREAN et al., 2012). A ampla degradação e perda de pradarias de gramas marinhas (LOTZE et al., 2006; ORTH et al., 2006; WAYCOTT et al., 2009) têm sido principalmente atribuídas à deterioração da qualidade e transparência da água, o que por sua vez está frequentemente relacionado à processos de eutrofização e ao aumento da carga sedimentar vinda das bacias hidrográficas alteradas pela ocupação humana (RALPH et al., 2006; DE BOER, 2007; BURKHOLDER et al., 2007).

As gramas marinhas são altamente sensíveis às mudanças ambientais (SHORT; WYLLIE-ECHEVERRIA, 1996) e, devido à sua forte interação com o sedimento (DE BOER, 2007) e com a coluna d'água (HEMMINGA et al., 1999; ORTH et al., 2006), elas são vistas como bons bioindicadores (MARTÍNEZ-CREGO et al., 2008; MCMAHON et al., 2013; GOVERS et al., 2014). Isto é implementado de diferentes maneiras, desde a avaliação dos efeitos de estressores individuais, como a eutrofização (SHORT, 1987; LEE et al., 2004; ZHANG et al., 2014), até avaliações mais completas do estado ambiental (MONTEFALCONE, 2009; LOPEZ Y ROYO et al., 2010). Para isso, utilizam-se um ou mais descritores, sendo que o segundo caso possibilita a integração de distintos níveis organizacionais das plantas (SHORT, 1987; MARTÍNEZ-CREGO et al., 2008; OLIVA et al., 2012; MCMAHON et al., 2013; GOVERS et al., 2014; ZHANG et al., 2014; PAPATHANASIOU et al., 2016).

As gramas marinhas têm a capacidade de se aclimatar às mudanças ambientais por meio de ajustes fenotípicos em diferentes escalas organizacionais (TERRADOS et al., 1999; RALPH et al., 2007; MCMAHON et al., 2013; MCDONALD et al., 2016). O grau da plasticidade fenotípica e os níveis nos quais ela é expressa podem variar entre espécies. Geralmente, plantas maiores – com expectativa de vida mais longa – tendem a ajustar-se às mudanças ambientais por meio de um amplo espectro de níveis organizacionais (por ex., nível de pradaria/indivíduo, de folha e fisiológico) enquanto as espécies de gramas de menor tamanho dependem principalmente de rápidas

mudanças no nível fisiológico (COLLIER et al., 2007; OLIVÉ et al., 2013; SCHUBERT et al., 2018). Estudos prévios têm examinado as diferenças em descritores morfológicos e funcionais entre diferentes espécies ao longo de gradientes ambientais de um só parâmetro, como por exemplo, luz, salinidade, concentração de nutrientes e qualidade do sedimento (COLLIER et al., 2007; OLIVÉ et al., 2013; SCHUBERT et al., 2018). Por outro lado, estudos sobre a variabilidade fenotípica de gramas marinhas ao longo de gradientes ambientais incluindo múltiplos fatores simultaneamente são relativamente escassos (MCDONALD et al., 2016).

Neste trabalho estudamos as espécies de gramas *Halodule wrightii* ("shoalgrass") e *Ruppia maritima* ("widgeongrass"). Apesar de que estas espécies eventualmente co-ocorrem, elas diferem quanto à tolerância a certos fatores ambientais. Enquanto *R. maritima* ocorre principalmente em ambientes lagunares e estuarinos (doce – salobro), *H. wrightii* também é frequentemente observada em ambientes marinhos (salinos). Ambas se caracterizam por ter afinidade por grandes concentrações de nutrientes na água (BURKEHOLDER et al., 1994), porém há indícios de que *H. wrightii* é mais favorecida em substratos com alta concentração de matéria orgânica, os quais são frequentemente associados com ambientes poluídos, enquanto *R. maritima* prefere substratos oxigenados e pobres em nutrientes (PULICH, 1985). Apesar da ampla distribuição de ambas as espécies pela costa brasileira (MARQUES; CREED, 2008), estudos sobre as populações brasileiras de *H. wrightii* focam principalmente na descrição dos bancos e de sua morfologia (CREED, 1997, 1999; OLIVEIRA et al., 1997; CREED; MONTEIRO, 2000; SORDO et al., 2011; BARRO; ROCHA-BARREIRA, 2014), enquanto *R. maritima* tem sido estudada quase exclusivamente nas populações do estuário da Lagoa dos Patos (MARQUES; CREED, 2008).

Deste modo, pradarias formadas por essas duas espécies foram examinadas ao longo dos gradientes ambientais de uma laguna costeira subtropical, incluindo o grau de urbanização, disponibilidade de luz, salinidade e características dos sedimentos. Utilizou-se um amplo conjunto de descritores biológicos, os quais permitiram a integração dos diferentes níveis organizacionais das plantas (pradaria/indivíduo, folha, fisiologia, bioquímica). Considerando a falta de dados sobre as gramas marinhas brasileiras, incluindo sobre sua distribuição, mas sobretudo sobre seu estado de "saúde" (COPERTINO et al., 2016; CREED et al., 2016), os dados deste estudo não só aprofundarão o conhecimento sobre a plasticidade fenotípica destas espécies e, assim, a resiliência frente à

impactos ambientais, mas também servirão como linha de base para a detecção de potenciais mudanças na estrutura, abundância e performance destes habitats no futuro.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

O presente estudo teve como objetivo geral avaliar a plasticidade fenotípica de *Ruppia maritima* e *Halodule wrightii* exibida em distintos níveis organizacionais da planta em resposta à variabilidade de parâmetros ambientais relacionados à qualidade de água e sedimento.

2.2 Objetivos específicos

- distinguir as diferentes estratégias de cada espécie para persistir em condições ambientais variáveis
- identificar potenciais impactos da degradação ambiental da laguna na distribuição e expressão fenotípica das espécies

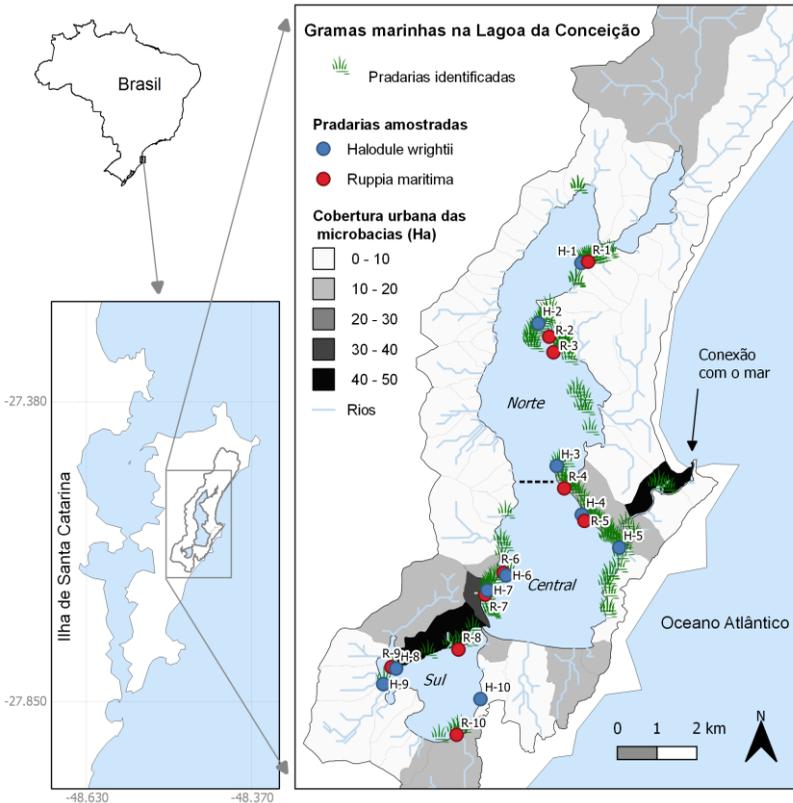
3 METODOLOGIA

3.1 ÁREA DE ESTUDO E CAMPANHAS DE AMOSTRAGEM

A Lagoa da Conceição (LC) é uma laguna costeira estrangulada que se localiza na região leste da Ilha de Santa Catarina, ao sul do Brasil (27°34'S - 48°26'O) (Fig. 1). Com uma profundidade média de 1.7 m, está conectada ao Oceano Atlântico através de um estreito canal de 2.8 km de extensão. A LC é um polo turístico da região e sua bacia hidrográfica vem sofrendo um intenso processo de urbanização ao longo das últimas três décadas, o qual tem sido associado a mudanças em parâmetros de qualidade de água, como por exemplo o aumento na concentração de nutrientes (PERSICH, 1990; PANITZ, 1997; FONSECA et al., 2002; FONTES et al., 2011; ARCARI et al., 2017). Enquanto algumas das microbacias hidrográficas que alimentam a LC se mantêm preservadas, a cobertura urbana (que se concentra principalmente nas regiões sul e central) tem sido diretamente associada a um aumento na entrada de nutrientes no corpo de água (SILVA et al., 2017). Desta forma, um incremento repentino nas concentrações de amônio, nitrato e fosfato foi registrado após 2007, fato que foi ainda mais acentuado na região sul da laguna (Fig. 2).

Para o presente trabalho, uma série de campanhas de mapeamento foram realizadas durante dezembro de 2017 (verão austral), de maneira a localizar as maiores pradarias da LC e definir os pontos de amostragem. Pradarias de *Halodule wrightii* (HW) e de *Ruppia maritima* (RM) foram identificadas ao longo de grande parte das margens da LC e, a partir deste conjunto, foram selecionadas 20 pradarias (10 de cada espécie). Em seguida, campanhas de amostragem para a caracterização da água, do sedimento e de uma série de parâmetros descritivos das gramas marinhas foram conduzidas entre janeiro e março de 2018.

Figura 1- Lagoa da Conceição, ao sul do Brasil. O mapa mostra todas as pradarias identificadas na laguna e os pontos azuis e vermelhos representam as dez pradarias de cada espécie selecionadas para amostragem.



Fonte: Elaborado pelo próprio autor utilizando o programa aberto QGIS. A urbanização das microbacias está indicada de acordo com Bier (2013).

3.2 DESCRITORES AMBIENTAIS

A cobertura urbana foi utilizada como um indicador de contaminação por esgoto doméstico (FONSECA; BRAGA, 2006). A bacia hidrográfica da LC é composta por 56 microbacias, para as quais a cobertura urbana foi previamente quantificada por Bier (2013). Cruzando estes dados com a localização das 20 pradarias que foram selecionadas para caracterização, foi possível associar cada uma delas à cobertura urbana (Ha) da sua microbacia adjacente (ver Fig. 1).

A intensidade de PAR (*Photosynthetically Active Radiation* / Radiação fotossinteticamente ativa) disponível para os dosséis de gramas marinhas de cada pradaria foi determinada através de cinco séries de medidas sequenciais de irradiância, desde a superfície da água até o substrato e a cada 5 cm, utilizando-se um sensor de radiação com correção de cosseno (LI-190SA, LI-COR) ligado a um *data logger* (LI-1400, LI-COR). A penetração da luz pela coluna d'água foi previamente corrigida de acordo com a inclinação do sol no momento da medição para, em seguida, calcular o coeficiente de atenuação (Apêndice A) e, finalmente, estimar a porcentagem da radiação superficial que alcançava as gramas marinhas. A salinidade foi determinada em cada pradaria utilizando-se um refratômetro manual (RHS-10ATC).

Para a caracterização da granulometria e do teor de matéria orgânica do sedimento foram coletadas duas amostras por pradaria ($n = 40$) utilizando-se um tubo de PVC ($\varnothing = 10$ cm, $h = 10$ cm). As amostras foram levadas ao laboratório, onde o sedimento foi lavado e seco (60°C). A separação dos grãos foi realizada por meio de peneiração e pipetagem e o tamanho médio dos grãos foi expresso na escala ϕ (WENTWORTH, 1922). As frações foram pesadas, agrupadas em cascalho ($\phi < -1$), areia ($-1 < \phi < 4$) e finos (silte + argila; $\phi > 4$) e expressas como porcentagem do peso total. A média do tamanho dos grãos foi utilizada como indicador da distribuição do tamanho das partículas (FOLK; WARD, 1957). O teor de matéria orgânica (% MO) foi determinado pela perda por ignição (*percent loss on ignition* - LOI) levando o material à mufla (450°C) por 2 h.

3.3 DESCRITORES DAS GRAMAS MARINHAS

Foram coletadas quatro réplicas por ponto para a determinação dos parâmetros de pradaria, indivíduo e folha ($n = 40$ por espécie). As amostras de gramas foram retiradas utilizando um tubo de PVC ($\varnothing = 10$ cm), colocadas em sacos plásticos *ziplock* cheios de água do local de coleta e transportadas ao laboratório em um recipiente refrigerado. A densidade de gramas foi determinada através da contagem do número de indivíduos por amostra. Em seguida, cada indivíduo foi separado em biomassa hipógea (raiz + rizoma, BHG) e epígea (folhas, BEG), o que foi seco em estufa (48 h, 60°C) e pesado. Antes da secagem da BEG, imagens fotográficas foram registradas para a determinação de medidas de morfologia (comprimento, largura, área e número de folhas) utilizando-se o *software* livre *ImageJ*. Além disso, 15 indivíduos de cada amostra foram aleatoriamente selecionados para a determinação da

biomassa de epífitas (BE). Para isso, as folhas foram cuidadosamente raspadas com uma lâmina de barbear até a remoção do material de epífitas, que foi posteriormente seco, pesado e normalizado pelo peso seco das folhas utilizadas. O índice de área foliar (IAF) foi calculado multiplicando a densidade de indivíduos (m^{-2}) pela área foliar (m^2).

O desempenho fisiológico das gramas foi determinada através da medição de curvas Fotossíntese - Irradiância (curvas P-I) em amostras de quatro pradarias diferentes de cada espécie ($n = 5$ por espécie por pradaria), as quais foram selecionadas de maneira a abarcar a variabilidade de salinidade e urbanização encontradas. Os indivíduos de cada pradaria ($n = 25 - 30$) foram coletados muito cedo no dia do experimento e levados ao laboratório em sacolas plásticas *ziplock* contendo água do local de coleta.

Para as incubações, utilizou-se uma folha madura de cada indivíduo, a qual tinha as epífitas cuidadosamente removidas antes de ser colocada em câmaras de acrílico (volume = 150 mL) preenchidas com água filtrada ($0.45 \mu m$) do local de coleta. As câmaras de incubação eram parcialmente submersas em água de modo a garantir a manutenção da temperatura em $26^\circ C$ (temperatura observada no campo durante a coleta). Cada incubação durava 30 – 50 min e a intensidade de luz era aumentada consecutivamente (0, 20, 50, 100, 150, 280, 320, 450, 760 e $1100 \mu mol \text{ quanta } m^{-2} s^{-1}$). A concentração de oxigênio era medida antes e depois de cada incubação para cada intensidade de luz com um oxímetro de bancada (YSI 5000-115, Yellow Springs, USA). Ao começo e ao final de cada curva P-I, as folhas eram incubadas no escuro para se determinar a respiração escura (R_E) e clara (R_C), respectivamente. A taxa de fotossíntese bruta foi calculada somando as taxas respiratórias (média de R_E e R_C) com as taxas de fotossíntese líquida (Apêndice B) e as taxas máximas de fotossíntese líquida ($FL_{MÁX}$) e bruta ($FB_{MÁX}$) foram obtidas a partir da média dos valores máximos, acima da irradiância de saturação. A eficiência fotossintética (α) foi estimada a partir da inclinação inicial da curva utilizando a análise de regressão linear de mínimos quadrados. A irradiância de compensação (I_C) foi estimada pela razão R_D/α e a irradiância de saturação (I_K) pela razão $FB_{MÁX}/\alpha$. Depois das incubações, as folhas foram fotografadas, secas (48 h, $60^\circ C$) e pesadas para a normalização por área ($mg \text{ O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) e por peso seco ($mg \text{ O}_2 \text{ g PS}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Utilizou-se apenas o valor normalizado por peso seco nas análises de correlação e RDA descritas abaixo.

A produtividade diária do dossel (PD) foi estimada a partir da biomassa de folhas (BEG) e das durações do dia (12.5 h) e da noite (11.5 h) nos dias das medições, conforme a seguinte equação:

$$PD \text{ (mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}) = [(12.5 \cdot \text{FB}_{\text{MÁX}}) + (12.5 \cdot \text{R}_C) + (11.5 \cdot \text{R}_E)] \cdot \text{BEG}$$

O conteúdo de carbono (% C) e nitrogênio (% N) das folhas e dos rizomas foram determinados para seis pradarias de *R. maritima* e nove pradarias de *H. wrightii*. Foi analisada uma amostra por tecido (BEG, BHG) de cada pradaria. As amostras foram secas em estufa (48 h, 60°C), pesadas (1–2 mg PS) e colocadas em pequenas cápsulas. Os conteúdos de nitrogênio e carbono foram determinados através do analisador elementar CHNSO Analyzer (Costech, Analytical Technologies).

Tabela 1- Lista das variáveis ambientais e biológicas. Estão representadas as respectivas abreviações utilizadas ao longo do texto, assim como suas unidades e sua classificação em distintos níveis organizacionais.

Abreviação	Variável	Unidade	Nível organizacional	
MO	Teor de matéria orgânica	%		Ambiental
Finos	Silte + Argila	%	Sedimentos	
	Areia	%		
	Cascalho	%		
	Tamanho médio	φ		
	Salinidade	PSU	Coluna d'água	
	PAR disponível	%		
	Cobertura urbana	Ha	Bacia hidrográfica	
	Densidade	indivíduos m ⁻²		
BEG	Biomassa epígea	g PS m ⁻²	Pradaria/indivíduo	
BHG	Biomassa hipógea	g PS m ⁻²		
BT	Biomassa total	g PS m ⁻²		
IAF	Índice de área foliar	m ² folha m ⁻²		
	Número de folhas	indivíduo ⁻¹		
BE	Biomassa de epífitas	g PS epífitas g PS ⁻¹ folhas		
	Largura foliar	mm	Folha	
	Comprimento foliar	cm		
AFE	Área foliar específica	cm ² g PS ⁻¹		Biológico
	Conteúdo de carbono no rizoma	% PS	Fisiológico	
	Conteúdo de carbono nas folhas	% PS		
	Conteúdo de nitrogênio no rizoma	% PS		
	Conteúdo de nitrogênio nas folhas	% PS		
FL_{MÁX}	Fotossíntese líquida máxima	mg O ₂ g PS ⁻¹ h ⁻¹	Bioquímico	
FB_{MÁX}	Fotossíntese bruta máxima	mg O ₂ g PS ⁻¹ h ⁻¹		
I_k	Irradiância de saturação	μmol quanta m ⁻² s ⁻¹		
I_c	Irradiância de compensação	μmol quanta m ⁻² s ⁻¹		

R_c	Respiração clara	mg O ₂ g PS ⁻¹ h ⁻¹	
R_e	Respiração escuro	mg O ₂ g PS ⁻¹ h ⁻¹	
PD	Produtividade do dossel	mg O ₂ g m ⁻² h ⁻¹	Produtividade

Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

3.4 ANÁLISE ESTATÍSTICA

As variáveis biológicas (dos níveis pradaria/indivíduo, folha e fisiológico) foram testadas para diferenças entre pradarias utilizando análise de variância (*one-way ANOVA*), seguida pelo *Tukey post-hoc test* em caso de diferenças globais significativas ($P < 0.05$). Os dados foram transformados quando necessário para se aproximar da distribuição normal e da heterocedasticidade do modelo, o que foi avaliado com os testes *Shapiro-Wilk* e *Levene's test*, respectivamente. As variáveis bioquímicas não puderam ser testadas entre pradarias pela falta de réplicas.

As relações entre variáveis ambientais e biológicas foram examinadas por análise uni e multivariada. A análise de correlação de Pearson foi utilizada para descrever relações pareadas, enquanto a Análise de Redundância (RDA) foi empregada para comparar a intensidade de resposta entre diferentes níveis organizacionais às variáveis ambientais. A RDA foi aplicada separadamente para cada nível organizacional e foi computada sobre uma matriz de correlação com dados transformados e estandardizados utilizando *scaling 2*. Testes permutacionais foram aplicados a cada RDA para avaliar sua significância. Todas as análises estatísticas e gráficas foram realizados no programa aberto R.

4 RESULTADOS

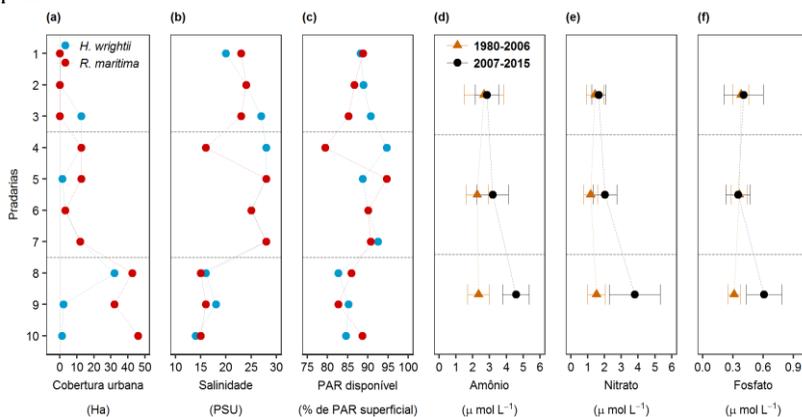
As duas espécies foram encontradas distribuídas de maneira descontínua em quase todas as margens da laguna, apresentando-se como pradarias que variavam em tamanho, de poucos metros quadrados até mais de um hectare.

4.1 CONDIÇÕES AMBIENTAIS

Um gradiente de cobertura urbana foi observado ao longo da bacia hidrográfica, aumentando em direção à região sul, onde alcançou o máximo de 46 Ha por microbacia (Fig. 2a).

A salinidade variou entre ~14 e 28 PSU e a PAR disponível foi estimada entre 79 e 95% da irradiância incidente na superfície (Apêndice C). Para ambos os parâmetros, os valores mais altos foram registrados na região central, enquanto os mais baixos na região sul (Fig. 2b, c).

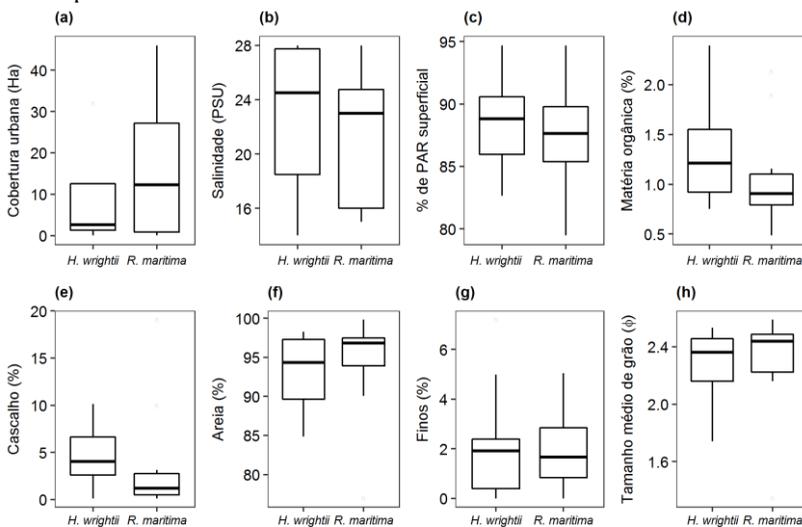
Figura 2 - Gradientes ambientais ao longo da laguna. Estão representados os valores observados de cobertura urbana (a), salinidade (b) e PAR disponível (c) em cada uma das dez pradarias de cada espécie. Os valores de amônio (d), nitrato (e) e fosfato (f) representam a média \pm erro padrão por região e por período.



Fonte: Elaborado pelo próprio autor. Os dados de nutrientes foram retirados de um conjunto de dados secundários (KNOOPERS et al., 1985; SOUZA-SIERRA et al., 1987; PERSICH, 1991; FONSECA et al., 2002; FONSECA; BRAGA, 2006; FONTES; ABREU 2009; FONTES et al., 2011; ARCARI et al., 2017).

As pradarias adjacentes às microbacias mais urbanizadas estavam colonizadas exclusivamente por *R. maritima*, espécie que também esteve associada a locais de menores salinidade e disponibilidade de luz (Fig. 3a-c). A maioria das pradarias de *H. wrightii* estavam estabelecidas sobre sedimentos que continham mais de 1% de MO, com o valor máximo de 2.4% (Fig. 3d). Por outro lado, o sedimento da maioria das pradarias de *R. maritima* continha menos que 1% de matéria orgânica. Observou-se a tendência das pradarias de *R. maritima* colonizarem sedimentos com menos cascalho e mais areia, se comparado com *H. wrightii* (Fig. 3e, f). A maior fração de sedimentos finos foi de 7.2% para *H. wrightii* e 5% para *R. maritima*, mas o tamanho médio dos grãos (em escala ϕ) foi maior para as pradarias de *R. maritima*, o que significa que os grãos eram, em média, menores (Fig. 3g, h).

Figura 3 - Condições ambientais nas pradarias. Diagramas de caixa com os valores dos parâmetros descritores de bacia hidrográfica (a), de coluna d'água (b-c) e de sedimentos (d-h) estão representadas para o conjunto de pradarias de cada espécie.



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

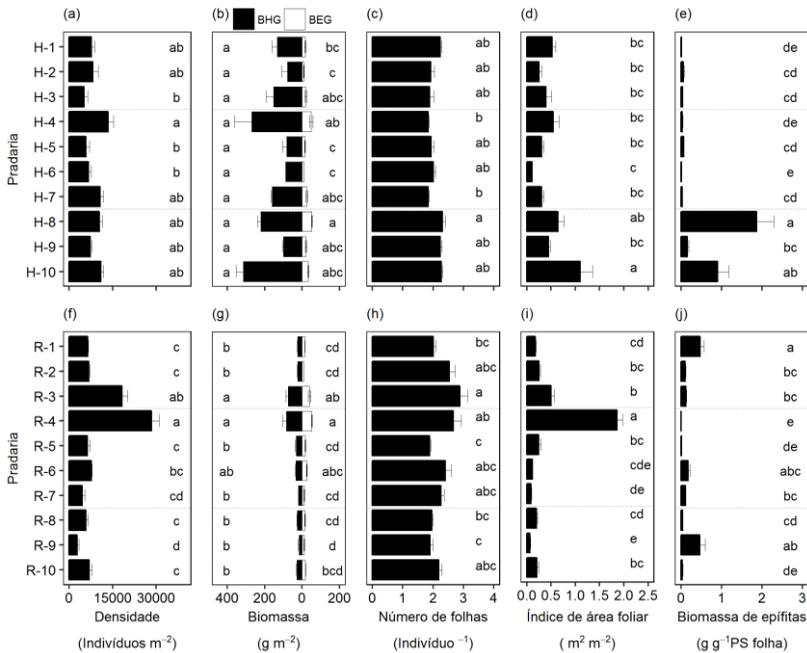
4.2 PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM DIFERENTES NÍVEIS ORGANIZACIONAIS

4.2.1 NÍVEL DE PRADARIA/INDIVÍDUO

A densidade em pradarias de *H. wrightii* variou entre ~5000 e 13000 indivíduos m^{-2} (Fig. 4a; Apêndice D). A biomassa hipógea (BHG) foi muito superior à epígea (BEG), resultando em razões BEG/BHG de 0.1 a 0.36 (Fig. 4b). Portanto, raízes e rizomas constituíram a maior parte da biomassa em *H. wrightii*, o que também ficou evidenciado pela forte relação entre BHG e biomassa total (BT; Apêndice E). Os maiores valores de BEG foram observados na região sul, onde o número de folhas por indivíduo, o índice de área foliar (IAF) e a biomassa de epífitas (BE) também exibiram seus máximos (Fig. 4c-e).

As pradarias de *R. maritima* apresentaram densidades variando entre ~2800 e 8000 indivíduos m^{-2} e os valores mais altos foram encontrados na transição entre a região norte e central (Fig. 4f; Apêndice D). Estas pradarias também exibiram os valores mais altos de BEG, BHG, IAF e número de folhas por indivíduo (Fig. 4g-i). De fato, a maioria destas variáveis estiveram correlacionadas (Apêndice F). As maiores quantidades de EB (~0.50 g $g\ PS^{-1}$ folha) foram encontradas nas pradarias R-1 e R-9, as quais se localizam nas regiões norte e sul, respectivamente (Fig. 4j).

Figura 4 – Descritores ao nível de pradaria/indivíduo. As características das pradarias de *H. wrightii* (a-e) e de *R. maritima* (f-j) estão representadas por médias \pm erro padrão (BHG – biomassa hipógea, BEG – biomassa epígea). As letras indicam os resultados dos testes *posthoc* de Tukey ($P < 0.05$). As linhas pontilhadas horizontais separam as regiões (Norte, Central e Sul).



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

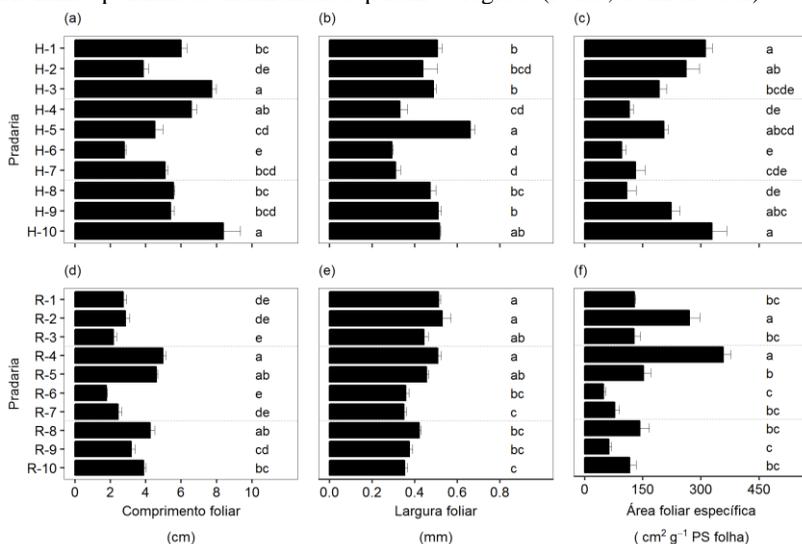
4.2.2 NÍVEL FOLHA

O comprimento médio das folhas de *H. wrightii* variou entre 2.8 e 8.4 cm, com os máximos registrados nos bancos das regiões sul e norte, os quais também exibiram folhas mais largas (Fig. 5a, b; Apêndice G). A área foliar específica (AFE) variou entre 96-328 cm² área foliar g PS⁻¹ de folha e os máximos foram observados nos extremos norte e sul da laguna (H-10 e H-1, respectivamente) (Fig. 5c).

Ruppia maritima apresentou folhas mais curtas e largas nas pradarias da região norte (Fig. 5e, f; Apêndice G). O AFE foi altamente

variável, com os mínimos e máximos encontrados na região central (Fig. 5g) e esteve altamente correlacionado com a largura foliar (Apêndice F).

Figura 5 - Descritores ao nível de folha. As características das pradarias de *H. wrightii* (a-c) e de *R. maritima* (d-f) estão representadas por médias \pm erro padrão. As letras indicam os resultados dos testes *posthoc* de Tukey ($P < 0.05$). As linhas pontilhadas horizontais separam as regiões (Norte, Central e Sul).



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

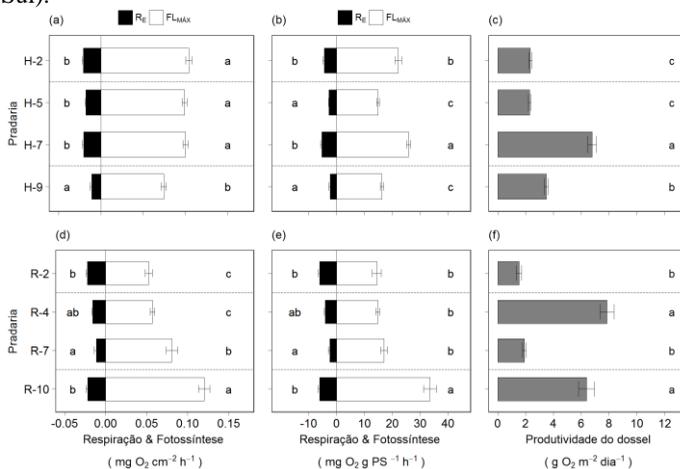
4.2.3 NÍVEL FISIOLÓGICO

Ao comparar o desempenho fotossintético de diferentes plantas de *H. wrightii*, notou-se que a pradaria da região sul (H-5) apresentou taxas de respiração e fotossíntese líquida ($FL_{MÁX}$) significativamente inferiores às demais pradarias (Fig. 6a; Apêndice H). Porém, ao normalizar as taxas por peso seco (Fig. 6b), a pradaria H-5 também manifestou valores baixos de fotossíntese devido à baixa área foliar específica das plantas (Apêndice H). O maior valor de produtividade do dossel (PD) entre as pradarias estudadas foi observado na pradaria H-7 (Fig. 6c). As irradiâncias exigidas para a compensação e saturação da fotossíntese variaram entre 11-30 e 296-431 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, com valores significativamente inferiores para a pradaria da região sul (H-9) (ANOVA, $P < 0.05$) (Apêndice H), a qual por sua vez se destacou das demais por apresentar baixa salinidade e

PAR disponível, assim como as maiores frações de finos e cascalho nos sedimentos.

Já para *R. maritima*, a pradaria da região sul (R-10) se destacou com a maior $FL_{MÁX}$, acompanhada por alta respiração também (Fig. 6d,e; Apêndice H). As demais pradarias não demonstraram diferenças significativas de $FL_{MÁX}$, com exceção da R-7, que exibiu valores intermediários de se normalizador por área (Fig. 6d). A irradiância de compensação variou entre 6 e 72 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e apenas diferiu entre as pradarias R-2 e R-7 (ANOVA, $P < 0.05$), com maiores valores para a primeira. Já a irradiância de saturação foi significativamente maior na pradaria do sul (271-605 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (ANOVA, $P < 0.05$; Apêndice H). A maior PD estimada foi observada nas pradarias R-4 e R-10 (Fig. 6f), as quais estavam expostas às salinidades mais baixas.

Figura 6 - Descritores ao nível de fisiologia e produtividade do dossel. As características das pradarias de *H. wrightii* (a-c) e de *R. maritima* (d-f) estão representadas por médias \pm erro padrão. A respiração escura (R_D) e a fotossíntese líquida máxima ($FL_{MÁX}$) estão normalizadas por área (a, d) e por peso (b, e). As letras indicam os resultados dos testes *posthoc* de Tukey ($P < 0.05$). As linhas pontilhadas horizontais separam as regiões (Norte, Central e Sul).

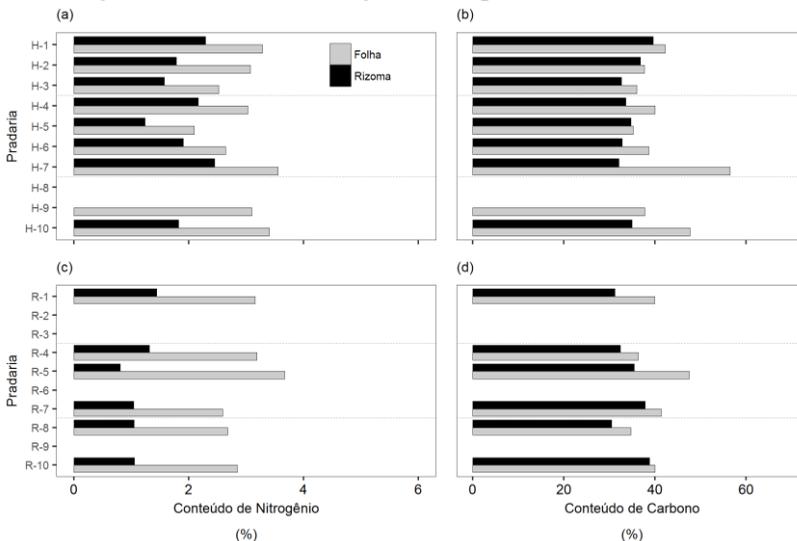


Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

4.2.4 NÍVEL BIOQUÍMICO

Nas duas espécies os conteúdos de nitrogênio e carbono foram mais altos nas folhas que nos rizomas (Fig. 7). Em *H. wrightii*, as folhas apresentaram entre 2.1-3.6% de nitrogênio e 35-57% de carbono nas folhas, enquanto os rizomas exibiram 1.2-2.4% N e 32-40% C (Apêndice I). Já *R. maritima* apresentou 2.6-3.7% N e 35-48% C nas folhas e 0.8-1.4% N e 31-39% C nos rizomas.

Figura 7 - Descritores bioquímicos. Está representado o conteúdo de nutrientes em tecidos das plantas de pradarias de *H. wrightii* (a-b) e de *R. maritima* (c-d). As linhas pontilhadas horizontais separam as regiões (Norte, Central e Sul).



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

4.3 RESPOSTAS FENOTÍPICAS AOS FATORES AMBIENTAIS

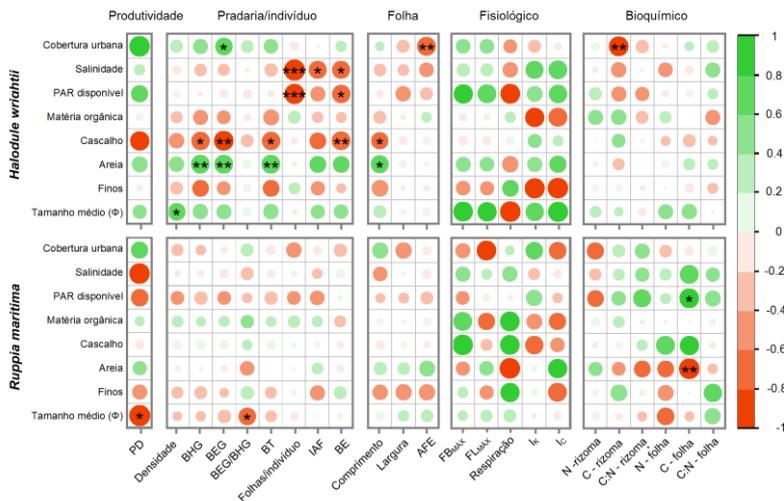
Ao relacionar os descritores biológicos das pradarias de *H. wrightii* com as variáveis ambientais, um conjunto de correlações foram evidenciadas pelo teste de Pearson (Fig. 8; Apêndice E). Numerosas correlações significativas foram identificadas no nível de pradaria/indivíduo. Neste nível, a cobertura urbana esteve associada com um aumento da BEG e de BE, enquanto a salinidade e PAR disponível estiveram inversamente correlacionadas com BE e com o número de folhas por indivíduo. Além disso, se por um lado a presença de cascalho gerou uma diminuição em BEG e BHG, o efeito oposto foi observado com relação ao sedimento arenoso. De maneira similar, uma maior densidade de indivíduos esteve relacionada com sedimentos menores em média (maior ϕ).

A morfologia das folhas somente foi afetada por características do substrato (Fig. 8; Apêndice E), havendo folhas mais longas em sedimentos mais arenosos. No nível fisiológico, houve uma tendência de maiores taxas de fotossíntese e de respiração sob maior disponibilidade

de PAR, mas também associadas a sedimentos menores. Altas quantidades de finos estiveram relacionadas à diminuição das irradiâncias de compensação e saturação. Já no nível bioquímico, a única correlação significativa ocorreu entre conteúdo de carbono no rizoma e cobertura ubana. A produtividade do dossel não teve relações significativas, mas observou-se uma forte correlação direta com urbanização e ainda mostrou-se negativamente afetada por alta quantidade de cascalho (Fig. 8; Apêndice E).

Ruppia maritima exibiu poucas correlações significativas entre variáveis ambientais e biológicas (Fig. 8; Apêndice F). No nível de pradaria/indivíduo, a razão BEG/BHG diminuiu em resposta a sedimentos mais finos (maior ϕ). Já no nível de folha, não houve nenhuma correlação significativa. Nos parâmetros fisiológicos tampouco, mas a $FL_{MÁX}$ aparentou ser negativamente afetada pela urbanização e a maioria dos parâmetros fotossintéticos mostrou fortes relações com a granulometria e conteúdo de matéria orgânica no sedimento (Fig. 8). A maior parte das correlações significativas ocorreram no nível bioquímico, onde o conteúdo de carbono das folhas aumentou com mais PAR disponível e com maior quantidade de cascalho. Este último parâmetro também esteve associado com um aumento na concentração de nitrogênio nas folhas, enquanto substratos mais arenosos estiveram relacionados com menor conteúdo de carbono nas folhas. A produtividade do dossel também exibiu respostas significativas, estando inversamente correlacionada com a disponibilidade de PAR e com o tamanho médio dos grãos (ϕ) (Fig. 8; Apêndice F).

Figura 8 - Correlações de Pearson. Representação gráfica das correlações de Pearson entre variáveis biológicas e ambientais para *H. wrightii* (linha superior) e *R. maritima* (linha inferior) (ver Apêndices E, F para tabela completa). O tamanho dos círculos indica a força da correlação, a cor indica a direção e as estrelas indicam a significância (P: <0.05*, <0.01**, <0.001*). PD – produtividade do dossel, BEG – biomassa epígea, BHG – biomassa hipógea, BT – biomassa total, IAF – índice de área foliar, BE – biomassa de epífitas, AFE – área foliar específica, $FB_{MÁX}$ – fotossíntese bruta máxima (normalizada por PS), $FL_{MÁX}$ – fotossíntese líquida máxima (normalizada por PS), I_K – irradiância de saturação, I_C – irradiância de compensação.



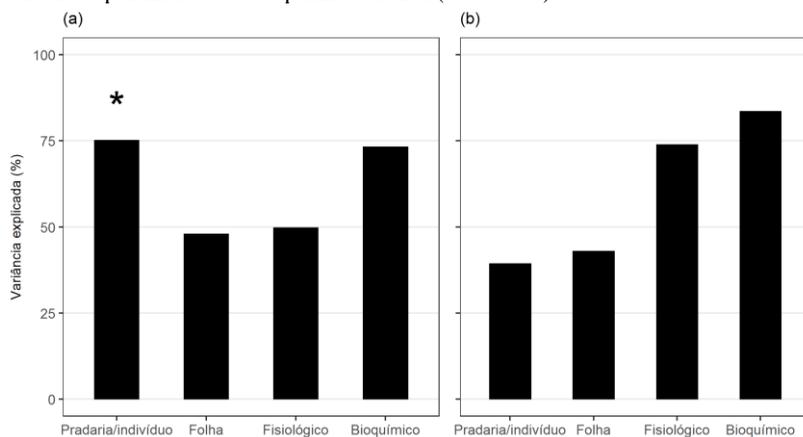
Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

As análises de redundância (RDA) corroboraram, de maneira geral, aquilo que foi observado nas correlações de Pearson nos diferentes níveis organizacionais das duas espécies. As RDAs evidenciaram que as respostas mais fortes de *H. wrightii* aos fatores ambientais ocorreram no nível de pradaria/indivíduo, para o qual o modelo explicou 75% da varianância e foi estatisticamente significativo ($P < 0.05$) (Fig. 9; Apêndice J). Uma variância relativamente alta também foi explicada pelo modelo aplicado ao nível bioquímico (73%), enquanto relações muito mais fracas foram observadas nos demais níveis organizacionais (folha e fisiológico).

Para *R. maritima*, o modelo aplicado ao nível bioquímico também teve alto poder explicativo (84%) (Fig. 9; Apêndice J). Mas esta espécie diferiu de *H. wrightii* no nível fisiológico, onde fortes respostas foram

observadas (74%) e nos níveis de pradaria/indivíduo e de folha, que tiveram baixo poder de resposta à variabilidade ambiental.

Figura 9 – Análise de Redundância. Os totais de variância de respostas fenotípicas a diferentes níveis organizacionais explicadas pelas Análises de Redundância (RDA) para *H. wrightii* (a) e *R. maritima* (b). Os testes foram aplicados separadamente para cada nível organizacional, onde variáveis biológicas foram analisadas em relação aos fatores ambientais (ver Apêndice J para tabela completa). As estrelas indicam significância estatística do RDA calculada por meio de teste permutacional ($P: <0.05^*$).



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

5 DISCUSSÃO

Neste trabalho demonstramos que as variações ambientais, relacionadas à qualidade da água, urbanização do entorno e à conformação dos sedimentos induziram uma série de respostas fenotípicas em diferentes níveis organizacionais das gramas marinhas estudadas. Enquanto *H. wrightii* regulou um conjunto de atributos no nível de pradaria/indivíduo e no bioquímico, *R. maritima* exibiu respostas principalmente concentradas nos níveis fisiológico e bioquímico (Fig. 9). E se por um lado as duas espécies exibiram modificações fenotípicas induzidas por diferentes atributos do sedimento, *H. wrightii* mostrou-se mais sensível às flutuações na qualidade da água que *R. maritima* (Fig. 8). Além disso, apesar de ambas as espécies estarem amplamente distribuídas, *H. wrightii* esteve ausente das áreas mais urbanizadas (Fig. 3). O que sinaliza para uma possível interferência antrópica no desenvolvimento desta espécie na Lagoa da Conceição, a qual enfrenta um processo de crescente fertilização, especialmente acentuado na região sul (Fig. 2), com consequente deterioração da qualidade da água que pode induzir a perda de bancos de gramas marinhas (HAUXWELL; VILIELA, 2004).

5.1 *Halodule wrightii*

Halodule wrightii teve a densidade e a biomassa claramente favorecidas pela predominância de areia no sedimento (Fig. 8). Por outro lado, a presença de cascalhos esteve relacionada à redução de sua biomassa e o comprimento das suas folhas. Este comportamento pode ser atribuído a uma possível deficiência nutritiva relacionada à menor disponibilidade de nutrientes devido à maior lavagem da água intersticial em sedimentos mais grosseiros (KOCH, 2001). Além disso, estudos prévios observaram uma maior facilidade de assimilação de nutrientes para *H. wrightii* em substratos redutores (PULICH, 1989, 1985), os quais são frequentemente associados a sedimentos relativamente mais finos e orgânicos.

A existência de um gradiente de disponibilidade de nitrogênio entre pradarias de *H. wrightii* fica evidente ao compararmos o conteúdo de nitrogênio encontrados nas folhas deste estudo (Fig. 7) com os valores de outros estudos prévios sobre fertilização artificial com esta espécie. Os menores valores observados aqui são similares, ou inferiores, aos valores encontrados em tratamentos "controle" (baixa

oferta de nutrientes), enquanto os máximos que aqui registramos estão acima dos tratamentos com alta oferta de nitrogênio desses estudos (POWELL et al., 1989; BURKHOLDER et al., 1994).

Considerando as demandas de nutrientes descritas para *H. wrightii* (DUARTE, 1990; BURKHOLDER et al., 1994; FOURQUREAN et al., 1995), pode-se supor que o nitrogênio esteja limitando o crescimento de *H. wrightii* em locais com sedimentos mais grosseiros, e que essa demanda seja suprida com maior facilidade em sedimentos mais finos, onde se encontram maiores biomassa e densidade. Porém, não podemos descartar que a abundância de cascalho em algumas pradarias também possa estar associada a uma maior exposição à energia hidrodinâmica, o que por sua vez pode afetar negativamente o estabelecimento das populações de gramas marinhas (SCHANZ; ASMUS, 2003), especialmente para espécies pequenas como aquelas observadas no presente estudo (CABAÇO et al., 2008).

A cobertura urbana moderada esteve diretamente relacionada com a biomassa de folhas de *H. wrightii* (Fig. 8), o que poderia ser interpretado como uma resposta à fertilização das águas, como já observado em muitas espécies de gramas, incluindo *H. wrightii* (POWELL et al., 1989; LEE; DUNTON, 2000). Porém, visto que as variáveis cascalho e cobertura urbana estiveram inversamente correlacionadas (Apêndice E), torna-se factível considerar que esse incremento na BEG esteja, em última instância, associado com substratos mais favoráveis para o crescimento de *H. wrightii* (menor quantidade de cascalho) pelas razões descritas acima.

Evidências mais claras de fertilização d'água vieram à tona através das variáveis salinidade e disponibilidade de PAR, as quais estiveram significativamente correlacionadas com algumas respostas fenotípicas no nível de pradaria/indivíduo, especificamente com mudanças na biomassa de epífitas (BE), número de folhas e IAF (Fig. 8). É provável que estas respostas estejam mais associadas às particularidades da região sul (alta concentração de nutrientes, Fig. 2d-f) que ao efeito direto da salinidade ou da disponibilidade de luz, já que além de ser a região que apresenta as menores salinidade e disponibilidade de luz (Fig. 2b-c), é a região da laguna mais suscetível a impactos da urbanização devido à combinação da alta cobertura urbana em seu entorno com o alto tempo de residência de suas águas, o que favorece a retenção dos nutrientes no corpo d'água (FONSECA et al., 2000).

Assim, a perda da qualidade da água na região sul, representada pela alta concentração de nutrientes, poderia explicar algumas respostas

de *H. wrightii*, como por exemplo os valores de BE extraordinariamente altos encontrados nas pradarias dessa região ($\sim 30\times$; 0.98 g g PS^{-1} folha) quando comparados à média das demais pradarias (0.03 g g PS^{-1} folha), o que fica igualmente evidenciado pela forte correlação negativa de BE com salinidade (Fig. 8). Nesse sentido, o baixo desempenho fotossintético da pradaria da região sul (Fig. 6a) poderia sinalizar prejuízos causados pelo recobrimento das folhas por epífitas em águas fertilizadas, o que também vem à tona com a depleção de carbono do rizoma em áreas mais urbanizadas, indicando um consumo de reservas energéticas em função de um desbalanço entre respiração e fotossíntese (LEE et al., 2007). Por outro lado, a grande quantidade de epífitas pode ter induzido um aumento no número de folhas por indivíduo, o que já foi apontado como estratégia de minimização de impactos através da substituição de folhas velhas e cobertas de epífitas por folhas novas e limpas (VIRNSTEIN, 1982). Esse aumento no número de folhas, por sua vez, teria causado um incremento no IAF.

5.2 *Ruppia maritima*

Contrastando com *H. wrightii*, *R. maritima* mostrou baixa variabilidade fenotípica no nível de pradaria/indivíduo (Fig. 9b), onde somente observou-se o efeito negativo de sedimentos finos (alto ϕ) na razão BEG:BHG, ainda sem aumentar a biomassa total (Fig. 8). Tal modificação também refletiu numa diminuição da produtividade do dossel em sedimentos mais finos. Apesar de *R. maritima* ser caracterizada por tolerar uma ampla variedade de substratos (KANTRUD, 1991), uma alta sensibilidade a substratos redutores é reconhecida para esta espécie (PULICH, 1989). Há evidências no nível bioquímico de que substratos com baixa oxigenação estejam interferindo na assimilação de nitrogênio por esta espécie. Uma tendência geral de diminuição do conteúdo de nitrogênio e carbono nas folhas pode ser notada em resposta a sedimentos de grãos menores (Fig. 8). Condições anóxicas na rizosfera devido à baixa reoxigenação da água intersticial podem inibir a assimilação de nutrientes pelas raízes em algumas gramas marinhas (PREGNALL et al., 1984). Nesse caso, a baixa razão BEG:BHG em resposta a sedimentos mais finos poderia estar associada a alguma deficiência nutritiva e o baixo conteúdo de carbono nas folhas associado à escassez de reservas de carboidratos. Porém, isto requer de maiores estudos, já que *R. maritima* é capaz de assimilar nutrientes tanto pelas raízes como pelas folhas, além de regular as taxas de assimilação respectivas de acordo às concentrações no

substrato e na coluna d'água (por ex., aumentar a assimilação pelas folhas se a assimilação pela raiz for desfavorável) (THURSBY; HARLIN, 1984). Além disso, o conteúdo crítico de nitrogênio desta espécie (valor que aponta limitação por esse nutriente) foi previamente estimado como 2.5% N (THURSBY, 1984), sendo que o menor valor encontrado neste estudo foi 2.6% N. Isto indica que esta espécie está, de modo geral, suprindo suas necessidades de nitrogênio para manter seu crescimento na laguna.

Provavelmente ainda associado a isso, *R. maritima* não exibiu respostas fenotípicas à urbanização ou às variações na concentração de nutrientes entre regiões da laguna. Tampouco foi observada alta biomassa de epífitas nas folhas de *R. maritima*, mesmo nas pradarias da região sul, o que pode ser explicado pela baixa longevidade dos indivíduos desta espécie (7x menor que em *H. wrightii*) (DUARTE, 1991). Dessa forma, *R. maritima* não precisaria de alterações fenotípicas para minimizar o incrustamento de epífitas.

Finalmente, apesar da alta variabilidade ambiental na laguna, a densidade e a biomassa de ambas as espécies são comparáveis aos valores encontrados em outros locais ao longo da costa oeste do Atlântico (Apêndice K). Chama a atenção que, no caso específico de *H. wrightii*, para a qual a Lagoa da Conceição representa seu atual limite austral de distribuição, a densidade e biomassa média das pradarias aqui seja semelhante àsquelas encontradas em regiões tropicais do Brasil. Este fato contrasta com a ideia de que as pradarias deveriam ser menos densas ao aproximar-se do limite de distribuição dessa espécie (SORDO et al., 2011). Isto poderia estar relacionado (i) com temperaturas mais altas dentro da laguna em comparação ao mar aberto, e (ii) com potencial sazonalidade na dinâmica da biomassa destas pradarias (e.g., Dunton, 1990, 1996; CREED, 1999; SORDO et al., 2011; BARROS; ROCHA-BARREIRA, 2014).

6 CONCLUSÕES

Em síntese, este estudo apresenta evidências de como condições ambientais variáveis induzem respostas fenotípicas diferentes em *H. wrightii* e *R. maritima*. Notou-se uma discrepância entre estas espécies na intensidade de alterações fenotípicas manifestadas em diferentes níveis organizacionais, além de que *H. wrightii* exibiu maior plasticidade de modo geral. Isto pode estar relacionado às diferentes histórias de vida destas espécies, visto que apesar das duas serem consideradas predominantemente colonizadoras, *H. wrightii* também apresenta alguns traços de espécies mais perenes, como por exemplo maior longevidade e maior tempo para produção de novos brotos (KILMINSTER 2015). Por isso, esta espécie pode investir em modificações ao nível de folha, indivíduo e pradaria, enquanto *R. maritima* depende de mudanças rápidas a nível de fisiologia e bioquímica.

Apesar da dificuldade em isolar e identificar os fatores ambientais envolvidos nas respostas fenotípicas observadas, os resultados deste trabalho oferecem evidências contundentes de que *R. maritima* foi principalmente afetada pela qualidade dos sedimentos nesta laguna, enquanto que as respostas de *H. wrightii* também foram motivadas por alterações na qualidade da água.

A composição do substrato aparentemente determina a dominância de uma ou da outra espécie nas margens da Lagoa da Conceição. Observou-se uma predominância de *H. wrightii* onde os sedimentos continham mais de 1% de MO, enquanto *R. maritima* predominou abaixo desse valor. Isso corrobora trabalhos prévios onde a primeira mostra-se favorecida por sedimentos moderadamente redutores (PULICH, 1989, 1985). As respostas fenotípicas às diferentes composições granulométricas vão no mesmo sentido: *H. wrightii* foi favorecida por sedimentos finos e *R. maritima* por sedimentos grosseiros.

Os dados obtidos neste estudo representam apenas uma "fotografia" no tempo que traz consigo todas as limitações da falta de acompanhamento temporal destas populações. Ainda assim, como um dos primeiros estudos na região, estes dados oferecem uma linha de base muito útil para a identificação de mudanças na distribuição, abundância e morfologia destas populações, servindo assim como indicadores da evolução da saúde ambiental da Lagoa da Conceição.

Apesar da aparente resistência ecofisiológica de ambas as espécies, o excesso de epífitas sobre as folhas de *H. wrightii*, somado a

outros impactos da urbanização que reduzem a qualidade da água, podem afetar severamente populações de gramas marinhas ao alterar parâmetros cruciais para o desenvolvimento destas plantas, como a disponibilidade de luz e a disponibilidade de oxigênio na água e no substrato (BURKHOLDER et al., 2007). Neste estudo, foram evidenciados alguns sinais de que este processo está em curso, o que pode estar relacionado à ausência de *H. wrightii* em regiões altamente urbanizadas. Por isso sugere-se que sejam tomadas medidas para aprimorar a coleta e tratamento de esgoto doméstico da região, de forma a conter o processo de eutrofização desta laguna e conservar estas populações de espécies fundadoras.

REFERÊNCIAS

ARCARI, T. L. et al. **Space-time analysis and *e. coli* load input in Lagoa da Conceição**. XXII SBRH. **Anais...** Florianópolis: 2017

BARROS, K. V. S.; ROCHA-BARREIRA, C. A. Influence of environmental factors on a *Halodule wrightii* Ascherson meadow in northeastern Brazil. **Brazilian Journal Aquatic Science Technological**, v. 18, n. 2, p. 31–41, 2014.

BIER, F. B. **Caracterização morfométrica e hidrológica da bacia hidrográfica da Lagoa da Conceição, Florianópolis – SC**. [s.l.] Universidade Federal de Santa Catarina, 2013.

BURKHOLDER, J. M.; GLASGOW, H. B.; COOKE, J. E. Comparative effects of water-column nitrate enrichment on eelgrass *Zostera marina*, shoalgrass *Halodule wrightii*, and widgeongrass *Ruppia maritima*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 105, p. 121–138, 1994.

BURKHOLDER, J. M.; TOMASKO, D. A.; TOUCHETTE, B. W. Seagrasses and eutrophication. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 350, n. 1–2, p. 46–72, 2007.

CABAÇO, S.; SANTOS, R.; DUARTE, C. M. Estuarine , Coastal and Shelf Science The impact of sediment burial and erosion on seagrasses : A review. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 79, p. 354–366, 2008.

COLLIER, C. J. et al. Morphological , growth and meadow characteristics of the seagrass *Posidonia sinuosa* along a depth-related gradient of light availability. **Marine Ecology Progress Series**, v. 337, p. 103–115, 2007.

COPERTINO, M. S. et al. ReBentos Brazil : state of knowledge , conservation and main threats. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 64, p. 53–79, 2016.

CREED, J. C. Morphological variation in the seagrass *Halodule wrightii* near its southern distributional limit. **Aquatic Botany**, v. 59,

n. 1–2, p. 163–172, 1997.

CREED, J. C. Distribution, seasonal abundance and shoot size of the seagrass *Halodule wrightii* near its southern limit at Rio de Janeiro state, Brazil. **Aquatic Botany**, v. 65, n. 1–4, p. 47–58, 1999.

CREED, J. C. et al. Seagrasses of Southeast Brazil. In: **The Wetland Book**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2016. p. 1–8.

CREED, J. C.; MONTEIRO, R. L. DE C. An analysis of the phenotypic variation in the seagrass *Halodule wrightii* Aschers. **Leandra**, n. 15, p. 1–9, 2000.

DE BOER, W. F. Seagrass-sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: A review. **Hydrobiologia**, v. 591, n. 1, p. 5–24, 2007.

DUARTE, C. Seagrass nutrient content. **Marine Ecology Progress Series**, v. 67, n. April, p. 201–207–207, 1990.

DUNTON, K. H. Production ecology of *Ruppia maritima* L. s.l. and *Halodule wrightii* Aschers. in two subtropical estuaries. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 143, p. 147–164, 1990.

DUNTON, K. H. Photosynthetic production and biomass of the subtropical seagrass *Halodule wrightii* along an estuarine gradient. **Estuaries**, v. 19, n. 2, p. 436, 1996.

FOLK, R.; WARD, W. Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters. **Journal of Sedimentary Research**, 1957.

FONSECA, A.; BRAGA, E. S. Temporal dynamic of the dissolved nutrients and the eutrophication processes in a southern brazilian coastal lagoon, Conceição Lagoon. **Journal of Coastal Research**, v. 2, n. 39, p. 1229–1233, 2006.

FONSECA, A.; BRAGA, E. S.; EICHLER, B. B. Distribuição espacial dos nutrientes inorgânicos dissolvidos e da biomassa

fitoplanctônica no sistema pelágico da Lagoa da Conceição, Santa Catarina, Brasil. (Setembro, 2000). **Atlântica**, v. 24, n. 2, p. 69–83, 2002.

FONTES, M. L. S. et al. Primary production in a subtropical stratified coastal lagoon-contribution of anoxygenic phototrophic bacteria. **Microbial Ecology**, v. 61, n. 1, p. 223–237, 2011.

FONTES, M. L. S.; ABREU, P. C. Spatiotemporal variation of bacterial assemblages in a shallow subtropical coastal lagoon in Southern Brazil. **Microbial Ecology**, v. 58, n. 1, p. 140–152, 2009.

FOURQUREAN, J. W. et al. The effects of long-term manipulation of nutrient supply on competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii* in Florida Bay. **Oikos**, v. 72, n. 3, p. 349, abr. 1995.

FOURQUREAN, J. W. et al. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. **Nature Geoscience**, v. 5, n. 7, p. 505–509, 2012.

GOVERS, L. L. et al. Seagrasses as indicators for coastal trace metal pollution: a global meta-analysis serving as a benchmark, and a Caribbean case study. **Environmental pollution (Barking, Essex : 1987)**, v. 195, p. 210–217, 2014.

HAUXWELL, J.; VALIELA, I. Effects of nutrient loading on shallow seagrass-dominated coastal systems: patterns and processes. In: **Estuarine Nutrient Cycling: The influence of primary**. [s.l.: s.n.]. p. 59–92.

HEMMINGA, M. A.; MARBÀ, N.; STAPEL, J. Leaf nutrient resorption, leaf lifespan and the retention of nutrients in seagrass systems. **Aquatic Botany**, v. 65, n. 1–4, p. 141–158, 1999.

KANTRUD, H. A. **Wigeongrass (*Ruppia maritima* L.): A Literature Review**. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish Wildl. Res. 10.: [s.n.].

KILMINSTER, K. et al. Unravelling complexity in seagrass systems for management : Australia as a microcosm. **Science of the**

Total Environment, v. 534, p. 97–109, 2015.

KNOPPERS, B. et al. The spatial distribution of particulate organic matter and some physical and chemical water properties in Conceicao lagoon, Santa Catarina, Brazil. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, v. 27, p. 59–77, 1984.

KOCH, E. W. Beyond light: physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. **Estuaries**, v. 24, n. 1, p. 1–17, 2001.

LEE, K.; DUNTON, K. H. Effects of nitrogen enrichment on biomass allocation, growth, and leaf morphology of the seagrass *Thalassia testudinum*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 196, p. 39–48, 2000.

LEE, K. S.; PARK, S. R.; KIM, Y. K. Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 350, n. 1–2, p. 144–175, 2007.

LOPEZ Y ROYO, C. et al. Seagrass (*Posidonia oceanica*) monitoring in western Mediterranean: Implications for management and conservation. **Environmental Monitoring and Assessment**, v. 171, n. 1–4, p. 365–380, 2010.

LOTZE, H. K. et al. Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. **Science**, v. 312, n. June, p. 1806–1809, 2006.

MARQUES, L. V.; CREED, J. C. Biologia e ecologia das fanerógamas marinhas do Brasil. **Oecologia Australis**, v. 12, n. 02, p. 315–331, 2008.

MARTÍNEZ-CREGO, B. et al. Selection of multiple seagrass indicators for environmental biomonitoring. **Marine Ecology Progress Series**, v. 361, p. 93–109, 2008.

MCDONALD, A. M. et al. Seagrass growth, reproductive, and morphological plasticity across environmental gradients over a large

spatial scale. **Aquatic Botany**, v. 134, p. 87–96, 2016.

MCMAHON, K.; COLLIER, C.; LAVERY, P. S. Identifying robust bioindicators of light stress in seagrasses: A meta-analysis. **Ecological Indicators**, v. 30, p. 7–15, 2013.

MONTEFALCONE, M. et al. Geospatial modelling and map analysis allowed measuring regression of the upper limit of *Posidonia oceanica* seagrass meadows under human pressure. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 217, n. September 2018, p. 148–157, 2019.

OLIVA, S. et al. Selection of metrics based on the seagrass *Cymodocea nodosa* and development of a biotic index (CYMOX) for assessing ecological status of coastal and transitional waters. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 114, p. 7–17, 2012.

OLIVÉ, I.; VERGARA, J. J.; PÉREZ-LLORÉNS, J. L. Photosynthetic and morphological photoacclimation of the seagrass *Cymodocea nodosa* to season, depth and leaf position. **Marine Biology**, v. 160, p. 285–297, 2013.

OLIVEIRA, E. C. et al. Phenology of a seagrass (*Halodule wrightii*) bed on the southeast coast of Brazil. **Aquatic Botany**, v. 56, n. 1, p. 25–33, 1997.

ORTH, R. et al. A global crisis for seagrass ecosystems. **Bioscience**, v. 56, n. 12, p. 987–996, 2006.

PANITZ, C. M. . Ecological description of the Itacorubi mangrove, Ilha de Santa Catarina, Brazil. In: **Mangrove Ecosystem Studies in Latin America and Africa**. [s.l.: s.n.]. p. 104–225.

PAPATHANASIOU, V.; ORFANIDIS, S.; BROWN, M. T. *Cymodocea nodosa* metrics as bioindicators of anthropogenic stress in N. Aegean, Greek coastal waters. **Ecological Indicators**, v. 63, p. 61–70, 2016.

PERSICH, G. R. **Parametros físico-químicos, seston e clorofila a na Lagoa da Conceição, SC**. [s.l.] Universidade Federal de Santa

Catarina, 1990.

POWELL, G. V. N.; KENWORTHY, W. J.; FOURQUREAN, J. W. Experimental evidence for nutrient limitation of seagrass growth in a tropical estuary with restricted circulation. **Bulletin of Marine Science**, v. 44, p. 324–340, 1989.

PREGNALL, A. M. et al. Metabolic adaptation of *Zostera marina* (eelgrass) to diurnal periods of root anoxia. **Marine Biology**, v. 83, n. 2, p. 141–147, 1984.

PULICH, W. M. Seasonal growth dynamics of *Ruppia maritima* L. s.l. and *Halodule wrightii* Aschers. in southern Texas and evaluation of sediment fertility status. **Aquatic Botany**, v. 23, p. 53–66, 1985.

PULICH, W. M. Effects of rhizosphere macronutrients and sulfide levels on the growth physiology of *Halodule wrightii* Aschers, and *Ruppia maritima* L. s.l. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 127, n. 1, p. 69–80, 1989.

RALPH, P. J. et al. Human Impacts on Seagrasses: Eutrophication, Sedimentation, and Contamination. In: **Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation**. [s.l.: s.n.]. p. 567–593.

SCHANZ, A.; ASMUS, H. Impact of hydrodynamics on development and morphology of intertidal seagrasses in the Wadden Sea. v. 261, p. 123–134, 2003.

SCHUBERT, N. et al. Photoacclimation strategies in northeastern Atlantic seagrasses: Integrating responses across plant organizational levels. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 14825, 2018.

SHORT, F. T. Effects of sediment nutrients on seagrasses: Literature review and mesocosm experiment. **Aquatic Botany**, v. 27, n. 1, p. 41–57, 1 jan. 1987.

SHORT, F. T.; WYLLIE-ECHEVERRIA, S. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. **Environmental Conservation**, v. 23, n. 01, p. 17–27, 1996.

SILVA, V. E. C. et al. Space time evolution of the trophic state of a subtropical lagoon : Lagoa da Conceição , Florianópolis Island of Santa Catarina , Brazil. **RBRH - Revista Brasileira de Recursos Hídricos**, v. 22, n. 10, p. 17, 2017.

SORDO, L. et al. Temporal variations in morphology and biomass of vulnerable *Halodule wrightii* meadows at their southernmost distribution limit in the southwestern Atlantic. **Botanica Marina**, v. 54, n. 1, p. 13–21, 2011.

SOUZA-SIERRA, M. M.; SORIANO-SIERRA, E. J.; SALIM, J. R. S. **Distribuição espacial e temporal dos principais nutrientes e parâmetros hidrológicos da Lagoa da Conceição, SC, Brasil**. UNALM 2. **Anais...**1987

TERRADOS, J. et al. Are seagrass growth and survival constrained by the reducing conditions of the sediment? **Aquatic Botany**, v. 65, n. 1–4, p. 175–197, 1999.

THURSBY, G. B. Nutritional requirements of the submerged angiosperm *Ruppia maritima* in algae-free culture. **Ecology**, v. 16, p. 45–50, 1984.

THURSBY, G. B.; HARLIN, M. M. Interaction of leaves and roots of *Ruppia maritima* in the uptake of phosphate, ammonia and nitrate. **Marine Biology**, v. 83, n. 1, p. 61–67, 1984.

VIRNSTEIN, R. W. Leaf growth rate of the seagrass *Halodule wrightii* photographically measured in situ. **Aquatic Botany**, v. 12, p. 209–218, 1982.

WAYCOTT, M. et al. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 106, n. 30, p. 12377–81, 2009.

WENTWORTH, C. A scale of grade and class terms for clastic sediments. **The Journal of Geology**, v. 30, n. 5, p. 377–392, 1922.

ZHANG, J.; HUANG, X.; JIANG, Z. Physiological responses of

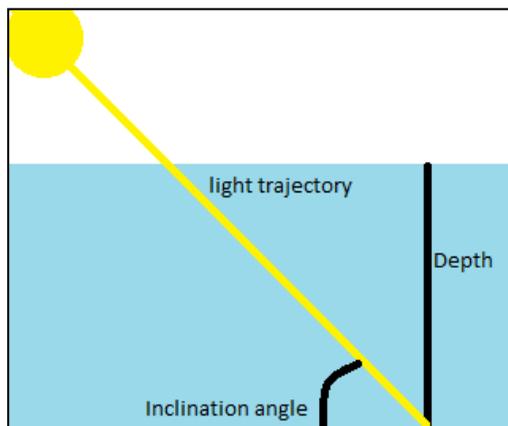
the seagrass *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers as indicators of nutrient loading. **Marine Pollution Bulletin**, v. 83, n. 2, p. 508–515, 2014.

APÊNDICE A - Cálculo da disponibilidade de PAR

A distância real percorrida pela luz através da coluna d'água foi corrigida de modo a remover o efeito da inclinação solar, que era diferente em cada sequência de medições. Para isso, a profundidade foi dividida pelo seno do ângulo de inclinação solar (veja Fig. A1). Dessa forma pôde-se estimar o coeficiente de atenuação (K_d), o qual foi multiplicado pela profundidade da pradaria para a determinação da PAR disponível para as gramas.

$$\text{Trajetória da luz} = \frac{\text{Profundidade}}{\text{Seno}(\text{ângulo de inclinação solar})}$$

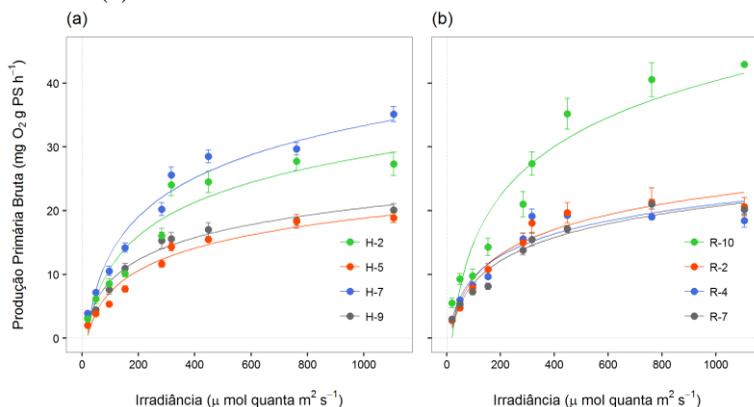
Figura A1. Geometria do cálculo da trajetória da luz solar de acordo à inclinação solar e à profundidade.



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

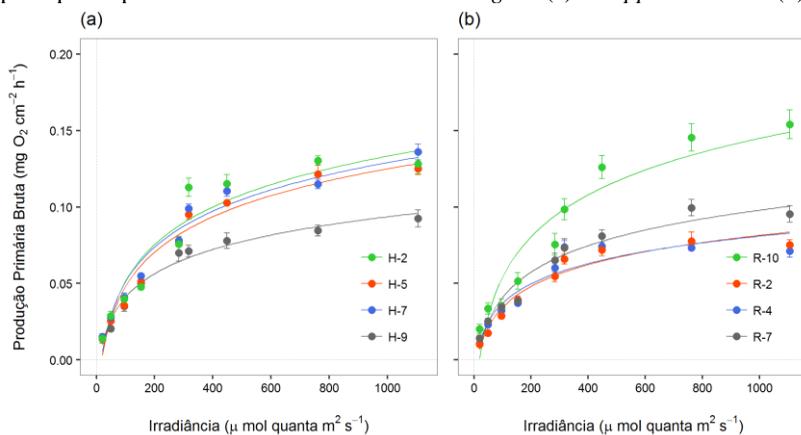
APÊNDICE B - Curvas de luz

Figura B1. Curvas de Fotossíntese x Irradiância (P – I) normalizadas por peso seco para quatro pradarias diferentes de *Halodule wrightii* (a) e *Ruppia maritima* (b).



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

Figura B2. Curvas de Fotossíntese x Irradiância (P – I) normalizadas por área para quatro pradarias diferentes de *Halodule wrightii* (a) e *Ruppia maritima* (b).



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

APÊNDICE C - Condições ambientais

Tabela C1. Características ambientais encontradas nas dez pradarias de cada espécie na Lagoa da Conceição.

Pradaria	Long. (O)	Lat. (S)	Região	Matéria orgânica (%)	Cascalho (%)	Areia (%)			Silte + Argila (%)	Tamanho médio (Φ)	Salinidade (PSU)	PAR disponível (%)	Cobertura Urbana (km ²)
						Grossa	Média	Fina					
H-1	48,444	27,534	Norte	2.0	8.2	1.6	9.7	78.1	2.5	2.3	20	88.2±0.5	0.00
H-2	48,452	27,545		1.4	7.3	1.1	6.4	83.1	2.2	2.4	24	88.9±0.9	0.00
H-3	48,449	27,573		1.0	3.3	6.7	23.4	66.6	0.0	2.1	27	90.7±1.9	0.12
H-4	48,444	27,583	Central	0.8	2.5	1.8	9.6	86.1	0.0	2.5	28	94.7±1.0	0.13
H-5	48,436	27,589		0.9	4.7	1.7	15.8	75.9	1.9	2.3	28	88.7±0.2	0.01
H-6	48,459	27,595		1.6	10.1	16.2	12.9	55.8	5.0	1.7	25	90.1±0.8	0.03
H-7	48,462	27,597	Sul	1.4	2.8	0.8	8.3	86.2	2.0	2.5	28	92.5±0.6	0.12
H-8	48,48	27,613		1.0	0.1	1.5	10.8	85.9	1.6	2.5	16	82.6±0.7	0.32
H-9	48,483	27,616		2.4	4.7	21.5	10.0	56.7	7.2	2.0	18	85.2±0.8	0.02
H-10	48,464	27,619		0.9	1.7	1.1	11.2	86.0	0.0	2.4	14	84.6±1.0	0.01
R-1	48,442	27,533	Norte	0.8	3.1	0.6	4.0	91.1	1.2	2.5	23	88.8±0.6	0.00
R-2	48,45	27,548		0.9	0.9	1.2	8.0	88.3	1.6	2.5	24	86.6±1.1	0.00
R-3	48,449	27,551		0.7	0.5	1.9	10.6	86.2	0.7	2.5	23	85.2±1.5	0.00
R-4	48,447	27,578	Central	2.1	1.5	4.5	27.1	65.3	1.7	2.2	16	79.5±1.2	0.13
R-5	48,443	27,584		0.9	10.0	2.2	10.2	77.6	0.0	2.2	28	94.7±1.0	0.13
R-6	48,459	27,594		1.2	19.1	21.3	9.4	46.3	4.0	1.3	25	90.1±0.8	0.03
R-7	48,463	27,598	Sul	1.9	1.6	2.0	9.8	81.5	5.0	2.6	28	90.7±0.8	0.12
R-8	48,468	27,609		0.5	0.2	0.4	5.1	94.4	0.0	2.5	15	86.0±1.1	0.43
R-9	48,481	27,612		0.9	0.1	2.9	13.5	80.4	3.1	2.4	16	82.6±0.7	0.32
R-10	48,468	27,626		0.8	0.5	1.2	23.5	72.8	2.0	2.3	15	88.6±1.4	0.46

Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

APÊNDICE D – Nível pradaria/indivíduo

Tabela D1. Pradaria/indivíduo. Características das 10 pradarias de cada espécie (H = *Halodule wrightii*, R = *Ruppia maritima*) estudadas. Os dados representam a média \pm desvio padrão (BEG – Biomassa Epígea, BHG – Biomassa Hipógea, BE – Biomassa de epífitas, IAF – Índice de área foliar).

Pradaria	Região	Densidade (indivíduo m ⁻²)	Biomassa Hipógea (g m ⁻²)	Biomassa Epígea (g m ⁻²)	BEG/BHG	Biomassa Total (g m ⁻²)	Nr. de folhas (Indivíduo ⁻¹)	IAF (m ² m ⁻²)	Biomassa de epífitas (g g ⁻¹ PS folha)
H-1	Norte	7639±2208	133.2±58.3	16.9±6.2	0.13±0.05	150.2±63.1	2.2±0.09	0.52±0.16	0.01±0.01
H-2		8117±3837	79.7±54.8	9.4±3.3	0.15±0.07	89.1±57.6	1.9±0.25	0.25±0.13	0.05±0.07
H-3		5061±2520	153.1±79.9	19.7±10.2	0.13±0.01	172.9±90.1	1.9±0.29	0.39±0.22	0.03±0.02
H-4	Central	13369±3880	270.8±182.4	47.8±19.5	0.2±0.06	318.6±198.9	1.8±0.09	0.54±0.24	0.03±0.03
H-5		5730±2497	82.4±49.1	14.9±4.2	0.25±0.16	97.3±51.5	1.9±0.2	0.3±0.09	0.06±0.02
H-6		6589±2030	89.1	11±0.3	0.12	37.4±41.8	2±0.14	0.11±0.03	0±0.01
H-7	Sul	10568±2327	161.1±12.7	24.4±7.1	0.15±0.04	185.5±16.8	1.8±0.09	0.31±0.08	0.03±0.01
H-8		10409±2255	200.5±49.8	52.7±7.2	0.36±0.23	264.3±34.4	2.3±0.19	0.64±0.26	1.87±0.84
H-9		7289±977	99.4±11.8	21±6.6	0.21±0.07	120.5±13.8	2.2±0.13	0.45±0.08	0.15±0.07
H-10		10823±1981	315±79.4	32.5±8	0.1±0	347.5±87.4	2.3±0.09	1.1±0.51	0.91±0.54
R-1	Norte	6334±458	25.1±3.6	13.7±1.8	0.56±0.13	38.8±3.2	2±0.16	0.18±0.03	0.47±0.18
R-2		6748±674	23.5±5.8	9.3±0.2	0.41±0.1	32.8±6	2.5±0.37	0.25±0.05	0.1±0.04
R-3		18144±4054	74.7±24.2	40.1±13.6	0.55±0.1	114.8±36.8	2.9±0.5	0.5±0.14	0.12±0.04
R-4	Central	28361±5087	84.9±41.8	52.3±5.2	0.71±0.27	137.2±44.9	2.7±0.51	1.86±0.21	0±0
R-5		6175±2147	32.3±12.3	16.1±4.1	0.52±0.1	48.4±16.3	1.9±0.07	0.24±0.08	0.01±0.01
R-6		7639±360	33.3±4.7	24.5±4.2	0.73±0.02	57.9±8.9	2.4±0.38	0.12±0.01	0.17±0.09
R-7	Sul	4425±1918	19.4±2.8	10.8±2.9	0.56±0.14	30.3±4.9	2.3±0.22	0.08±0.03	0.11±0.02
R-8		5698±1540	26.8±2	14.4±3.7	0.54±0.16	41.2±3.2	2±0.11	0.2±0.05	0.04±0.01
R-9		2769±1262	16.4±5.9	10.7±5.6	0.6±0.18	27.1±11.4	1.9±0.19	0.06±0.03	0.46±0.27
R-10		6907±1965	28.5±7.2	17.8±1.7	0.66±0.2	46.2±6.7	2.2±0.22	0.21±0.07	0.03±0.03

Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

APÊNDICE G – Nível folha

Tabela G1. *Nível folha*. Características das 10 pradarias de cada espécie (H = *Halodule wrightii*, R = *Ruppia maritima*) estudadas. Os dados representam a média \pm desvio padrão (AFE – Área foliar específica).

Pradaria	Região	Comprimento foliar (cm)	Largura foliar (mm)	AFE (cm ² folha g ⁻¹ PS folha)
H-1	Norte	6 \pm 0.7	0.51 \pm 0.04	311.3 \pm 36
H-2		3.9 \pm 0.6	0.44 \pm 0.13	260.9 \pm 70.1
H-3		7.7 \pm 0.6	0.49 \pm 0.03	192 \pm 38.5
H-4	Central	6.6 \pm 0.6	0.33 \pm 0.07	114.4 \pm 21.4
H-5		4.5 \pm 0.9	0.66 \pm 0.05	204.4 \pm 22
H-6		2.8 \pm 0.2	0.29 \pm 0.01	95.5 \pm 22.5
H-7		5.1 \pm 0.3	0.31 \pm 0.05	131 \pm 49.9
H-8	Sul	5.6 \pm 0.2	0.47 \pm 0.05	108.6 \pm 48
H-9		5.4 \pm 0.4	0.51 \pm 0.03	222.6 \pm 46.3
H-10		8.4 \pm 1.9	0.52 \pm 0.01	328.3 \pm 77
R-1	Norte	2.7 \pm 0.4	0.51 \pm 0.02	127.8 \pm 7.3
R-2		2.8 \pm 0.5	0.53 \pm 0.08	269.8 \pm 53.7
R-3		2.2 \pm 0.4	0.44 \pm 0.04	127.2 \pm 33.6
R-4	Central	5 \pm 0.3	0.51 \pm 0.03	357.1 \pm 40.1
R-5		4.6 \pm 0.2	0.45 \pm 0.02	151.5 \pm 37.6
R-6		1.8 \pm 0.1	0.36 \pm 0.03	48.2 \pm 11.1
R-7		2.4 \pm 0.4	0.35 \pm 0.02	77.6 \pm 24.3
R-8	Sul	4.2 \pm 0.5	0.42 \pm 0.02	141.7 \pm 49
R-9		3.2 \pm 0.4	0.38 \pm 0.03	62.4 \pm 12.7
R-10		3.9 \pm 0.3	0.35 \pm 0.03	115.7 \pm 34.7

Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

APÊNDICE H – Nível fisiológico

Tabela H1. *Nível fisiológico*. Características das 4 pradarias de cada espécie (H = *Halodule wrightii*, R = *Ruppia maritima*) estudadas. Os dados representam a média \pm desvio padrão (FL_{MÁX} – Fotossíntese líquida máxima, FB_{MÁX} – Fotossíntese bruta máxima, I_K – Irradiância de saturação, I_C – Irradiância de compensação, AFE – área foliar específica).

Pradaria	Região	FB _{MÁX}	FL _{MÁX}	Respiração	FB _{MÁX}	FL _{MÁX}	Respiração	Eficiência fotossintética (α)	I _k	I _c	AFE
		(mg O ₂ g ⁻¹ PS h ⁻¹)			(mg O ₂ cm ⁻² h ⁻¹)			(mg O ₂ DW ⁻¹ h ⁻¹) (μmol quanta m ⁻² s ⁻¹) ⁻¹	(μmol quanta m ⁻² s ⁻¹) ⁻¹	cm ² folha g ⁻¹ PS folha	
H-1											
H-2	Norte	26.5±1.16	22.1±2.0	4.43±1	0.12 ± 0.01	0.10 ± 0.007	0.021 ± 0.004	0.07±0.01	385±32	29±9	212.6±11.2
H-3											
H-4											
H-5	Central	17.6±1.53	14.9±1.0	2.69±1.28	0.12 ± 0.01	0.10 ± 0.006	0.018 ± 0.006	0.04±0.01	431±41	30±28	150.6±4.4
H-6											
H-7		31.1±2.29	25.8±1.0	5.3±0.99	0.12 ± 0.01	0.10 ± 0.005	0.02 ± 0.003	0.08±0.01	420±70	30±15	258.6±10.4
H-8											
H-9	Sul	18.5±5.9	16.2±0.8	2.35±1.39	0.08 ± 0.02	0.07 ± 0.005	0.011 ± 0.006	0.06±0.01	296±27	11±22	218.5±6.8
H-10											
R-1											
R-2	Norte	20.5±3.99	14.4±2.7	6.08±0.96	0.07 ± 0.01	0.05 ± 0.007	0.022 ± 0.003	0.06±0.01	340±27	72±19	272.4±14.3
R-3											
R-4		19±3.39	14.8±1.2	4.13±0.87	0.07 ± 0.01	0.06 ± 0.005	0.016 ± 0.003	0.07±0.02	271±56	27±17	259.4±6.3
R-5	Central										
R-6											
R-7		19.4±1.5	17.0±2.2	2.41±0.39	0.09 ± 0.01	0.08 ± 0.012	0.011 ± 0.002	0.06±0.01	358±62	6±6	212.3±7.7
R-8											
R-9	Sul										
R-10		39.6±1.06	33.5±3.7	6.06±0.61	0.14 ± 0	0.12 ± 0.010	0.022 ± 0.003	0.07±0.01	605±31	18±19	279.4±19.2

APÊNDICE I – Nível bioquímico

Tabela II. *Nível bioquímico*. Características das 10 pradarias de cada espécie (H = *Halodule wrightii*, R = *Ruppia maritima*) estudadas. Os dados representam a média \pm desvio padrão. Valores faltantes estão indicados com um asterisco (*).

Pradaria	Região	N Rizoma (%)	C Rizoma (%)	C:N Rizoma	N Folha (%)	C Folha (%)	C:N Folha
H-1		2,3	39,6	17,3	3,3	42,3	12,9
H-2	Norte	1,8	36,8	20,6	3,1	37,7	12,3
H-3		1,6	32,6	20,7	2,5	36	14,3
H-4		2,2	33,6	15,5	3	40,1	13,2
H-5	Central	1,2	34,8	28,1	2,1	35,2	16,8
H-6		1,9	32,8	17,2	2,6	38,7	14,6
H-7		2,4	32,1	13,1	3,6	56,5	15,9
H-8		*	*	*	*	*	*
H-9	Sul	*	*	*	3,1	37,8	12,2
H-10		1,8	35	19,2	3,4	47,7	14
R-1		1,4	31,2	21,6	3,2	39,9	12,7
R-2	Norte	*	*	*	*	*	*
R-3		*	*	*	*	*	*
R-4		1,3	32,4	24,7	3,2	36,3	11,4
R-5	Central	0,8	35,4	43,8	3,7	47,6	13
R-6		*	*	*	*	*	*
R-7		1	37,9	36,3	2,6	41,4	16
R-8		1	30,5	29,2	2,7	34,7	13
R-9	Sul	*	*	*	*	*	*
R-10		1,1	38,8	36,7	2,8	40	14,1

Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

APÊNDICE J – Análise de Redundância

Tabela J1. Análise de Redundância (RDA). Resultados numéricos do conjunto de RDAs que foram aplicados separadamente para cada espécie e para cada nível organizacional. São apresentadas a variância total explicada e a variância explicada pela primeira componente (RDA1). Os *scores* de cada variável (biológicas e ambientais) representam sua contribuição relativa na variância explicada pela primeira componente (RDA1) (BEG – Biomassa Epígea, BHG – Biomassa Hipógea, BT – Biomassa Total, AFE – Área foliar específica, PD – Produtividade do dossel, FL_{MÁX} – Fotossíntese líquida máxima)

Nível organizacional	<i>Halodule wrightii</i>	<i>Ruppia maritima</i>
Pradaria/indivíduo	Total: 75%, RDA1: 57%	Total: 39%, RDA1: 32%
Densidade	-0,63	0,72
BEG	-0,83	0,60
BHG	-0,85	0,64
BT	-0,86	0,63
Folhas/indivíduo	-0,58	0,73
IAF	-0,87	0,61
BE	-0,95	-0,06
Cobertura urbana	-0,42	-0,41
Salinidade	0,67	-0,18
Matéria orgânica	0,40	0,51
Tamanho médio (Φ)	-0,59	-0,35
Folha	Total: 48%, RDA1: 39%	Total: 43%, RDA1: 27%
Comprimento	-0,25	-0,47
Largura	-0,67	0,93
AFE	-1,15	0,59
Cobertura urbana	0,78	-0,84
Salinidade	0,58	0,16
Matéria orgânica	-0,10	0,03
Tamanho médio (Φ)	-0,24	0,34
Fisiológico	Total: 40%, RDA1: 43%	Total: 74%, RDA1: 41%
PD	-0,83	-0,58
FL _{MÁX}	-0,98	0,99
Respiração	0,95	-0,70
Cobertura urbana	-0,64	-0,75
Salinidade	-0,42	0,24
Tamanho médio (Φ)	-0,64	-0,75
Bioquímico	Total: 73%, RDA1: 52%	Total: 84%, RDA1: 50%
N Rizoma	0,92	0,89
C Rizoma	0,12	-0,55
C:N Rizoma	-0,87	-0,92
N Folha	0,96	-0,32
C Folha	0,88	-0,76
C:N Folha	-0,30	-0,40
Cobertura urbana	0,13	-0,36
Salinidade	-0,30	-0,59
Matéria orgânica	0,44	0,06
Tamanho médio (Φ)	0,44	0,18

Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

APÊNDICE K – *H. wrightii* e *R. maritima* no Atlântico Oeste

Tabela K1. Resumo das características ambientais e biológicas de pradarias de *H. wrightii* e *R. maritima* ao longo da costa oeste do Oceano Atlântico (BEG – Biomassa Epígea, BHG – Biomassa Hipógea, BT – Biomassa Total).

Localização	Lat.	Temp. (°C)	Sal. (‰)	Densidade (m ⁻²)	BEG	BHG	BT	Referência
					(g PS m ⁻²)			
<i>Halodule wrightii</i>								
Mississippi, USA	30°N		20-35	300-3200			30-879	Eleuterius 1987
Texas estuaries, USA	28°N	10-33	17-38	3201-6351	27-88	33-185	59-273	Dunton 1996
Nueces Estuary, USA	27°N	10-33	32-38	3500-10000	70	200	270	Dunton 1990
Yucantan, Mexico	21°N	26-30	35	14872±2444	519±86	97		Gallegos et al. 1994
Veracruz, Mexico	20°N		18-33	247-1487			21-60	Rivera-Guzmán et al. 2014
Piauí, Brasil	2°S		Marinho	5749-6193	56-69	229-308	298-371	Lorraine 2015
Ceará, Brasil	3°S		25-40	314-3580	49-69	449-587	498-656	Barros et al. 2013; Barros and Rocha-Barreira 2014
Pernambuco, Brasil	7°S	26	33-36		21	97	20-116	Magalhães 1997
Alagoas, Brasil	9°S		Marinho	9904-12667	12-95	149-318	200-380	França et al. 2014
			Estuarino	9992	12	144	140	
Abrolhos, Brasil	17°S		36-37	6280±749	15.9±3.5	89.2±1 3.5	105.1±16.9	Creed and Amado Filho 1999
Rio de Janeiro, Brasil	22°S	25	35-38	1630-11790	2-68	4.4-68	11.5-112.6	Creed 1999
São Paulo, Brasil	23°S	21-28	33-35		4-33	16-55	20-88	Oliveira et al. 1997
Paraná, Brasil	25°S	17	12-34	500-5000	0.5-5.8	4-30	5.5-35.6	Sordo et al. 2011
Lagoa da Conceição, Brasil	27°S		14-28	5061-13369	9-53	80-315	37-348	Este estudo
<i>Ruppia maritima</i>								
Maine, USA	44°N		9-31				0-33	Kinney and Roman 1998
Rhode Island, USA	41°N		4-31				13	Thorne-Miller et al. 1983
Chesapeake Bay, USA	37°N		17-25				20-87	Murray and Wetzel 1987
					80-150			Wetzel and Penhale, 1983
							0.9-40	Orth and Moore 1988

Texas estuaries, USA	28°N	25-32		~30-50		~60-160	Pulich 1985
		10-33	0-38	0-40000	0-200	0-100	Dunton 1990
Tampa Bay, USA	27°N	22-34		11.4-15.7	33-77		Lazar and Dawes 1991
Veracruz, Mexico	20°N	0-24	123-579			16-358	Rivera-Guzmán et al. 2014
Chetumal, Mexico	18°N	7-9				2.5-32.4	Olivera-Gómez and Mellink 2013
Lagoa da Conceição, Brasil	27°S	15-28	2769-28361	9.3- 52.2	16.4-84.9	27.1-137.2	Este estudo
Patos Lagoon, Brasil	32°S	0 - 26	443-2101			~1-110	Costa and Seeliger 1989
Mar Chiquita, Argentina	37°S			304	519	823	Bortolus et al. 1998

Fonte: Elaborado pelo próprio autor. As referências estão indicadas.

Referências da tabela K1

BARROS, K.; ROCHA-BARREIRA, C.; MAGALHÃES, K. M. Ecology of Brazilian seagrasses: Is our current knowledge sufficient to make sound decisions about mitigating the effects of climate change? **Iheringia - Serie Botanica**, v. 68, n. 1, p. 163–178, 2013.

BARROS, K. V. S.; ROCHA-BARREIRA, C. A. Influence of environmental factors on a *Halodule wrightii* Ascherson meadow in northeastern Brasil. **Brasilian Journal Aquatic Science Technological**, v. 18, n. 2, p. 31–41, 2014.

BORTOLUS, A.; IRIBARNE, O. O.; MARTÍNEZ, M. M. Relationship Between Waterfowl and the Seagrass *Ruppia maritima* in a Southwestern Atlantic Coastal Lagoon. **Estuaries**, v. 21, n. 4, p. 710–717, 1998.

COSTA, C. S. B.; SEELIGER, U. Vertical distribution and resource allocation of *Ruppia maritima* L. in a southern Brazilian estuary. **Aquatic Botany**, v. 33, p. 123–129, 1989.

CREED, J. C. Distribution, seasonal abundance and shoot size of the seagrass *Halodule wrightii* near its southern limit at Rio de Janeiro state, Brasil. **Aquatic Botany**, v. 65, n. 1–4, p. 47–58, 1999.

CREED, J. C.; AMADO FILHO, G. M. Disturbance and recovery of the macroflora of a seagrass (*Halodule wrightii* Ascherson) meadow in the Abrolhos Marine National Park, Brasil: An experimental evaluation of anchor damage. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 235, n. 2, p. 285–306, 1999.

DUNTON, K. H. Production ecology of *Ruppia maritima* L. s.l. and *Halodule wrightii* Aschers. in two subtropical estuaries. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 143, p. 147–164, 1990.

DUNTON, K. H. Photosynthetic Production and Biomass of the Subtropical Seagrass *Halodule wrightii* along an Estuarine Gradient. **Estuaries**, v. 19, n. 2, p. 436, 1996.

ELEUTERIUS, L. N. Seagrass ecology along the coast of Alabama, Louisiana, and Mississippi. **Florida Marine Research Publications**, p. 11–24, 1987.

FRANÇA, C. R. C. DE et al. Morfologia foliar e densidade de hastes de *Halodule wrightii* (Cymodoceaceae), no litoral de Alagoas, Brasil. **Tropical Oceanography (Revista Online)**, v. 42, n. May 2017, p. 58–67, 2014.

GALLEGOS, M. E. et al. Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 109, n. August 1991, p. 99–104, 1994.

KINNEY, E. H.; ROMAN, C. T. Response of primary producers to nutrient enrichment in a shallow estuary. **Marine Ecology Progress Series**, v. 163, p. 89–98, 1998.

LAZAR, A. C.; DAWES, C. J. A Seasonal Study of the Seagrass *Ruppia maritima* L. in Tampa Bay, Florida - Organic Constituents and Tolerances To Salinity and Temperature. **Botanica Marina**, v. 34, n. 3, p. 265–269, 1991.

LORRAINE, L. C. **Malacofauna associada ao prado de *Halodule wrightii* Ascherson em Barra Grande, Piauí.** [s.l: s.n.].

MAGALHÃES, K. M. Morfometria e biomassa da fanerógama marinha *Halodule wrightii* Ascherson no litoral norte de Pernambuco. **Trabalhos Oceanográficos**, n. 25, p. 83–92, 1997.

MURRAY, L.; WETZEL, R. Oxygen production and consumption associated with the major autotrophic components in two temperate seagrass communities . **Marine Ecology Progress Series**, v. 38, p. 231–239, 1987.

OLIVEIRA, E. C. et al. Phenology of a seagrass (*Halodule wrightii*) bed on the southeast coast of Brasil. **Aquatic Botany**, v. 56, n. 1, p. 25–33, 1997.

OLIVERA-GÓMEZ, L. D.; MELLINK, E. Aquatic macrophytes within a mesohaline bay, sanctuary for manatees (*Trichechus manatus*), on the caribbean coast of Mexico. **The Southwestern Naturalist**, v. 58, n. 2, p. 216–222, 2013.

ORTH, R. J.; MOORE, K. A. Distribution of *Zostera marina* L. and *Ruppia maritima* L. *sensu lato* along depth gradients in the lower Chesapeake Bay, U.S.A. **Aquatic Botany**, v. 32, p. 291–305, 1988.

PULICH, W. M. Seasonal growth dynamics of *Ruppia maritima* L. s.l. and *Halodule wrightii* Aschers. in southern Texas and evaluation of sediment fertility status. **Aquatic Botany**, v. 23, p. 53–66, 1985.

RIVERA-GUZMÁN, N. E. et al. Ocean & Coastal Management Long term state of coastal lagoons in Veracruz , Mexico : Effects of land use changes in watersheds on seagrasses habitats. **Ocean and Coastal Management**, v. 87, p. 30–39, 2014.

SORDO, L. et al. Temporal variations in morphology and biomass of vulnerable *Halodule wrightii* meadows at their southernmost distribution limit in the southwestern Atlantic. **Botanica Marina**, v. 54, n. 1, p. 13–21, 2011.

THORNE-MILLER, B. et al. Variations in the Distribution and Biomass of Submerged Macrophytes in Five Coastal Lagoons in Rhode Island , U.S.A. **Botanica Marina**, v. XXVI, p. 231–242, 1983.

WETZEL, R. L.; PENHALE, P. A. Production ecology of seagrass communities in the lower Chesapeake Bay [*Ruppia maritima*, *Zostera marina*, Virginia]. **Marine Technology Society**, 1983.