



UFC

UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ

CENTRO DE CIÊNCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

LUCAS HERBERT CARLOS RODRIGUES

DISPERSÃO DE PROPÁGULOS DE ÁRVORES DE MANGUEZAL

FORTALEZA

2025

LUCAS HERBERT CARLOS RODRIGUES

DISPERSÃO DE PROPÁGULOS DE ÁRVORES DE MANGUEZAL

Trabalho de Conclusão de Curso da
Universidade Federal do Ceará, como requisito
parcial à obtenção do título de Bacharelado em
Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa

FORTALEZA

2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

R614d Rodrigues, Lucas Herbert Carlos.

Dispersão de propágulos de árvores de manguezal / Lucas Herbert Carlos Rodrigues. – 2025.
34 f. : il.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências,
Curso de Ciências Biológicas, Fortaleza, 2025.

Orientação: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa.

1. Manguezais. 2. Dispersão de propágulos. 3. Restauração e conservação. 4. Estrutura de populações. I.
Título.

CDD 570

LUCAS HERBERT CARLOS RODRIGUES

DISPERSÃO DE PROPÁGULOS DE ÁRVORES DE MANGUEZAL

Trabalho de Conclusão de Curso da
Universidade Federal do Ceará, como requisito
parcial à obtenção do título de Bacharelado em
Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa

Aprovada em: 27/02/2025.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa(Orientador)
Departamento de Biologia
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dra. Natália Beloto
LABOMAR
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dr. Alexander Cesar Ferreira Roman
LABOMAR
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Gostaria de dedicar esse trabalho aos meus pais, Senhor Antônio e Senhora Cristina, que sob muito sol, fizeram-me chegar até aqui, na sombra.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa, pela excelente orientação, pelos momentos que sanou minhas dúvidas de maneira magistral, por este trabalho, pela oportunidade de trabalhar contigo, pelos campos incríveis, pelas conversas na mesa em serra das almas, pelos sucos que matamos, pelas sombras da lona que montamos, por cada prego que preguei em cada mororó, pela pessoa maravilhosa que você é, por ter me tirado do vazio e me guiado para a luz em um momento difícil de minha vida. Obrigado por me dar esperança.

Aos grandiosos cientistas participantes da banca examinadora Dra. Natalia Beloto e Dr. Alexander Cesar Ferreira Roman pelo tempo, pelas valiosas colaborações e sugestões, pelas experiências incríveis que tivemos, pela simpatia e pela amizade.

Ao Laboratório de Fitogeografia, pelo acolhimento que me deram, em especial à Ana Vitória, pela mais do que especial amizade e companheirismo que me ofereceu durante a graduação e durante a vida, à Isabel Cristina, pelos campos, pelas conversas que tivemos e pela amizade, e ao Sandro Ferreira, pelas conversas, que se mostrou amigo, que se mostrou um ótimo parceiro de campo, que compartilhou sua experiência, e que mesmo na própria luta, demonstrou disponibilidade em me ajudar na minha.

Ao Laboratório de Morfoanatomia Funcional de Plantas, pelo caloroso acolhimento e pela incrível experiência de trabalhar convosco. em especial: Jonas, Letícia e Marcus, e as tiazinhas Mirelle e Isa, pela amizade, pelas brincadeiras, pela ótima experiência de trabalhar com vocês diariamente no laboratório e pelo incrível campo que tivemos, mas principalmente ao Prof. Dr. Italo Coutinho, pela oportunidade de trabalhar contigo, tanto em campo, quanto em laboratório e sala de aula, e pela oportunidade de ter te conhecido como pessoa, e sobre como isso contribuiu para quem sou hoje. Á vocês serei eternamente grato.

As grandes amizades que fiz durante minha graduação, as diversas amizades que passaram e se foram, brevemente ou não, e as diversas que ainda estão aqui. Cada uma delas foram extremamente cruciais para a minha construção como cientista, biólogo e principalmente como ser humano. Tenham elas terminado de maneira não satisfatória, de comum acordo, simplesmente por afastamento, acaso ou que não tenham terminado (esperançosamente espero que durem muito), ainda assim, sou eternamente grato, jamais as esquecerei, e levarei comigo cada risada, cada piada, cada abraço, cada “eu te amo” e cada momento que vivemos eternamente na memória.

Aos meus ilustres amigos: Rhanía Maria, que recentemente tornou-se uma amizade muito especial em minha vida, obrigado pelos momentos incríveis nos campos, nos ônibus, nas mesas, nas quadras de areia e na vida. Lorena e Vilton, por terem sido as primeiras amizades que tive na UFC, das quais jamais esquecerei e serei eternamente grato. Samuel Carvalho, por ter sido minha primeira grande amizade na graduação, por servir de exemplo para mim sobre o que é ser um amigo e pessoa amável, pelas risadas e momentos que vivemos. Giovanni, por ser a pessoa que mais me fez rir em minha graduação, por me fazer me apaixonar por evolução, sem você eu não estaria aqui. E por último, Natan Freitas, que mesmo sendo russo, é uma das amizades mais incríveis que tenho, é a pessoa responsável por muito do que sou hoje e da qual eu espero jamais decepcionar, me afastar ou magoar, pois amo muito.

As amizades responsáveis por esse dia acontecer: Lucas Abelardo, por entrar nessa comigo, pelas conversas, caminhadas e reflexões, pelas caronas e pela grande ajuda na realização deste trabalho. Jeanderson Rocha, por ser a peça fundamental e me formar e capacitar como um biólogo, por me dar várias oportunidades de crescer tanto na profissão quanto como pessoa, e pelos momentos em que trabalhei contigo. E ao Mateus de Oliveira, pela incrível amizade, pela grande ajuda em todos os momentos de minha graduação, pela jornada que vencemos juntos, pelos campos (sejam eles em dunas, mangues ou caatingas arbóreas) e pelos momentos que vivemos, tanto nos corredores do campus quanto naquelas clássicas cadeiras laranjas.

Ao meu irmão, que mesmo com as brigas que sempre tivemos, agradeço a oportunidade de ter visto de perto você crescer, em cada fase da sua vida você viver intensamente, e hoje adulto, sinto que você é um grande ser humano, e que a amizade que temos hoje apenas cresce, e que dure para sempre, eu amo você.

Ao Tacídio, que aonde quer que você esteja, saiba que eu o amarei para todo sempre, e que nunca te esquecerei.

Aos meus pais, por todo o sacrifício, pela minha vida, pela oportunidade de viver tudo isso, pela oportunidade de viver meu sonho, e viver o sonho de vocês. Obrigado por me ensinarem a contar, pois hoje, é com vocês que eu conto. Obrigado por tudo.

Eu chorei, sofri, pelejei, lutei, apanhei, sorri, gargalhei, conversei, discursi, dormi, não dormi, caminhei, corri, caí, me arrastei, esperei, andei, andei, andei muito, e no fim venci. Eu amei, amei demais, amei viver tudo isso, pois amo muito.

A todos, meus mais sinceros agradecimentos.

RESUMO

Os manguezais são ecossistemas importantíssimos para a biodiversidade costeira e serviços ecossistêmicos, como sequestro de carbono e proteção contra desastres naturais. A regeneração natural depende significativamente da dispersão de propágulos, processo que conecta populações e permite respostas adaptativas a mudanças ambientais. Este estudo revisa os mecanismos de dispersão, variações interespecíficas e implicações para a estrutura dos manguezais, visando orientar estratégias de restauração. A revisão bibliográfica narrativa (utilizando a Web of Science, 63 publicações) analisou os mecanismos de dispersão de propágulos, suas implicações adaptativas e variações interespecíficas na estruturação desses ecossistemas. Os resultados destacam que a dispersão ocorre em três estágios interdependentes (emigração, transferência e imigração), modulados por fatores físicos (correntes, marés) e biológicos (morfologia dos propágulos, predação). Variações interespecíficas, como viviparidade, alta fecundidade e densidade dos propágulos, podem explicar alguns padrões de zonação e resiliência. A Hipótese de Seleção das Marés (TSH) foi revisada, com evidências de que a gravidade específica dos propágulos, não apenas o tamanho, determina sua distribuição. Conclui-se que a dispersão é vital para a adaptação às mudanças climáticas, exigindo políticas de conservação que integrem dados hidrodinâmicos e traços funcionais das espécies.

Palavras-chave: Manguezais; dispersão de propágulos; regeneração; estrutura de populações; gravidade específica; dispersão de longa distância; resiliência ecológica.

ABSTRACT

Mangroves are critical ecosystems for coastal biodiversity and ecosystem services, such as carbon sequestration and protection against natural disasters. Natural regeneration critically depends on propagule dispersal, a process that connects populations and enables adaptive responses to environmental changes. This study reviews dispersal mechanisms, interspecific variations, and implications for mangrove structure, aiming to guide restoration strategies. The literature review (Web of Science, 63 publications) analyzed propagule dispersal mechanisms, their adaptive implications, and interspecific variations in the structuring of these ecosystems. The results highlight that dispersal occurs in three interdependent stages (emigration, transfer, and immigration), modulated by physical factors (currents, tides) and biological factors (propagule morphology, predation). Interspecific variations, such as viviparity, high fecundity, and propagule density, can explain some zonation patterns and resilience. The Tidal Sorting Hypothesis (TSH) was revised, with evidence that the specific gravity of propagules, not just size, determines their distribution. It is concluded that dispersal is vital for adaptation to climate change, requiring conservation policies that integrate hydrodynamic data and species functional traits.

Keywords: Mangroves; Propagule dispersal; Regeneration; Population Structure; Specific gravity; Long-distance dispersal (LDD); Ecological resilience.

LISTA DE GRÁFICOS

Gráfico 1 - Número total de resultados obtidos durante a pesquisa	16
Gráfico 2 - Número total de resultados após o recorte de relevância	16
Gráfico 3 - Número total de artigos selecionados	17

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

LDD	Dispersão de Longa Distância
TCH	Hipótese de Seleção das Marés

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	METODOLOGIA	15
3	RESULTADOS	16
4	DISCUSSÃO	17
4.1	Mecanismos de dispersão	17
4.2	Importância adaptativa	18
4.3	Significado das variações interespecíficas	20
4.4	Consequencia das variações interespecíficas para a estrutura dos manguezais	22
5	CONCLUSÃO	27
	REFERÊNCIAS	28

1 INTRODUÇÃO

Os ecossistemas de manguezal estão entre os mais produtivos do mundo, com importância biológica e ecológica crucial. São ecossistemas complexos e estruturalmente ricos, caracterizados por árvores de idades variadas e estratificação vertical, moldados por processos demográficos e forças físicas como marés e tempestades (GRUETERS et al., 2019; BERGER et al., 2008). Eles sustentam espécies terrestres, estuarinas e marinhas provendo habitat e alimento, além de fornecer nutrientes a outros ambientes costeiros, como recifes de coral e bancos de capim marinho (POLIDORO et al. 2010; AGARDY et al. 2017).

Os manguezais contribuem significativamente para serviços ecossistêmicos, serviços esses avaliados em mais de US\$ 1,6 bilhão anualmente (ZHANG et al. 2018). Esses serviços incluem estabilização de costas, prevenção de erosão, redução de impactos de desastres (como tsunamis), sequestro de carbono (25,5 milhões de toneladas/ano), neutralização de toxinas e recursos para alimentação, medicina, combustível e turismo (EONG, 1993; DAS; VINCENT 2009; SPALDING; PARRETT, 2019; DAHDOUH-GUEBAS et al. 2018; POLIDORO et al. 2010; AGARDY et al. 2017; CERRI et al. 2022). Pesquisas destacam o papel dos manguezais no sustento da pesca (80% das capturas globais dependem do mangue) e na regulação de ecossistemas costeiros (DUKE et al. 2014).

Em manguezais, ações de restauração se tornam necessárias diante de fatores como fenômenos naturais (furacões e incêndios), interferências antropogênicas e redução na densidade de propágulos de mangue (LIU et al., 2024; NGEVE; KOEDAM; TRIEST, 2021; ZHANG et al., 2021; BORJA; BONIFAZ, 2023). A perda de manguezais afeta serviços ecossistêmicos, como proteção contra erosão e habitat para espécies marinhas, destacando a urgência de estratégias de restauração (DUKE et al., 2007; DOUGHTY et al., 2017).

A regeneração de populações de plantas é uma base extremamente importante para a pesquisa ecológica, oferecendo frequentemente novas percepções sobre os processos que sustentam a biodiversidade e a funcionalidade do ecossistema (LAESTADIUS et al. 2011). Além, disso, entre 1990 e 2010 mais de 2 bilhões de hectares de terras foram desmatadas e degradadas globalmente (1 bilhão dos quais estão em regiões tropicais) (CHAZDON; URIARTE, 2016), o que indica a importância de se conhecer os mecanismos de regeneração das populações para utilizar esse conhecimento para ações de restauração de áreas degradadas. A regeneração de uma população compreende todos os processos envolvidos na produção de sementes, dispersão, germinação, estabelecimento e sobrevivência

de plântulas e desempenha um papel fundamental na formação da dinâmica populacional de plantas e da estrutura da comunidade (GRUBB, 1977).

A regeneração natural é essencial para a estabilidade dos manguezais, pois mantém a biodiversidade e reduz a necessidade de intervenção humana (FERREIRA et al., 2015; KAIRO et al., 2008). A recuperação pós-distúrbio em manguezais depende de dispersão de propágulos, estabelecimento e sobrevivência de plântulas, influenciados por fatores como marés, morfologia do terreno e proximidade de fontes de propágulos (DI NITTO et al., 2013; SOUSA et al., 2007).

A fase de dispersão é um importante processo que determina o potencial para colonizar novos habitats e nichos desocupados elegíveis para o estabelecimento de uma espécie, e para rastrear condições ambientais favoráveis sob mudanças climáticas (VAN DER STOCKEN et al., 2019). É um mecanismo essencial para a regeneração dos manguezais, pois garante reposição de plântulas em áreas degradadas, mantém a conectividade entre populações e permite respostas a mudanças ambientais e preserva a diversidade genética necessária para adaptação a longo prazo (WARD et al. 2016; VAN DER STOCKEN et al. 2019; SOUSA et al. 2007). Em alguns contextos de fragmentação, a dispersão pode compensar a perda de habitat auxiliando a manutenção de populações (HERMANSEN et al., 2017; BINKS et al., 2018), porém quando a fragmentação de habitats e pressões antropogênicas reduzem a produção de propágulos e a conectividade, há um importante comprometimento da resiliência dos manguezais (HAMILTON; CASEY, 2016; RICHARDS; FRIESS, 2016).

Nesse contexto, com a mudança climática e aumento do nível do mar, a capacidade de dispersão é fundamental para que os manguezais consigam migrar para terras mais altas, substituindo ecossistemas como pântanos salgados (SAINTILAN et al., 2014; OSLAND et al., 2017). Sem dispersão eficiente, os manguezais perderiam capacidade de se regenerar após perturbações e de acompanhar mudanças como a elevação do nível do mar, comprometendo sua sobrevivência futura (LOVELOCK et al., 2015; WARD et al., 2016).

Apesar da relevância ecológica, os estudos sobre dispersão em manguezais são fragmentados, com lacunas na compreensão dos fatores físicos e biológicos que modulam o processo em diferentes escalas espaciais (BULLOCK; NATHAN, 2008; NATHAN et al., 2008). Assim, o objetivo deste trabalho foi realizar um levantamento do conhecimento sobre dispersão de espécies arbóreas de manguezal, a partir de uma revisão bibliográfica narrativa,

buscando identificar perspectivas para futuras pesquisas sobre o assunto e apontar lacunas de conhecimento que devem ser preenchidas. O trabalho buscou responder quatro perguntas centrais: quais são os mecanismos de dispersão de espécies arbóreas dos manguezais? Qual é a importância adaptativa desses mecanismos? Quais são as variações interespecíficas e seu significado para a estrutura dos manguezais?

2 METODOLOGIA

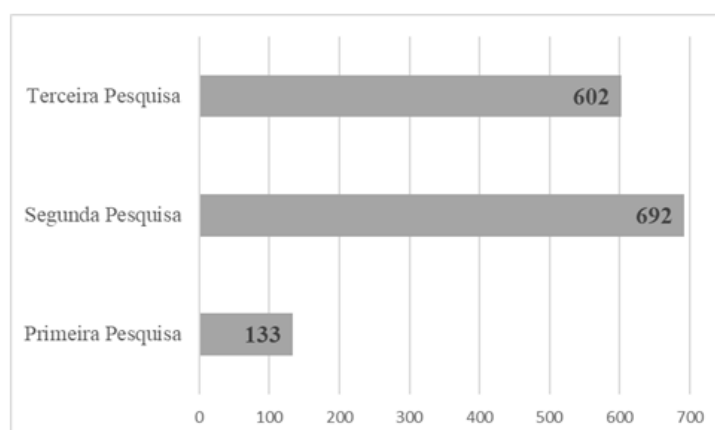
Revisão bibliográfica é uma pesquisa científica que visa a identificar, avaliar e sintetizar as evidências já existentes sobre um tema a partir de um processo de análise e síntese de publicações (HOLLIER, [s.d.]). Neste trabalho, estabelecemos primeiramente as bases de pesquisa que seriam usadas para leitura e utilização de publicações acadêmicas sobre o tema. A base de dados e pesquisa utilizada foi a plataforma “Web of Science”, cujo acesso foi possível pelo sistema da Comunidade Acadêmica Federada (CAFe) que se localiza no Portal de periódicos da Capes. Para realizar a pesquisa, selecionamos palavras-chave que permitissem recuperar um conjunto de trabalhos que fosse representativo do assunto, tanto do ponto de vista quantitativo quanto qualitativo. As palavras-chave utilizadas em uma primeira pesquisa foram: “mangrove” e “propagule dispersal”. Na segunda pesquisa as palavras-chave utilizadas foram: “mangrove” e “dispersal”. Após isso, na terceira pesquisa, foram utilizadas as seguintes palavras-chave: “mangrove ecological importance”.

A partir das buscas de referências por palavras-chave, foi feita uma seleção de referências a partir da análise do título dos trabalhos. Foram selecionadas as publicações com o título mais condizente com o propósito do trabalho, como as pesquisas poderiam apresentar uma quantidade grande de resultados, foi estabelecido um recorte por relevância dos artigos (determinado pelo algoritmo próprio da base de dados Web of Science), sendo 200 para a segunda pesquisa e 50 para a terceira pesquisa. Em seguida, foi feita uma segunda seleção a partir da leitura e seleção por resumos, onde as publicações com resumos menos relacionados com o objetivo do trabalho foram descartadas. Com o montante de publicações resultantes, foi realizada leitura e análise de cada referência selecionada, com elaboração de apontamentos para a elaboração de uma síntese de revisão bibliográfica.

3 RESULTADOS

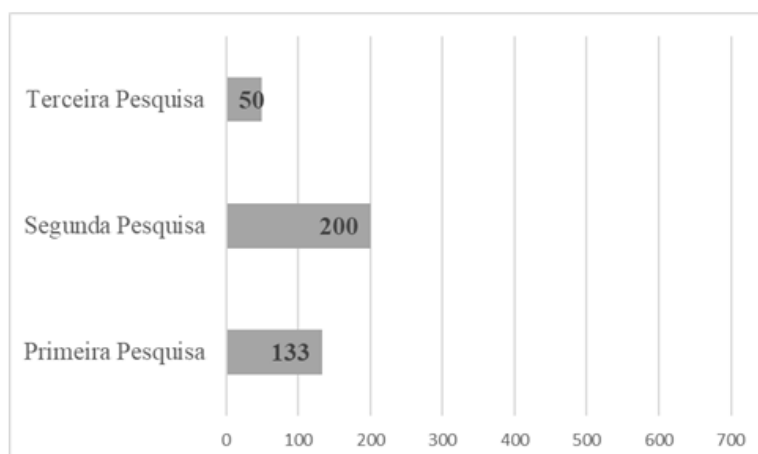
O número de resultados obtidos com a primeira pesquisa na base de dados (Web of Science) foi de 133 resultados. Em seguida, na segunda pesquisa, foram obtidos 692 resultados, dentre os quais apenas os 200 resultados mais relevantes foram considerados para seleção por título a posteriori. Por último, na terceira pesquisa, foram obtidos 602 resultados, dentre os quais apenas os 50 resultados mais relevantes foram considerados no momento da seleção por título.

Gráfico 1 - Número total de Resultados obtidos durante a pesquisa.



Fonte: elaborado pelo autor.

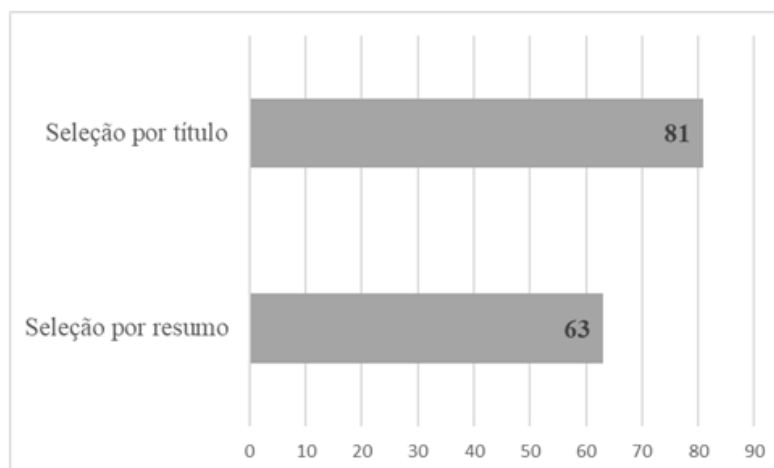
Gráfico 2 – Número total de resultados após o recorte de relevância.



Fonte: elaborado pelo autor.

Ao fim das pesquisas, um total de 81 artigos foram selecionados durante o processo de seleção por título. Posteriormente, ao passarem pela seleção por resumos, um total de 63 publicações foram selecionadas.

Gráfico 3 – Número total de artigos selecionados



Fonte: elaborado pelo autor.

4 DISCUSSÃO

4.1 Mecanismos de dispersão

O estudo de Van der Stocken et al. (2019), propõe uma estrutura para entender a dispersão de propágulos em manguezais, dividindo o processo em três estágios interligados: emigração, transferência e imigração. Cada estágio é modulado por fatores físicos, biológicos e ecológicos específicos, que determinam a eficiência da dispersão e a conectividade entre populações. A emigração é um estágio que depende de fatores específicos como a fase liberação de propágulos e a fecundidade das árvores produtoras de sementes. A liberação de propágulos é determinada pela fenologia da espécie ou árvore-mãe e define a distância a se percorrer pelo propágulo em função da sincronização entre o *timing* reprodutivo e os fluxos de marés e do rio (BOWLER; BENTON, 2005; VAN DER STOCKEN et al., 2015a). Já a fecundidade, quantidade de propágulos liberados pela árvore-mãe, podendo ter um *trade-off* entre tamanho-quantidade, determinando diferenças entre espécies na capacidade de atingir diferentes distâncias (BOWLER; BENTON, 2005; VAN DER STOCKEN et al., 2015a).

A transferência é a fase intermediária em que os propágulos se movem pelo ambiente aquático ou são transportados por correntes, ventos e marés. A trajetória é determinada pela interação entre características dos propágulos (tamanho, densidade) e fatores hidrodinâmicos (correntes costeiras, ventos) (RABINOWITZ, 1978; VAN DER STOCKEN et al., 2015b).

A imigração é o estágio final em que os propágulos encalham em um novo local e tentam se estabelecer. Esse estágio é influenciado por fatores locais como predação de propágulos por insetos, crustáceos e mamíferos; e retenção de propágulos na vegetação por raízes aéreas ou detritos, especialmente em florestas densas (SOUSA et al., 2007; VAN DER STOCKEN et al., 2015a). Depende de condições ambientais no local de encalhe, como salinidade, competição e estabilidade sedimentar, que filtram o sucesso do estabelecimento (KRAUSS et al., 2008; FRIESS et al., 2012).

4.2 Importância adaptativa

A dispersão é um processo crítico para a persistência de espécies, permitindo que populações rastreiem condições ambientais favoráveis em cenários de mudanças climáticas, como elevação do nível do mar e alterações de temperatura (TRAVIS et al., 2013; VAN DER STOCKEN et al., 2019). Manguezais possuem espécies com propágulos hidrocóricos com alto potencial de dispersão, o que facilita a colonização de novas áreas e a manutenção de amplas distribuições costeiras (ELLISON et al., 1999; VAN DER STOCKEN et al., 2019). A viviparidade, germinação de propágulos ainda na árvore-mãe, é uma adaptação chave para sobrevivência em ambientes intertidais, facilitando a dispersão e estabelecimento (TOMLINSON; COX, 2000; VALIELA et al., 2001). Adaptações como flutuabilidade prolongada (*Rhizophora*) ou produção massiva de sementes (*Sonneratia*) maximizam a colonização de novos habitats, promovendo uma dispersão eficiente diante das características peculiares dos manguezais (VAN DER STOCKEN et al. 2019). Mecanismos de tolerância ao sal (como o de *Avicennia sp.*) e de dormência (como o de *Bruguiera sp.*) permitem sobrevivência em condições extremas (CLARKE et al., 2001).

A capacidade de flutuação e a densidade específica dos propágulos variam entre espécies e locais, o que afeta diretamente seu padrão de dispersão ao longo de gradientes estuarinos e intertidais (VAN DER STOCKEN et al., 2015; DUKE, 1998). A salinidade da

água afeta a flutuabilidade dos propágulos, influenciando sua dispersão e estabelecimento, com variações interspecíficas na resposta à densidade da água (CLARKE, 1995; ROBERT et al., 2015). A dispersão por correntes marinhas é limitada por fatores como densidade e salinidade, exigindo seleção estratégica de espécies para zonas específicas (VAN DER STOCKEN et al., 2015; WANG et al., 2019). Por outro lado, a viabilidade diminui com o tempo de flutuação; por exemplo, propágulos de *Avicennia germinans* têm taxa de estabelecimento reduzida após 45 dias no mar (ALLEMAN; HESTER, 2011; SIMPSON et al., 2017), indicando que mesmo com alta flutuabilidade, os propágulos podem não ser capazes de se estabelecer à longas distâncias caso demore muito tempo para chegarem a fase de imigração.

A dispersão permite que propágulos alcancem áreas desocupadas ou degradadas, como bancos de lama ou zonas costeiras em mudança, facilitando a regeneração natural (BALKE et al., 2013; VAN DER STOCKEN et al., 2019). É importante salientar que as correntes de maré atuam em escalas locais, auxiliando na dispersão em regiões estuarinas, enquanto correntes oceânicas (como a Corrente do Golfo) podem permitir dispersão transcontinental (RABINOWITZ, 1978; VAN DER STOCKEN et al., 2019). A dispersão de longa distância (LDD), é muito importante para espécies de manguezal manterem fluxo gênico entre populações isoladas, evitando endocruzamento e aumentando a resiliência genética (GENG et al., 2008; CERÓN-SOUZA et al., 2015), tendo em vista que a variabilidade genética introduzida por propágulos dispersos permite que populações se adaptem a condições locais, como salinidade e inundação (DANGREMOND & FELLER, 2016; KENNEDY et al., 2017). Há evidência de que as espécies de manguezal variam em sua capacidade para LDD. Por exemplo, enquanto espécies como *Heritiera littoralis* focam em dispersão de longa distância (LDD), outras como *Aegiceras corniculatum* priorizam recrutamento local, mantendo a diversidade funcional dos ecossistemas (VAN DER STOCKEN et al., 2019). Tem sido reconhecido que espécies com propágulos pequenos priorizam dispersão ampla, colonizando áreas expostas rapidamente (SOUSA et al., 2007). Já espécies com propágulos grandes investem em estabelecimento local e desenvolvimento inicial mais eficiente, garantindo sucesso em ambientes estáveis (CLARKE et al., 2001). Algumas espécies apresentam propágulos com longo período de dormência, retardando o enraizamento até encontrar condições adequadas, aumentando as chances de regeneração (CLARKE et al., 2001; STEELE, 2006).

Estudos têm mostrado como as características de dispersão de espécies de manguezal proporcionam a regeneração de populações diante de distúrbios naturais e antropogênicos. Em manguezais sujeitos a tempestades e furacões que danificam as florestas, algumas espécies com propágulos especializados em dispersão por ventos, são beneficiadas por estes eventos, podendo se dispersar para áreas interiores, regenerando áreas afetadas (PROFFITT et al., 2006; JIANG et al., 2014). Em manguezais fragmentados, a dispersão pode conseguir compensar a perda de habitat ao conectar remanescentes florestais, apesar das pressões antropogênicas causadoras da fragmentação (HERMANSEN et al., 2017; BINKS et al., 2018). Eventos estocásticos de LDD podem facilitar a expansão de manguezais para novas áreas sob mudanças climáticas (KENNEDY et al., 2020; SAINTILAN et al., 2014).

Por fim, as adaptações específicas de dispersão de espécies de manguezal permitem definir sugestões para a restauração de áreas degradadas. Em muitos casos, a regeneração natural deve ser priorizada, sendo suficiente para ocorrer regeneração das populações, mas em áreas muito degradadas em que haja deficiência na imigração, o plantio direto de propágulos é necessário para acelerar a recuperação (KAMALI; HASHIM, 2011; SCHMITT; DUKE, 2015). Por outro lado, alguma espécie podem ser priorizada dado sua alta capacidade regenerativa, como *Aegiceras corniculatum*, sendo ideais como pioneiras em projetos de reflorestamento, reduzindo a necessidade de intervenção (LEWIS, 2005; RAGANAS et al., 2020).

4.3 Significado das variações interespecíficas

Dadas a exposição aos fluxos hidrológicos fluviais e marinhos, o conjunto de adaptações dispersivas de espécies arbóreas de manguezais estão relacionadas, de diferentes formas, ao uso da água como agente de dispersão. Mesmo havendo um número reduzido de espécies arbóreas adaptadas à viver nos manguezais, há uma diversidade de adaptações compondo diferentes estratégias para alcançar a maior probabilidade das sementes alcançarem sítios seguros para a germinação. Elaboramos abaixo um panorama das diferentes adaptações encontradas na revisão de literatura, incluindo espécies de nove gêneros, que demonstram a diversidade de estratégias dispersivas de espécies arbóreas de manguezal.

Uma das adaptações dos propágulos do gênero *Rhizophora* para facilitar sua dispersão é sua viviparidade, que consiste no desenvolvimento do embrião ainda preso à árvore parental, formando propágulos grandes (até 70 cm) com tecido aerênquima (encharcado de ar)

para facilitar e prolongar sua flutuação. Além disso, os propágulos flutuam horizontalmente inicialmente, depois verticalmente, reduzindo o arrasto e aumentando a estabilidade. Ademais, a flutuabilidade prolongada (até 300 dias) facilita dispersão transoceânica (ALLEN; KRAUSS; HAUFF, 2006; CLARKE et al., 2001; DAVIS, 1940; CORNEJO, 2014).

Já no caso do gênero *Avicennia*, as adaptações dos propágulos tomam um caminho diferente. Em comparação com o gênero *Rhizophora*, os propágulos são menores, e por consequência, são menos retidos pela vegetação, facilitando a dispersão a curta e longa distância. Também possuem uma testa corticosa (casca porosa) que retém ar, permitindo flutuação. (SOUSA et al., 2007; ALLEMAN; HESTER, 2011).

A espécie *Sonneratia alba*, adota uma estratégia alternativa, produz frutos com múltiplas sementes minúsculas que são liberadas após decomposição do fruto em água salgada. Também adotam a alta fecundidade, produzindo mais de 100 sementes por fruto. Tais estratégias compensam altas taxas de predação e perda, garantindo recrutamento em áreas perturbadas (BALL & PIDSLEY, 1995; FRIESS et al., 2012).

Os propágulos de *Heritiera littoralis* por sua vez, são densos, lenhosos e flutuam por meses devido à baixa densidade e epicarpo duro. Também possuem quilotropismo, ou seja, as raízes se desenvolvem apenas após encalhe. A flutuabilidade extrema (até 150 dias) permite colonização de ilhas remotas (STEELE, 2006; VAN DER STOCKEN et al., 2019).

Bruguiera gymnorrhiza, por outro lado, possui propágulos que flutuam verticalmente, reduzindo a exposição ao vento. Possuem ademais dormência radicular, isto é, o propágulo inicia o crescimento e estabelecimento de raízes apenas após 14 dias de encalhe. A dormência evita germinação precoce em condições inadequadas, como sedimentos instáveis (CLARKE et al., 2001).

Em contrapartida, os propágulos da espécie *Ceriops tagal* são cilíndricos, finos e flutuam horizontalmente, minimizando retenção por raízes. A forma alongada facilita a passagem por estruturas densas, aumentando a dispersão local. Além disso, os propágulos alteram gradualmente sua densidade, causando perda de flutuabilidade, favorecendo encalhe em zonas adequadas (VAN DER STOCKEN et al., 2015a; TONNÉ et al., 2017).

As adaptações da espécie *Laguncularia racemosa* por sua vez, são ter propágulos pequenos e sensíveis ao vento, para que consigam flutuar sobre a superfície da água com mais facilidade. A dispersão por vento é importante para essa espécie pois complementa a hidrocoria,

permitindo colonização de áreas acima do limite das marés. Os propágulos dessa espécie são bastante tolerantes à salinidade variável, pois conseguem sobreviver em ambientes que vão de águas doces a águas hipersalinas (RABINOWITZ, 1978; DANGREMOND et al., 2015).

Espécies do gênero *Xylocarpus*, *no entanto*, possuem como adaptações frutos esféricos e corticosos, que flutuam e liberam sementes após decomposição. Apresentam também sementes com reservas lipídicas que garantem energia para germinação. A estrutura do fruto é importante para proteger as sementes de predação durante a dispersão (TOMLINSON, 2016; STEELE, 2006).

A espécie *Aegiceras corniculatum* não obstante, possui adaptações bastante interessantes como propágulos de formato curvado, denominados de "sinkers", que afundam rapidamente após liberação. O afundamento rápido reduz a dispersão, favorecendo o estabelecimento próximo à árvore parental. Os propágulos também apresentam tolerância a ambientes hipóxicos, isto é, sobrevivem em sedimentos com baixo oxigênio (CLARKE et al., 2001).

Em síntese, as adaptações revisadas demonstram que o significado central das adaptações de espécies de manguezal consiste em ajustar traços como flutuabilidade e viabilidade das sementes em estratégias que modulam a adaptação à LDD ou dispersão de curta distância. Por outro lado, há adaptações que levam a uma alta probabilidade de retenção de sementes pela vegetação ou encalhe em substratos específicos, permitindo uma seleção de sítios seguros para a germinação. Em geral, essas estratégias envolvem alto investimento de biomassa em propágulos de maior tamanho. Por outro lado, há exemplos de espécies com produção de grandes quantidade de sementes com pouco investimento em cada uma delas, o que caracteriza uma estratégia "R" para aumentar a probabilidade de alcançar sítios seguros de germinação.

4.4 Consequências das variações interespecíficas para a estrutura dos manguezais

Uma das consequências das estratégias dispersivas sobre a estruturas dos manguezais mais discutidas é a zonação de ocorrência de espécies arbóreas. O trabalho de Rabinowitz (1978) aborda a Hipótese de Seleção das Marés (TSH), que propõe que propágulos mais pesados se estabelecem em áreas mais próximas do mar, enquanto os mais leves ocupam zonas terrestres. A TSH desafia explicações anteriores que atribuíam a zonificação a

adaptações fisiológicas específicas das espécies a condições edáficas, como salinidade e inundação (WATSON, 1928; MACNAE, 1968; CHAPMAN, 1976). Rabinowitz (1978) baseou a TSH em experimentos de transplante recíproco que mostraram que mudanças nas zonas de inundação não afetavam significativamente a sobrevivência ou crescimento das plântulas, sugerindo que fatores pré-estabelecimento eram determinantes. Durante a revisão bibliográfica encontramos vários estudos que levantam evidências que corroboram o papel das estratégias dispersivas na TSH.

A fluabilidade prolongada de propágulos menos densos permite dispersão para zonas terrestres, enquanto propágulos densos restringem-se a áreas mais baixas, influenciando a estrutura da comunidade (JOHANSSON et al., 1996; BALKE et al., 2013). Espécies como *Heritiera littoralis*, com propágulos muito flutuantes, colonizam áreas mais altas no intertidal, enquanto *Aegiceras corniculatum* (propágulos "sinkers") ocupa zonas baixas (CLARKE et al., 2001; VAN DER STOCKEN et al., 2015a). Propágulos grandes (por exemplo os de *Rhizophora sp.*) são mais retidos pelas raízes aéreas do manguezal, influenciando o local de estabelecimento, enquanto propágulos menores (como *Avicennia sp.*) escapam mais facilmente para águas abertas, possibilitando maiores deslocamentos (SOUSA et al., 2007; VAN DER STOCKEN et al., 2015a). *Rhizophora sp.* flutuam por meses devido a tecidos aerênquimáticos, enquanto *Aegiceras corniculatum* afunda rapidamente, diferenciando as estratégias de colonização das espécies (CLARKE et al., 2001; DREXLER, 2001). Propágulos de *Ceriops tagal* alternam entre flutuação horizontal e vertical, afetando a resistência ao vento e a retenção (VAN DER STOCKEN et al., 2015a; TONNÉ et al., 2017).

As diferentes estratégias de dispersão relacionadas à zonation tem influência nos padrões de sucessão ecológica nos ecossistemas de manguezal, determinando quais espécies atuam como pioneiras ou sucessionais tardias. Estratégias evolutivas, como trade-offs entre tamanho e número de propágulos, explicam diferenças entre os tipos de colonização de habitats de espécies pioneiras (*Avicennia sp.*) e tardias (*Rhizophora sp.*) (ALLEMAN; HESTER, 2011; TOMLINSON, 2016). *Sonneratia alba* (alta fecundidade) e *Laguncularia racemosa* (tolerância a salinidade) competem por recursos em áreas pioneiras, enquanto espécies tardias (e.g., *Xylocarpus granatum*) ocupam zonas estáveis (BALL; PIDSLEY, 1995; FRIESS et al., 2012). *Avicennia germinans* pode ser excluída de áreas com alta densidade de *Rhizophora mangle* devido à competição por luz e espaço (PROFFITT et al., 2006; DANGREMOND et al., 2015). Espécies pioneiras (como *Avicennia marina*) regeneram rapidamente após furacões devido à alta produção de propágulos, enquanto espécies tardias

(como *Bruguiera gymnorrhiza*) dependem de dispersão de longa distância (CLARKE, 1993; VAN DER STOCKEN et al., 2019). Foi revisado em Van der Stocken et al. (2019), que indivíduos da espécie *Rhizophora mangle*, possuem uma probabilidade maior de colonizar habitats mais distantes da árvore-mãe devido suas capacidades de flutuabilidade e viabilidade bastante duradouras em comparação com os indivíduos da espécie *Laguncularia racemosa*. O fator tamanho do propágulo também ajuda no rápido crescimento da plântula de *R. mangle*. Por fim a espécie geralmente coloniza bem locais de clareiras e dossel bastante aberto, em contrapartida com as adaptações de *Laguncularia racemosa*, que apresentam comportamento oposto na localidade de colonização.

Os padrões de zonação, relacionados à TSH, também têm importantes consequências sobre a estrutura das populações de árvores de manguezal. Espécies com alta dispersão (como *Rhizophora stylosa*) mantêm populações geneticamente homogêneas em grandes escalas, enquanto espécies com dispersão limitada (como *Ceriops tagal*) exibem maior estruturação (GENG et al., 2008; LO et al., 2014).

Por outro lado, uma série de fatores podem influenciar a dispersão, alterando os padrões de zonação. A salinidade da água modula a densidade dos propágulos, sugerindo que mudanças climáticas podem alterar padrões de zonação ao afetar a flutuabilidade (VAN DER STOCKEN et al., 2022; CINCO-CASTRO; HERRERA-SILVERIRA, 2020). Predação pré-dispersão por caranguejos e insetos pode remover até 90% dos propágulos em algumas áreas, especialmente em zonas de dossel fechado, influenciando negativamente na estrutura de populações de árvores do local (FARNSWORTH; ELLISON, 1997; DAHDOUH-GUEBAS et al. 1998; DE RYCK et al. 2012). Segundo Sousa et al. (2003), a predação de propágulos de *Rhizophora mangle* nos manguezais caribenhos por escaravelho causa uma taxa de mortalidade alta (72%) sob dossel fechado em comparação com uma baixa mortalidade (10%) sob clareiras. Os indivíduos de *Laguncularia racemosa* apresentaram melhor desempenho contra a predação e um bom crescimento sob dossel fechado, competindo com certa vantagem sobre indivíduos de *Rhizophora mangle* na região de porte mais florestal do manguezal. Interações bióticas (competição, predação) e heterogeneidade do solo tornam-se mais relevantes em zonas intermediárias, onde oferta e condições físicas não são limitantes (LEVINE; MURRELL, 2003). Árvores próximas a canais de maré ou bordas de floresta têm maior probabilidade de liberar propágulos para correntes de longo alcance, enquanto as do interior ficam sujeitas a retenção (DI NITTO et al., 2013; DE RYCK et al., 2012). Barreiras físicas (troncos, pneumatóforos) e linhas de acumulação em corpos d'água influenciaram

padrões locais de dispersão, criando agregações de propágulos (SCHNEIDER & SHARITZ, 1988; MINCHINTON, 2001). Em ecótonos manguezal-pântano salgado, espécies como *Spartina alterniflora* podem suprimir o estabelecimento de propágulos de mangue (MCKEE; ROOTH, 2008; SAINTILAN et al., 2014).

Devido à influência desses fatores, alguns autores têm questionado alguns aspectos da TSH. Delgado et al. (2001) e Smith (1987) indicaram padrões que desafiam a hipótese, como *Avicennia marina* (propágulos pequenos em zonas baixas) e *Xylocarpus granatum* (propágulos grandes em zonas altas), sugerindo que outros atributos físicos dos propágulos podem influenciar a dispersão. Sousa et al. (2007), mostraram que os propágulos de todas as espécies estudadas moveram-se predominantemente em direção ao mar (contra a TSH), impulsionados pelo escoamento superficial após chuvas, e não pelas marés. Indivíduos do gênero *Laguncularia* dispersaram-se 10 vezes mais rápido que os indivíduos do gênero *Avicennia* e 200 vezes mais que os de *Rhizophora* em duas semanas, refletindo a relação inversa entre tamanho do propágulo e distância de dispersão (Clarke & Myerscough, 1991). A dispersão máxima registrada foi de 85 m para *Laguncularia*, enquanto *Rhizophora* raramente ultrapassou 2 m, reforçando a limitação de dispersão para espécies com propágulos grandes (McKee, 1995). *Avicennia* e *Laguncularia* tiveram taxas de estabelecimento insignificantes em águas profundas, reforçando que a profundidade é uma barreira para propágulos pequenos (CLARKE, 1993). *Rhizophora* foi a única espécie a estabelecer-se em um recife de coral (área mais profunda e agitada), devido ao tamanho e resistência dos propágulos, alinhando-se apenas parcialmente com a TSH (MCKEE, 1995).

Liu et al. (2024) sugerem que a gravidade específica, e não a massa, é o principal fator na classificação das marés, determinando onde os propágulos afundam e se estabelecem, o que redefine a TSH. Gravidade específica, conforme definido Liu et al. (2024), refere-se à razão entre a densidade de um propágulo e a densidade da água (substância de referência), em condições específicas de temperatura e pressão. Essa medida determina a flutuabilidade dos propágulos: Se a gravidade específica for menor que $1,0 \text{ g/cm}^3$, o propágulo flutua; se for maior que $1,0 \text{ g/cm}^3$, ele afunda. Espécies com propágulos de alta gravidade específica ($>1,00 \text{ g/cm}^3$) tendem a afundar mais rápido, limitando sua dispersão a zonas mais baixas, enquanto propágulos menos densos flutuam por mais tempo, alcançando áreas terrestres (Clarke et al., 2001; KADOYA; INOUE, 2015). Diferenças na gravidade específica entre espécies de uma mesma família (ex.: *Ceriops tagal* vs. *Rhizophora mucronata*) explicam variações na dispersão, mesmo com estratégias reprodutivas similares, o que também explica, por causa

das diferentes estratégias de dispersão, a estrutura (ROBERT et al., 2015; LIU et al., 2024). Por outro lado, a ausência de correlação entre peso e gravidade específica ressalta a necessidade de revisão de estudos anteriores que focaram apenas no tamanho dos propágulos (TOMLINSON, 2016; LIU et al., 2024).

Outros autores têm argumentado que a TSH é mais aplicável em regiões com grandes amplitudes de maré (e.g., Pacífico), onde as marés dominam a dispersão, mas não em áreas com marés baixas e chuvas intensas (CLARKE, 1993; JIMÉNEZ & SAUTER, 1991; SOUSA et al. 2007).

Em síntese, a TSH tem sido uma contribuição importante para compreender como as estratégias de dispersão influenciam a estrutura da vegetação de manguezal e pode ser útil para compreender como os manguezais responderão a distúrbios e à mudança climática. Modelos de dispersão devem incorporar a gravidade específica e variações interespecíficas para prever respostas dos manguezais a alterações ambientais, e (DI NITTO et al. 2013; VAN DER STOCKEN et al. 2019). Com as recentes mudanças climáticas, existe uma tendência de manguezais se expandirem nas zonas temperadas, ocupando espaços de domínios de vegetação originais, como pântanos (SAINTILAN et al., 2014; OSLAND et al., 2017) e a incorporação da TSH pode ajudar a prever como ocorrerão essas mudanças.

5 CONCLUSÃO

O conjunto de adaptações dispersivas de espécies arbóreas de manguezais estão relacionadas, de diferentes formas, ao uso da água como agente de dispersão. Mesmo havendo um número reduzido de espécies arbóreas adaptadas à viver nos manguezais, há uma diversidade de adaptações compondo diferentes estratégias para alcançar a maior probabilidade das sementes alcançarem sítios seguros para a germinação.

As consequências das estratégias dispersivas sobre a estrutura dos manguezais mais discutidas é a zonação de ocorrência de espécies arbóreas, que tem importância em processos de sucessão e estruturação de populações.

A Hipótese de Seleção das Marés (TSH) fornece um visão importante sobre a relação entre diferenças de dispersão entre espécies e os efeitos sobre a zonação delas no manguezal, destacando a importância de considerar mecanismos de dispersão e estabelecimento em estudos ecológicos e de restauração de manguezais. A TSH tem encontrado bastante apoio empírico, embora em dados da literatura tenham sugerido situações em que não se aplica ou necessidade de refinamentos. A TSH reforça ainda a necessidade de integrar dados ecológicos e hidrológicos para conservação eficaz de manguezais frente a mudanças globais. Estudos futuros devem integrar genética, histórico de nível do mar e processos pós-recrutamento para entender padrões de zonificação. A resiliência dos manguezais depende da capacidade de dispersão para acompanhar mudanças ambientais, reforçando a necessidade de proteção de corredores ecológicos.

REFERÊNCIAS

AGARDY, T. et al. **Ecosystem Services Assessment of North Ari Atoll**. 1. ed. Maldives: Forest trends, 2017. v. 1.

ALLEN, J. A.; KRAUSS, K. W.; HAUPT, R. D. Factors limiting the intertidal rehabilitation of the mangrove species *Xylocarpus granatum*. **Oecologia**, v. 135, p. 110–121, 2003.

ALLEMAN, L. K.; HESTER, M. W. Reproductive ecology of black mangrove (*Avicennia germinans*) along the Louisiana coast: propagule production cycles, dispersal limitations, and establishment elevations. **Estuaries and Coasts**, v. 34, p. 1068–1077, 2011.

BALKE, T. et al. Seedling establishment in a dynamic sedimentary environment: a conceptual framework using mangroves. **Journal of Applied Ecology**, v. 50, p. 740–747, 2013.

BALL, M. C.; PIDSLEY, S. M. Growth responses to salinity in relation to distribution of two mangrove species, *Sonneratia alba* and *S. lanceolata*, in Northern Australia. **Functional Ecology**, v. 9, p. 77–85, 1995.

BERGER, U. et al. Advances and limitations of individual-based models to analyze and predict dynamics of mangrove forests: A review. **Aquatic Botany**, v. 89, n. 2, p. 260–274, ago. 2008.

BINKS, R. M. et al. Habitat discontinuities from strong barriers to gene flow among mangrove populations, despite the capacity for long-distance dispersal. **Diversity and Distributions**, v. 25, p. 298–309, 2018.

BORJA, A.; BONIFAZ, C. Características de la unidad de dispersión del mangle rojo (*Rhizophora mangle* L.) en Puerto del Morro, Provincia del Guayas, Ecuador. **Ecosistemas**, v. 32, n. 3, p. 2496, 21 dez. 2023.

BULLOCK, J. M.; NATHAN, R. Plant dispersal across multiple scales: linking models and reality. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 4, p. 567–568, jul. 2008.

CERRI, F. et al. Natural Products from Mangroves: An Overview of the Anticancer Potential of *Avicennia marina*. **Pharmaceutics**, v. 14, n. 12, p. 2793–2793, 14 dez. 2022.

CERÓN-SOUZA, I. et al. Contrasting demographic history and gene flow patterns of two mangrove species on either side of the Central American Isthmus. **Ecology and Evolution**, v. 5, p. 3486–3499, 2015

CHAPMAN, V. J. **Mangrove Vegetation**. [s.l: s.n.] 1976.

CHAZDON, R. L.; URIARTE, M. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 709–715, nov. 2016.

CINCO-CASTRO, S.; HERRERA-SILVEIRA, J. Vulnerability of mangrove ecosystems to climate change effects: The case of the Yucatan Peninsula. **Ocean & Coastal Management**, v. 192, p. 105196, jul. 2020.

CLARKE P. J. MYERSCOUGH P. J. Buoyancy of *Avicennia marina* propagules in south-eastern Australia. **Aust. J. Bot.** 39, 77–83. 1991.

CLARKE, P. J. Dispersal of grey mangrove (*Avicennia marina*) propagules in southeastern Australia. **Aquatic Botany**, v. 45, p. 195–204, 1993.

CLARKE, P. J. The population dynamics of the mangrove shrub *Aegiceras corniculatum* (Myrsinaceae): fecundity, dispersal, establishment and population structure. *Proc. Linn. Soc N. S. W.* 115, 35–44, 1995.

CLARKE, P. J., KERRIGAN, R. A., WESTPHAL, C. J. Dispersal potential and early growth in 14 tropical mangroves: do early life history traits correlate with patterns of adult distribution? **J. Ecol.** 89, 648–659. 2001.

CORNEJO, X. Plants of the South American Pacific mangrove swamps (Colombia, Ecuador, Peru). **Eduquil Editorial Universitaria**, Universidad de Guayaquil. Guayaquil, Ecuador 2014.

DAHDOUH-GUEBAS, F. et al. Propagule predators in Kenyan mangroves and their possible effect on regeneration. **Marine and Freshwater Research**, v. 49, p. 345–350, 1998.

DANGREMOND, E. M.; FELLER, I. C. Precocious reproduction increases at the leading edge of a mangrove range expansion. **Ecology and Evolution**, v. 6, p. 5087–5092, 2016.

DANGREMOND, E. M. et al. Environmental tolerances of rare and common mangroves along light and salinity gradients. **Oecologia**, v. 179, p. 1187–1198, 2015.

DAS, S.; VINCENT, J. R. Mangroves protected villages and reduced death toll during Indian super cyclone. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 18, p. 7357–7360, 20 abr. 2009.

DAVIS, J.H. The ecology and geologic role of mangroves in Florida. **Publications of the Carnegie Institution of Washing** (517), 303-412, 1940.

DELGADO, P. et al. The importance of propagule establishment and physical factors in mangrove distributional patterns in a Costa Rican estuary. **Aquatic Botany**, v. 71, n. 3, p. 157–178, nov. 2001.

DE RYCK, D. J. R. et al. Size does matter, but not only size: Two alternative dispersal strategies for viviparous mangrove propagules. **Aquatic Botany**, v. 103, p. 66–73, out. 2012.

DI NITTO, D., ERFTEMEIJER, P. L. A., VAN BEEK, J. K. L., DAHDOUH-GUEBAS, F., HIGAZI, L., QUISTHOUDT, K., et al. Modelling drivers of mangrove propagule dispersal and restoration of abandoned shrimp farms. **Biogeosciences** 10, 5095–5113. 2013.

DOUGHTY, C. L. et al. Impacts of mangrove encroachment and mosquito impoundment management on coastal protection services. **Hydrobiologia**, v. 803, n. 1, p. 105–120, 10 maio 2017.

DREXLER, J. Z. Maximum longevities of *Rhizophora apiculata* and *R. mucronata* propagules. **Pacific Science**, v. 55, p. 17–22, 2001.

DUKE, N. C., BALL, M. C., AND ELLISON, J. C. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. **Glob. Ecol. Biogeogr.** Lett. 7, 27–47. 1998.

DUKE, N. C. et al. A World Without Mangroves? **Science**, v. 317, n. 5834, p. 41b42b, 6 jul. 2007.

DUKE N., NAGELKERKEN I., AGARDY T., WELLS S., VAN LAVIEREN H., HUXHAM M. The importance of mangroves to people: a call to action. United Nations Environment Programme World Conservation Monitoring Centre (UNEP-WCMC), **Cambridge**, 2014.

ELLISON, A. M.; FARNSWORTH, E. J.; MERKT, R. E. Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly. **Global Ecology and Biogeography**, v. 8, n. 2, p. 95–115, mar. 1999.

EONG, O. J. Mangroves - a carbon source and sink. **Chemosphere**, v. 27, n. 6, p. 1097–1107, set. 1993.

FARNSWORTH, E. J.; ELLISON, A. M. Global patterns of pre-dispersal propagule predation in mangrove forests. **Biotropica**, v. 29, p. 318–330, 1997.

FERREIRA, A. C.; GANADE, G.; LUIZ DE ATTAYDE, J. Restoration versus natural regeneration in a neotropical mangrove: Effects on plant biomass and crab communities. **Ocean & Coastal Management**, v. 110, p. 38–45, jun. 2015.

FRIESS, D. A. et al. Are all intertidal wetlands naturally created equal? Bottlenecks, thresholds and knowledge gaps to mangrove and saltmarsh ecosystems. **Biological Reviews**, v. 87, p. 346–366, 2012.

GENG, Q. et al. Mating system, pollen and propagule dispersal, and spatial genetic structure in a high-density population of the mangrove tree *Kandelia candel*. **Molecular Ecology**, v. 17, p. 4724–4739, 2008.

GRUBB, P. J. Control of Forest Growth and Distribution on Wet Tropical Mountains: with Special Reference to Mineral Nutrition. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 8, n. 1, p. 83–107, nov. 1977.

GRUETERS, U. et al. Individual-based modeling of mangrove forest growth: MesoFON – Recent calibration and future direction. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 227, p. 106302, out. 2019.

HAMILTON, S. E.; CASEY, D. Creation of a high spatio-temporal resolution global database of continuous mangrove forest cover for the 21st century (CGMFC-21). **Global Ecology and Biogeography**, v. 25, p. 729–738, 2016.

HERMANSEN, T. D. et al. Habitat fragmentation leads to reduced pollinator visitation, fruit production and recruitment in urban mangrove forests. **Oecologia**, v. 185, p. 221–231, 2017.

HOLLIER, C. LibGuides: Guia de Boas Práticas para uma Pesquisa Bibliográfica: O que são revisões bibliográficas? Disponível em: <https://ifis.libguides.com/portuguese-best-practice/o_que_sao_revisoes_bibliograficas>.

JIANG, J. et al. Analysis and simulation of propagule dispersal and salinity intrusion from storm surge on the movement of a marsh-mangrove ecotone on South Florida. **Estuaries and Coasts**, v. 37, p. 24–35, 2014.

JIMÉNEZ, J. A.; SAUTER, K.; JIMENEZ, J. A. Structure and Dynamics of Mangrove Forests along a Flooding Gradient. **Estuaries**, v. 14, n. 1, p. 49, mar. 1991.

JOHANSSON, M. E.; NILSSON, C.; NILSSON, E. Do rivers function as corridors for plant dispersal? **Journal of Vegetation Science**, v. 7, n. 4, p. 593–598, ago. 1996.

KADOYA, T., AND INOUE, T. Spatio-temporal pattern of specific gravity of mangrove diaspore: Implications for upstream dispersal. **Ecography** 38, 472–479. 2015

KAIRO, J. G. et al. Structural development and productivity of replanted mangrove plantations in Kenya. **Forest Ecology and Management**, v. 255, n. 7, p. 2670–2677, abr. 2008.

KAMALI, B.; HASHIM, R. Mangrove restoration without planting. **Ecological Engineering**, v. 37, n. 2, p. 387–391, fev. 2011.

KENNEDY, J. P. et al. Contrasting genetic effects of red mangrove (*Rhizophora mangle*) range expansion along West and East Florida. **Journal of Biogeography**, v. 44, p. 335–347, 2017.

KENNEDY, J. J. et al. Global and regional climate in 2019. **Weather**, v. 75, n. 9, p. 264–271, set. 2020.

LAESTADIUS L. et al. Mapping opportunities for forest landscape restoration. **Unasylva (English ed.)**, v. 62, n. 238, p. 47–48, 1 jan. 2011.

LEVINE, J. M.; MURRELL, D. J. The Community-Level Consequences of Seed Dispersal Patterns. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p. 549–574, nov. 2003.

LEWIS, R. R. Ecological engineering for successful management and restoration of mangrove forests. **Ecological Engineering**, v. 24, n. 4, p. 403–418, abr. 2005.

LIU, C. et al. A re-evaluation of the tidal sorting hypothesis of mangrove zonation: propagule specific gravity matters. **Frontiers in Marine Science**, v. 11, 17 maio 2024.

LO, E. Y.; DUKE, N. C.; SUN, M. Phylogeographic pattern of *Rhizophora* (*Rhizophoraceae*) reveals the importance of both vicariance and long-distance oceanic dispersal to modern mangrove distribution. **BMC Evolutionary Biology**, v. 14, p. 83, 2014.

LOVELOCK, C. E. et al. The vulnerability of Indo-Pacific mangrove forests to sea-level rise. **Nature**, v. 526, n. 7574, p. 559–563, out. 2015.

MACNAE W. A general account of the flora and fauna of mangrove swamps in the Indo-West Pacific region. **Advances in marine biology**, v. 6, p. 673–720, 1 jan. 1968.

MCKEE, K. L. Mangrove species distribution and propagule predation in Belize – An exception to the dominance-predation hypothesis. **Biotropica**, v. 27, p. 334–345, 1995.

MCKEE, K. L.; ROGERS, K.; SAINTILAN, N. Response of salt marsh and mangrove wetlands to changes in atmospheric CO₂, climate and sea level. In: MIDDLETON, B. A. (ed.). **Global Change and the Function and Distribution of Wetlands**. Dordrecht: Springer, p. 63–96, 2012.

MCKEE, K. L.; ROOTH, J. E. Where temperate meets tropical: multi-factorial effects of elevated CO₂, nitrogen enrichment, and competition on a mangrove-salt marsh community. **Global Change Biology**, v. 14, n. 5, p. 971–984, maio 2008.

MINCHINTON, T. E. Canopy and substratum heterogeneity influence recruitment of the mangrove *Avicennia marina*. **Journal of Ecology**, v. 89, n. 5, p. 888–902, out. 2001.

NATHAN, R. et al. Mechanisms of long-distance seed dispersal. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 11, p. 638–647, nov. 2008.

NGEVE, M. N.; KOEDAM, N.; TRIEST, L. Genotypes of *Rhizophora* Propagules From a Non-mangrove Beach Provide Evidence of Recent Long-Distance Dispersal. **Frontiers in conservation science**, v. 2, 8 out. 2021.

OSLAND, M. J. et al. Climatic controls on the global distribution, abundance, and species richness of mangrove forests. **Ecological Monographs**, v. 87, p. 341–359, 2017.

POLIDORO, B. A. et al. The Loss of Species: Mangrove Extinction Risk and Geographic Areas of Global Concern. **PLoS ONE**, v. 5, n. 4, p. e10095, 8 abr. 2010.

PROFFITT, C. E.; MILBRANDT, E. C.; TRAVIS, S. E. Red mangrove (*Rhizophora mangle*) reproduction and seedling colonization after hurricane Charley: comparisons of Charlotte Harbor and Tampa Bay. **Estuaries and Coasts**, v. 29, p. 972–978, 2006.

RABINOWITZ, D. Dispersal properties of mangrove propagules. **Biotropica** 10, 47–57, 1978.

RAGANAS, A. F. et al. Regeneration capacity and threats to mangrove areas on the southern coast of Oriental Mindoro, Philippines: Implications to mangrove ecosystem rehabilitation. **Biodiversitas Journal of Biological Diversity**, v. 21, n. 8, 21 jul. 2020.

ROBERT, E. M. R., OSTE, J., VAN DER STOCKEN, T., DE RYCK, D. J. R., QUISTHOUDT, K., KAIRO, J. G., et al. Viviparous mangrove propagules of *Cerriops tagal* and *Rhizophora mucronata*, where both Rhizophoraceae show different dispersal and establishment strategies. **J. Exp. Mar. Biol. Ecology**. 468, 45–54. 2015. doi: 10.1016/j.jembe.2015.03.014.

SAINTILAN, N. et al. Mangrove expansion and salt marsh decline at mangrove poleward limits. **Global Change Biology**, v. 20, p. 147–157, 2014.

SCHMITT, K.; DUKE, N. C. Mangrove Management, Assessment, and Monitoring. **Tropical Forestry Handbook**, p. 1725–1759, 2016.

SCHNEIDER, R. L.; SHARITZ, R. R. Hydrochory and Regeneration in A Bald Cypress-Water Tupelo Swamp Forest. **Ecology**, v. 69, n. 4, p. 1055–1063, ago. 1988.

SMITH, T. J. III. Effects of light and intertidal position on seedling survival and growth in tropical tidal forests. **J. Exp. Mar. Biol. Ecology**. 110, 133–146, 1987.

SOUSA, W. P.; QUEK, S. P.; MITCHELL, B. J. Regeneration of *Rhizophora mangle* in a Caribbean mangrove forest: interacting effects of canopy disturbance and a stem-boring beetle. **Oecologia**, v. 137, n. 3, p. 436–445, 1 nov. 2003.

SOUSA, W. P. et al. Supply-side ecology in mangroves: do propagule dispersal and seedling establishment explain forest structure? **Ecological Monographs**, v. 77, p. 53–76, 2007.

SPALDING, M.; PARRETT, C. L. Global patterns in mangrove recreation and tourism. **Marine Policy**, v. 110, p. 103540, jun. 2019.

STEELE, O. Natural and anthropogenic biogeography of mangroves in the Southwest Pacific. 2006. Tese (Doutorado em Biogeografia) – **University of Hawaii**.

TOMLINSON, P. B., COX, P. A., Systematic and functional anatomy of seedlings in mangrove Rhizophoraceae: vivipary explained? **Bot. J. Linn. Soc.** 134 (1–2), 215–231. 2000.

TOMLINSON, P. B. The Botany of Mangrove. (New York: **Cambridge University Press**). 2016.

TONNÉ, N. et al. Towards an unknown fate: the floating behaviour of recently abscised propagules from wide-ranging Rhizophoraceae mangrove species. **Aquatic Botany**, v. 140, p. 23–33, 2017.

TRAVIS, J. M. J., DELGADO, M., BOCEDI, G., BAGUETTE, M., BARTON', K., BONTE, D., BOULANGEAT, I., HODGSON, J. A., KUBISCH, A., PENTERIANI, V., SAASTAMOINEN, M., STEVENS, V. M. & BULLOCK, J. M. Dispersal and species' responses to climate change. **Oikos** 122, 1532–1540. 2013.

VAN DER STOCKEN, T. et al. A general framework for propagule dispersal in mangroves. **Biological Reviews**, v. 94, p. 1547–1575, mar. 2019.

VAN DER STOCKEN, T. et al. Impact of landscape structure on propagule dispersal in mangrove forests. **Marine Ecology Progress Series**, v. 524, p. 95–106, 2015a.

VAN DER STOCKEN, T. et al. Interaction between water and wind as a driver of passive dispersal in mangroves. **PLoS ONE**, v. 10, e0121593, 2015b.

VAN DER STOCKEN, T.; MENEMENLIS, D. Modelling mangrove propagule dispersal trajectories using high-resolution estimates of ocean surface winds and currents. **Biotropica**, v. 49, n. 4, p. 472–481, 21 abr. 2017.

WANG, W., LI, X., AND WANG, M. Propagule dispersal determines mangrove zonation at intertidal and estuarine scales. **Forests** 10, 245. 2019.

WATSON, J. G. **Mangrove forests of the Malay Peninsula**. [s.l: s.n.]. v. 6

WEE, A. K. S., LOW, S. Y., WEBB, E. L. Pollen limitation affects reproductive outcome in the bird-pollinated mangrove *Bruguiera gymnorrhiza* (Lam.) in a highly urbanized environment. **Aquatic Botany**, v. 120, p. 240–243, 1 jan. 2015.

ZHANG, H. et al. Potential of Combining Optical and Dual Polarimetric SAR Data for Improving Mangrove Species Discrimination Using Rotation Forest. **Remote Sensing**, v. 10, n. 3, p. 467, 16 mar. 2018.

ZHANG, Y. et al. The regenerative capacity of eight mangrove species based on propagule traits in Dongzhai Harbor, Hainan Province, China. **Global Ecology and Conservation**, v. 30, p. e01788, out. 2021.