

RESPOSTAS CROMÁTICAS DE *SALICORNIA GAUDICHAUDIANA* MOG. (CHENOPODIACEAE) A DIFERENTES NÍVEIS DE RADIAÇÃO UV-B E SALINIDADE

CÉSAR S. B. COSTA¹ & LISIANE S. NEVESLaboratório de Ecologia Vegetal Costeira, Departamento de Oceanografia, FURG, CP 474, 96200-901 Rio Grande – RS
¹docosta@furg.br

RESUMO

Apesar de comunidades de plantas costeiras oferecerem proteção contra a erosão costeira e constituírem importantes recursos alimentares e habitats para várias espécies economicamente importantes, os impactos da radiação ultravioleta (UV) sobre as marismas são pouco compreendidos. Durante o verão-outono 2002, plântulas e plantas adultas de *Salicornia gaudichaudiana* foram expostas a diferentes níveis de radiação UV-B (280-320 nm) em experimentos de exclusão da UV-B solar realizados na marisma da Ilha da Pólvora e no horto da FURG (ambos no município de Rio Grande, RS) e suas respostas cromáticas quantificadas. No horto também foi avaliado o impacto da adição de sal (20 gNaCl l⁻¹) nas respostas cromáticas à radiação UV-B. No experimento da marisma hastes rebrotadas de plantas que foram cortadas no início da estação tiveram a concentração de clorofila *a* significativamente reduzida pelos níveis ambientes da radiação UV-B (0,2 a 6,5 KJ m⁻² dia⁻¹; média = 3,1 KJ m⁻² dia⁻¹). No experimento do horto, plântulas de *Salicornia gaudichaudiana* tiveram a concentração média de clorofila *a* reduzida 32% pela adição de sal, mas a exposição a radiação UV-B não afetou significativamente os teores de clorofila *a*. De forma geral, as plantas da marisma demonstraram maiores concentrações de pigmentos absorventes de radiação UV-B do que as plantas cultivadas em jardim a céu aberto. Hastes, rebrotas e plântulas nos quadrados de controle (expostas a UV) demonstraram concentrações de pigmentos absorventes de UV-B 34% a 188% maiores do que suas semelhantes em quadrados recobertos com Mylar (protegidas da UV). Apesar da produção de pigmentos protetores por *Salicornia gaudichaudiana* ser uma resposta adaptativa a radiação UV-B, a espessura de estruturas epidérmicas parece explicar as diferenças na sensibilidade a UV-B entre hastes maduras e rebrotas. A intensidade do estresse salino e de outros fatores físicos atuantes no ambiente de marisma podem afetar marcadamente a composição de pigmentos da *Salicornia gaudichaudiana* e consequentemente sua capacidade de suportar um aumento da radiação UV-B.

PALAVRAS-CHAVE: radiação solar, UV-B, marismas, salinidade, clorofila

ABSTRACT

CHROMATIC RESPONSES OF *SALICORNIA GAUDICHAUDIANA* MOG. (CHENOPODIACEAE) TO DIFFERENT LEVELS OF UV-B RADIATION AND SALINITY.

Although coastal plant communities protect the shorelines from erosion and serve as food source and habitat for a variety of economically important species, the impact of ultraviolet radiation (UV) on salt marshes is poorly understood. During the 2002 summer-autumn, the chromatic responses of seedlings and full-grown *Salicornia gaudichaudiana* plants were quantified for different levels of UV-B radiation (280-320 nm) in an solar UV-B-exclusion experiment in the field (Pólvora Island salt marsh) and an open garden at Universidade do Rio Grande Campus (Rio Grande, RS, Brazil). The impact of sea salt addition (20 gNaCl l⁻¹) on UV-B radiation responses was also evaluated in the open garden experiment. In the marsh experiment only young sprouts of *Salicornia gaudichaudiana* had their chlorophyll *a* concentrations depleted by ambient UV-B radiation (0.2 to 6.5 KJ m⁻² day⁻¹; average = 3.1 KJ m⁻² day⁻¹). In the open garden experiment, seedlings of *Salicornia gaudichaudiana* had their chlorophyll *a* concentration reduced 32% by salt addition but not by UV-B exposition. Overall marsh plants had higher concentration of UV-B absorbing pigments than plants cultivated in open garden. Adult shoots, sprouts and seedlings showed 34% to 188% more UV-B absorbing pigments in Control plots (UV-exposed) than in Mylar (UV-B protected). Although the production of shielding pigments by *Salicornia gaudichaudiana* is an adaptive response to UV-B radiation, the thickness of epidermic structures seems to explain the distinctive UV-B sensitivity of adult shoots and sprouts. The intensity of salt stress and other physical factors in the marsh environment can strongly affect the pigment composition of *Salicornia gaudichaudiana* and thus its capability to withstand UV-B radiation rising.

KEY WORDS: solar radiation, UV-B, salt marsh, salinity, chlorophyll

1 – INTRODUÇÃO

O sul do Brasil, de forma semelhante a outros locais em latitudes médias e altas nos hemisférios norte e sul (Santee *et al.* 1995, Kirchhoff *et al.* 1996, 2000, Rousseaux *et al.* 1999), tem sido exposto a um gradual incremento nos níveis de radiação ultravioleta (UV) que chega à superfície terrestre, resultante da diminuição da camada de Ozônio estratosférico, que absorve toda a radiação solar ultravioleta C (UV-C; <280 nm) e parte das emissões de UV-B (280-320 nm). Mesmo se todos os acordos internacionais de redução de CFCs (gases antropogênicos que destróem a camada de Ozônio) forem cumpridos e a camada de Ozônio for capaz de se recuperar, o buraco de Ozônio sobre a Antártica e os níveis de radiação UV (particularmente UV-B) deverão aumentar até meados do século 21 (Tolentino *et al.* 1995).

O aumento da radiação UV altera a distribuição e abundância dos produtores primários, modifica a dinâmica de decomposição da matéria orgânica particulada e as interações planta-herbívoro (Rozema *et al.* 1997, Johnson *et al.* 2003). Apesar de marismas serem ambientes altamente produtivos, áreas de alimentação e de habitats de

espécies economicamente importantes de peixes e crustáceos (Costa *et al.* 1997), pouca atenção tem sido dada aos impactos do aumento gradual da radiação ultravioleta sobre as plantas herbáceas heliófitas dominantes destes ecossistemas. Espécies do gênero *Salicornia* (Chenopodiaceae) desempenham importantes funções de amenização das condições físico-químicas, trocas na salinidade e geoquímica do sedimento, que possibilitam a ocupação de áreas entre-marés antes inóspitas por espécies menos tolerantes a estresses ambientais (Bertness & Leonard 1997, Davy *et al.* 2001). Ao longo das costas do Brasil, Uruguai e Argentina, sedimentos recentemente depositados e áreas hipersalinizadas de manguezais e marismas (Costa & Davy 1992), são colonizados por *Salicornia gaudichaudiana* Mog.

Estas plantas de marismas já estão sujeitas a fortes fatores seletivos, tais como variações de salinidade, submersão periódica, condições hipóxicas no sedimento, baixos potenciais hídricos e correntes de maré (Tiku 1976, Rozema *et al.* 1997, Costa *et al.* 2003). Os crescentes níveis de radiação UV, previstos para este século, podem constituir em um tensor adicional que poderá alterar a biodiversidade, a estrutura e o funcionamento destes ecossistemas entre-marés (Seeliger & Costa 1997). Visto que as respostas pigmentares das plantas constituem um importante mecanismo de ajuste aos estresses ambientais e inclusive a radiação UV (Larkum & Wood 1993, Leegood 1993, Caldwell *et al.* 1998, Ravindam *et al.* 2001), este estudo visou determinar em laboratório e no campo as concentrações foliares de clorofila *a* e dos pigmentos absorventes de radiação UV-B de *Salicornia gaudichaudiana* em diferentes condições de exposição a radiação UV-B e salinidade.

2 – MATERIAL E MÉTODOS

Entre fevereiro e abril de 2002, *Salicornia gaudichaudiana* foi exposta durante 7 semanas a radiação UV-B natural (Controle=100% UV-B) e a radiação UV-B atenuada por filtros plásticos Mylar (7% da UV-B ambiente), que recobriam armações de PVC (1,2m x 1,2m) e foram acondicionados sobre as plantas no município de Rio Grande (RS), simultaneamente, na marisma da Ilha da Pólvora (32° 01' S, 52° 06' W; Estuário da Lagoa dos Patos) e em um jardim a céu aberto no Horto da Universidade do Rio Grande (32° 03' S; 52° 08' W).

No experimento da marisma da Ilha da Pólvora, foram estabelecidos 12 quadrados de 1,2 X 1,2 m sobre um plano entre-marés com cobertura monoespecífica homogênea de *Salicornia*. Estes quadrados foram aleatoriamente atribuídos a dois blocos de experimentos: no primeiro bloco todas as hastes verdes de cada quadrado foram cortadas até o nível da superfície do sedimento e o no segundo bloco não houve corte. Metade dos quadrados de cada bloco foram mantidos como controle de exposição a radiação UV-B e a outra metade recoberta com filtros Mylar. Após o corte de *Salicornia* ocorreu o rebrote de suas hastes, possibilitando testar a hipótese de respostas pigmentares diferenciadas entre hastes desenvolvidas e brotos.

O experimento no Horto da Universidade envolveu 40 plântulas com 8 semanas de idade (germinadas e crescidas protegidas da radiação UV-B por filtros Mylar), que foram cultivadas ao ar livre em potes de 10 cm de diâmetro, em solo com proporção 1:1 de areia fina e composto orgânico peneirado em malha de 2 mm de diâmetro. Os potes foram aleatoriamente atribuídos a dois blocos de experimentos: plantas protegidas (em baixo do filtro Mylar) e expostas (sem filtro) à radiação UV-B. Todos os potes foram irrigados diariamente até o início da saturação do solo, sendo que metade dos potes de cada bloco (n = 10) recebeu uma vez por semana uma solução de Cloreto de Sódio (20 gNaCl l⁻¹) e nos demais dias água destilada (doravante denominados "com sal"). A outra metade dos potes foi irrigada todos os dias da semana com água destilada (denominados "sem sal").

No início de abril 2002, no experimento da marisma, foram coletados 3 fragmentos de hastes de *Salicornia* (3-5 cm de comprimento), localizadas na parte central (0,5 X 0,5 m) de cada uma das 3 réplicas de cada bloco de tratamento, para a análise de clorofila *a* e de pigmentos absorventes da radiação de UV-B. No experimento do horto, 5 plantas foram coletadas aleatoriamente de cada tratamento e a clorofila *a* e os pigmentos protetores de UV-B foram quantificados em suas hastes. A concentração de pigmentos absorventes da radiação UV foi estimada a cada nanômetro, entre 280 e 400 nm, em um espectrofotômetro de alta performance Varian, modelo Cary 1E, com duplo feixe UV-VIS, após extração com 5-7 ml de solução de metanol com 1% ácido acético

(Larkum & Wood 1993) e centrifugação a 3000 rpm por 20 min. Valores de absorbância dos pigmentos absorventes de UV-B foram padronizados pelo volume de extrator e expressos por peso úmido das amostras. A clorofila *a* foi extraída com acetona 100% e a concentração estimada por passagem em espectrofotômetro de 400 a 700 nm e utilização da equação 1, definida por Leegood (1993):

$$\text{Clorofila } a \text{ } (\mu\text{g/ml}) = (13,19 \cdot A_{664} + 2,57 \cdot A_{647}) \cdot 0,8935 \quad [1]$$

Onde "A" é a absorbância nos comprimentos de onda acima indicados. Valores de clorofila *a* foram expressos pelo peso úmido das amostras. A absorbância de radiação UV-B aos 300 nm de comprimento de onda e a concentração de clorofila *a* foram analisadas através de Análises de Variância Bifatorial, seguida, quando necessário, pelo teste de comparações múltiplas LSD a 5% de significância (Zar 1984).

Doses diárias de radiação UV-B foram obtidas do satélite NASA TOMS (Kirchhoff *et al.* 1996) (http://toms.gsfc.nasa.gov/ery_uv/euv.html). A variação de salinidade e níveis de água da Lagoa, foram monitorados diariamente no Estuário da Lagoa dos Patos, próximo a marisma da Ilha da Pólvora.

3 – RESULTADOS E DISCUSSÃO

Em ambos experimentos, os teores foliares de compostos absorventes de radiação UV-B das plantas expostas a UV-B ambiente do verão-outono 2002 (0,2 a 6,5 KJ m⁻² dia⁻¹; média = 3,1 KJ m⁻² dia⁻¹) foram 34 a 188% maiores (P < 0,05; F_{UV marisma} = 47,5; F_{UV horto} = 6,6) do que das plantas protegidas pelo filtro Mylar desta radiação (receberam em média cerca de 0,22 KJ m⁻² dia⁻¹ = 7% da UV-B ambiente)(Tab. 1). Em geral, as plantas expostas a radiação UV solar demonstraram aumentos nas concentrações de pigmentos em toda faixa da UV-B, com máximas absorbâncias ocorrendo entre 280-290 nm, como também entre 330-340 nm (este último já na faixa da radiação UV-A)(Fig. 1). No experimento da marisma, uma resposta foto-protetiva significativa a exposição a radiação UV-B ocorreu apenas para hastes brotadas após o corte das hastes (F_{UV x Corte} = 20,2; P < 0,001)(Tab. 1). Os estresses de corte e da adição de salinidade não induziram, por si, aumentos nas concentrações dos compostos absorventes de radiação UV-B (comparação das concentrações em plantas sob filtro mylar cortadas e não cortadas ou cultivadas na presença e ausência da sal; Tab. 1).

TABELA 1 – Concentrações foliares médias (± erro-padrão) de pigmentos absorventes de radiação UV-B e de Clorofila *a*, em abril 2002, nas plantas de *Salicornia gaudichaudiana* submetidas a diferentes níveis de radiação UV-B e salinidade. Experimentos foram realizados na marisma da Ilha da Pólvora e no Horto da Universidade do Rio Grande (Rio Grande, RS). Controle = sem filtro, UV-B ambiente; Mylar = com filtro, 7% da UV-B ambiente; Ab = Absorbância; P.U. = Peso úmido. Letras minúsculas distintas indicam médias significativamente (P < 0,05) diferentes conforme o teste LSD.

Experimento da Marisma				
	Haste madura		Rebrote	
	Controle	Mylar	Controle	Mylar
Absorbância UV-B (Ab g P.U. ⁻¹) *	10,4 ± 1,5 a	7,7 ± 0,8 ab	19,6 ± 1,8 c	6,8 ± 0,5 b
Clorofila <i>a</i> (µg Cl a mg P.U. ⁻¹)	1,40 ± 0,18 ab	1,36 ± 0,11 ab	1,00 ± 0,06 a	1,56 ± 0,22 b
Experimento do Horto				
	Com Sal		Sem Sal	
	Controle	Mylar	Controle	Mylar
Absorbância UV-B (Ab g P.U. ⁻¹) *	8,3 ± 1,2 b	6,2 ± 1,5 a	8,9 ± 0,8 b	6,3 ± 1,1 a
Clorofila <i>a</i> (µg Cl a mg P.U. ⁻¹)	0,65 ± 0,07 a	0,63 ± 0,02 a	1,12 ± 0,15 b	0,90 ± 0,17 b

* Teste LSD realizado com variável transformada por Log₁₀(x).

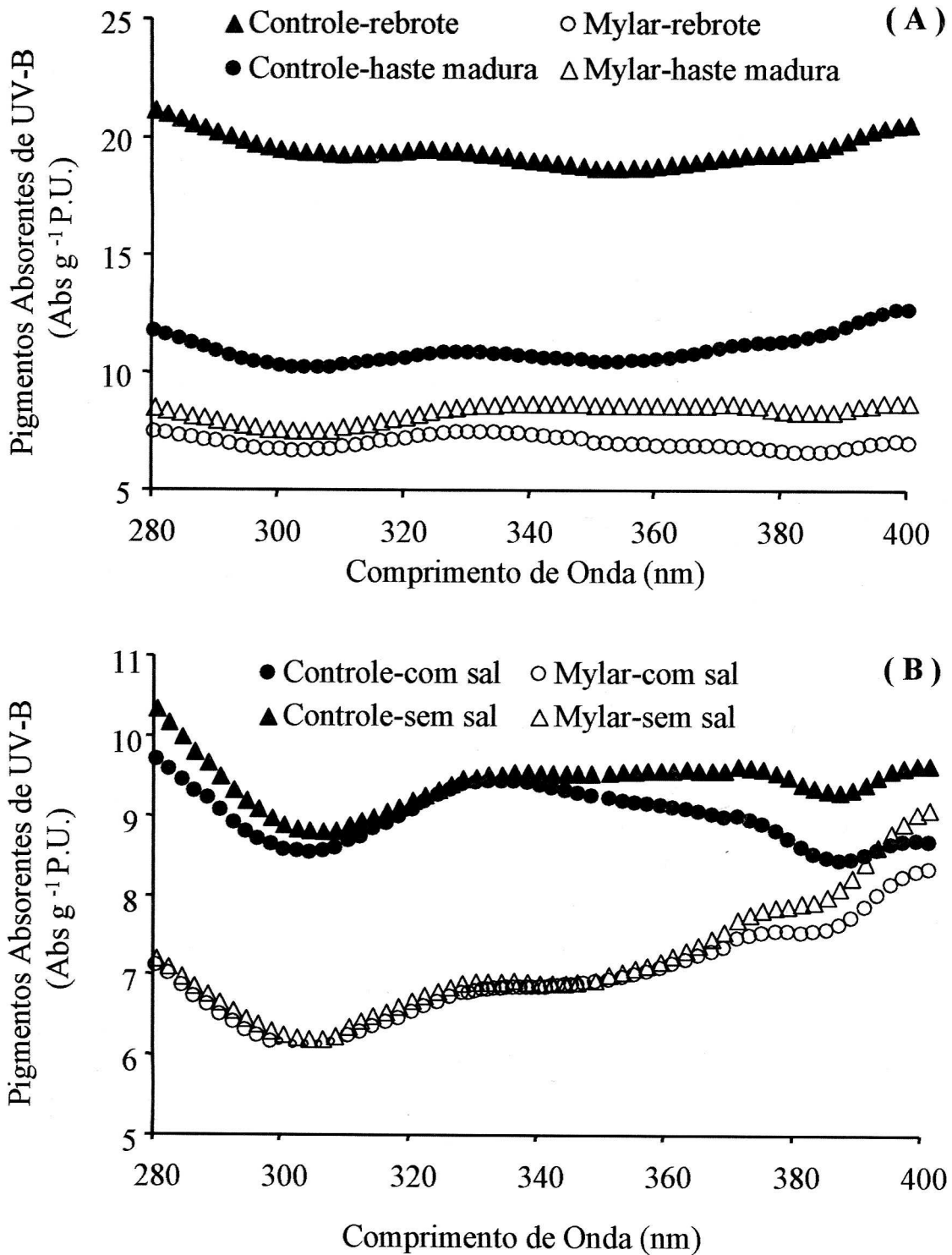


FIGURA 1 – Concentrações foliares médias de pigmentos absorventes de radiação UV-B, em abril 2002, nas plantas de *Salicornia gaudichaudiana* submetidas a diferentes níveis de radiação UV-B e salinidade. Experimentos foram realizados na marisma da Ilha da Pólvora (A; n = 3) e no Horto da Universidade do Rio Grande (B; n = 5), em Rio Grande, RS. Controle = sem filtro, UV-B ambiente; Mylar = com filtro, 7% da UV-B ambiente; Ab = Absorbância; P.U. = Peso úmido.

Picos de absorção entre 280-290 nm e 330-340 nm observados em *Salicornia gaudichaudiana* são freqüentemente exibidos por flavonóides (Detrés *et al.* 2001, Havaux & Kloppstech 2001, Bianciotto *et al.* 2003), que são capazes de reduzir o estresse fotooxidativo nos cloroplastos e a destruição dos fotossistemas das plantas submetidos a altas intensidades luminosas (Havaux & Kloppstech 2001). O aumento de pigmentos absorventes da

radiação UV tem sido demonstrado como um dos principais mecanismos de proteção utilizados por plantas contra os efeitos nocivos desta radiação (Caldwell *et al.* 1998, Havaux & Kloppstech 2001), sendo que aumentos nos teores de antocianinas e flavonóides foram demonstrados em outras *Chenopodiaceae* halófitas expostas a altos níveis de radiação UV-B (Ravindam *et al.* 2001, Bianciotto *et al.* 2003).

O corte da parte aérea de *Salicornia gaudichaudiana* na marisma aumentou produção de compostos absorventes de UV-B em segmentos posteriormente brotados expostos a radiação UV-B ($F_{\text{Corte}} = 13,9$; $P < 0,01$) (Tab. 1). A detecção de interação significativa UV X Corte para as concentrações de pigmentos absorventes de UV-B ($F_{\text{UV} \times \text{Corte}} = 20,2$; $P < 0,001$) sugerem que o autosombreamento da copa sobre novos brotos ou a maior espessura de estruturas anatômicas epidérmicas possam ser responsáveis pela menor sensibilidade à radiação UV-B de plantas mais velhas de *Salicornia*. Adicionalmente, a exposição a radiação UV-B ambiente após o corte de hastes no início do experimento significativamente reduziu em 35% a concentração média de clorofila *a* dos brotos da *Salicornia gaudichaudiana* da marisma ($F_{\text{UV marisma}} = 11,2$; $P < 0,01$), mas nenhuma diferença foi observada deste pigmento entre hastes não cortadas e brotos protegidos pelo filtro Mylar ($F_{\text{UV} \times \text{Corte}} = 4,5$; $P < 0,05$) (Tab. 1). Logo, apenas a maior produção de pigmentos absorventes de UV-B parece não ser capaz de impedir danos desta radiação na concentração de clorofila das plantas. Saile-Mark & Tevini (1997) e Tosserams *et al.* (1997) já demonstraram que, em uma mesma espécie, plantas ou módulos vegetativos mais jovens apresentam maior vulnerabilidade a radiação UV-B. Este fenômeno pode ser explicado pela grande quantidade de tecidos jovens e a ação fotooxidativa da radiação UV-B diretamente sobre os hormônios de crescimento (Auxina; Caldwell *et al.* 1989) ou danos no DNA de células meristemáticas (Rousseaux *et al.* 1999). Segundo Deckmyn & Impens (1999), a radiação UV é detida em grande parte pela cutícula, pela parede externa suberinizada da epiderme e por compostos fenólicos das camadas celulares mais externas. Mais recentemente, Bianciotto *et al.* (2003) afirmaram que a cutícula foliar é uma estrutura efetiva de proteção contra a radiação UV, bem como demonstraram experimentalmente que plantas adultas de *Salicornia ambigua* exposta a radiação UV-B ambiente apresentam maior espessura de cutícula do que plantas protegidas por filtros da radiação UV-B. Novos meristemas provavelmente possuem estruturas anatômicas menos espessas, que permitem maior passagem de radiação UV e devem produzir mais pigmentos absorventes de UV para protegerem sua maquinaria bioquímica.

Apesar de no experimento do Horto terem sido utilizadas plântulas de *Salicornia gaudichaudiana* cuja a sensibilidade a radiação UV-B era esperada ser maior do que a de plantas adultas ou brotos, a concentração de clorofila *a* não foi significativamente afetada pelo tratamento da radiação UV-B ($F_{\text{UV horto}} = 0,8$; $P = 0,40$) (Tab. 1), mas marcadamente reduzida pela salinidade ($F_{\text{SAL}} = 7,0$; $P < 0,05$). Plantas irrigadas com água salgada uma vez por semana (20 gNaCl l^{-1}) demonstraram concentrações foliares de clorofila *a* 37% menores do que plantas irrigadas com água destilada (Tab. 1). Estes resultados são coerentes com dados de Tiku (1976), que observou uma redução de 72% do teor de clorofila *a* em plantas de *Salicornia rubra* irrigadas continuamente com solução salina de $\approx 14 \text{ gNaCl l}^{-1}$ quando comparadas com plantas crescidas na ausência de sal. Adicionalmente Neves & Costa (2001) demonstraram que plântulas de *Salicornia gaudichaudiana* crescendo em salinidade 30 gNaCl l^{-1} apresentaram senescência precoce e produziram cerca de 45% menos biomassa aérea e subterrânea do que plantas em salinidades 10 gNaCl l^{-1} ou cultivadas na ausência de sal (estas duas últimas com desempenhos estatisticamente semelhantes). As plantas *Salicornia gaudichaudiana* no experimento de exclusão da radiação UV-B na marisma estiveram alagadas 64% do tempo por águas com uma salinidade média de $7,7 \pm 0,7 \text{ gNaCl l}^{-1}$ (erro-padrão; amplitude = $0 - 25 \text{ gNaCl l}^{-1}$). Conforme Costa *et al.* (2003) os teores salinos da água intersticial na Ilha da Pólvora mantêm uma relação direta com a concentração salina da água de alagamento. Conseqüentemente, os teores médios de clorofila *a* semelhantes entre plantas crescendo no Horto sem sal e na marisma da Ilha da Pólvora poderiam ser explicados pela baixa salinidade média na marisma durante o experimento.

A absorbância média dos pigmentos fotoprotetores na faixa da radiação UV pelas plantas de *Salicornia* foi, de forma geral, 50% maior na marisma (Fig. 1A) do que nas plantas cultivadas no horto (Fig. 1B). Visto que não foi detectado nenhum efeito significativo da adição salina na concentração de pigmentos absorventes de UV-B ($F_{\text{SAL}} = 0,02$; $P < 0,67$), outros estresses ambientais presentes nas marismas devem ser responsáveis pelas

diferenças. A maior parte dos pigmentos absorventes da radiação UV-B em *Salicornia ambigua* é constituída por flavonóides (Bianciotto *et al.* 2003) e maiores concentrações destes compostos têm sido observadas nos tecidos de plantas sujeitas a estresses ambientais, tais como dessecação e altas temperaturas (Lovell *et al.* 1992, Detrés *et al.* 2001). Por outro lado, Bianciotto *et al.* (2003) demonstraram que pode existir uma resposta cumulativa de pigmentos absorventes da radiação UV-B para plantas pêrenes com o passar dos anos de exposição a um maior estresse ambiental. Conseqüentemente, não pode ser destacada a hipótese que as plantas cultivadas no horto apresentaram menores teores de pigmentos absorventes da radiação UV-B por que eram mais jovens do que as plantas das marismas.

Nossos experimentos demonstraram que a composição de pigmentos de *Salicornia gaudichaudiana* é afetada pelos níveis naturais de radiação UV-B, salinidade e outros fatores físicos atuantes no ambiente de marisma. Modificações nestes fatores, associadas as mudanças ambientais globais em andamento, podem afetar esta importante espécie pioneira e formadora de marismas ao alterarem a síntese de pigmentos ou estruturas anatômicas fotoprotetoras, prejudicando outras funções biológicas, tais como crescimento, fecundidade ou mesmo adaptação cromática ao aumento da radiação UV-B.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao apoio do Inter-American Institute for Global Change Research através dos recursos do programa CRN. L.S.N recebeu bolsa de Iniciação Científica do CNPq durante o desenvolvimento do estudo. Agradecemos Juliano C. Marangoni e Rafael X. S. Nogueira pela ajuda nas atividades de campo e aos revisores anônimos por suas sugestões ao manuscrito.

LITERATURA CITADA

- BIANCIOTTO, OA, LB PINEDO, NA SAN ROMAN, AY BLESSIO & MB COLLANTES. 2003. The effect of natural UV-B radiation on a perennial *Salicornia* salt-marsh in Bahía San Sebastian Tierra del Fuego, Argentina: a 3-year field study. *J. Photochem. Photobiol. B.*, 70: 177-185.
- BERTNESS, MD & G LEONARD. 1997. The role of positive interaction on communities: lessons from the intertidal. *Ecology*, 78: 1976-1989.
- CALDEWELL, MM, LO BJÖRN, JF BORNMAN, SD FLINT, G KULAMDAIVELU, AH TERAMURA & M TEVINI. 1998. Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. *J. Photochem. Photobiol. B.*, 46: 40-52.
- CALDEWELL, MM, AH TERAMURA & M TEVINI. 1989. The changing solar ultraviolet climate and the ecological consequences for higher plants. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 363-367.
- COSTA, CSB & AJ DAVY. 1992. Coastal salt marsh communities of Latin America. In: SEELIGER, U, *Coastal Plant Communities of Latin America*. Academic Press: New York, p. 179-199.
- COSTA, CSB, JC MARANGONI & MGA AZEVEDO. 2003. Plant zonation in irregularly flooded salt marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. *J. Ecol.*, 91(6): 951-965.
- COSTA, CSB, U SEELIGER, CPL OLIVEIRA & AMM MAZO. 1997. Distribuição, funções e valores das marismas e pradarias submersas no estuário da Lagoa dos Patos (RS, Brasil). *Atlântica*, 19: 65-83.
- DAVY, AJ, GF BISHOP & CSB COSTA. 2001. *Salicornia* L. Biological Flora of British Isles, no. 219. *J. Ecol.*, 89: 681-707.
- DECKMYN, G & I IMPENS. 1999. Seasonal responses of six Poaceae to differential levels of solar UV-B radiation. *Environ. Exp. Bot.*, 41: 177-184.
- DETRÉS, Y, RA ARMSTRONG & XM CONNELLY. 2001. Ultraviolet-induced responses in two species of climax tropical marine macrophytes. *J. Photochem. Photobiol. B.*, 62: 55-66.
- HAVAUX, M & K KLOPPSTECH. 2001. The protective functions of carotenoid and flavonoid pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in *Arabidopsis npq* and *tt* mutants. *Planta*, 213: 953-966.
- JOHNSON, D, CD CAMPBELL, JA LEE, TV CALLAGHAN & D GWYNN-JONES. 2003. Nitrogen storage: UV-B radiation and soil microbial communities. *Nature*, 423: 137-138.
- KIRCHHOFF, VWJH, NJ SCHUCH, DK PINHEIRO & JM HARRIS. 1996. Evidence for ozone hole perturbation at 30° South. *Atmos. Environ.*, 30: 1481-1488.
- KIRCHHOFF, VWJH, E ECHER, NP LEME & AA SILVA. 2000. A variação sazonal da radiação ultravioleta solar biologicamente ativa. *Brazil. J. Geophy.*, 18: 74.
- LARKUM, AWD & WF WOOD. 1993. The effect of UV-B radiation on photosynthesis and respiration of phytoplankton, benthic macroalgae, and seagrasses. *Photosynth. Res.*, 36: 17-23.
- LEEGOOD, RC. 1993. Carbon metabolism. In: HALL, DO, ACURLOCK, JMO, BOLHAR-NORDENKAMPF, HR, LEEGOOD, RC & LONG, SP, *Photosynthesis and production in a changing environment*. Chapman & Hall: London, p. 245-267.
- LOVELL, CE, BF CLOUGH & IE WOODROW. 1992. Distribution and accumulation of ultraviolet radiation absorbing compounds in leaves of tropical mangroves. *Planta*, 188: 143-154.
- NEVES, LS & CSB COSTA. 2001. Crescimento de *Salicornia gaudichaudiana* Mog. em diferentes condições de salinidade. In: XIV Semana Nacional de Oceanografia. CALO/FURG, Rio Grande, RS. Anais. CDROM pub. 033.
- RAVINDRAN, KC, N MAHESH-KUMAR, V AMIRTHLINGAM, R RANGANATHAN, KP CHELLAPPAN & G KULAMDAIVELU. 2001. Influence of UV-B supplemental radiation on growth and pigment content in *Suaeda maritima* L. *Biol. Plant.*, 44: 467-469.
- ROZEMA, J, J VAN DE STAAL, LO BJÖRN & M CALDWELL. 1997. UV-B as an environmental factor in plant life: stress and regulation. *Trends Ecol. Evol.*, 12: 22-27.
- ROUSSEAU, MC, CL BALLARÉ, CV GIORDANO, AL SCOPEL, AM ZIMA, M SWARBERG-BRACCHITTA, PS SEARLES, MM CALDWELL & SB DÍAZ. 1999. Ozone depletion and UVB radiation: impact on plant DNA damage in southern South America. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, 96: 15310-15315.

- SANTEE, ML, WG READ, JW WATERS, GL FROIDEVAUX, GL MANNEY, DA FLOWER, RF JARNOT, RS HARWOOD & GE PECKHAM. 1995. Interhemispheric differences in polar stratospheric HNO₃, H₂O, ClO, and O₃. *Science*, 267: 849-852.
- SAILE-MARK, M & M TEVINI. 1997. Effects of solar UV-B radiation on growth, flowering and yield of central and southern European bush bean cultivars (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Ecol.*, 128: 115-125.
- SEELIGER, U & CSB COSTA. 1997. Natural and human impacts. In: U SEELIGER, ODEBRECHT, C & JP CASTELLO, *Subtropical Convergence Environments: The Coast and Sea in the Warm-Temperate Southwestern Atlantic*. Springer-Verlag: Berlin, p. 197-203.
- TIKU, BL. 1976. Effect of salinity on the photosynthesis of the halophyte *Salicornia rubra* and *Distichlis stricta*. *Physiol. Plant.*, 37: 23-28.
- TOLENTINO, M, C ROMEU, RC ROCHA-FILHO & RR SILVA. 1995. *O azul do planeta: um retrato da atmosfera terrestre*. Editora Moderna: São Paulo.
- TOSSERAMS, M, E MAGENDANS & J ROZEMA. 1997. Differential effects of elevated ultraviolet-B radiation on plant species of a dune grassland ecosystem. *Plant Ecol.*, 128: 266-281.
- ZAR, JH. 1984. *Biostatistical analysis*. 2nd. Edition. Prentice-Hall: Englewood Cliffs.

Data de recebimento: 11/05/2005
Data de aceite: 20/04/2006

