

EUGENE P. ODUM

# FUNDAMENTOS DE ECOLOGIA

*6.ª edição*

N.Cham. 574.5 O27f 6.ed.

Autor: Odum, Eugène P.

Título: Fundamentos de Ecologia.



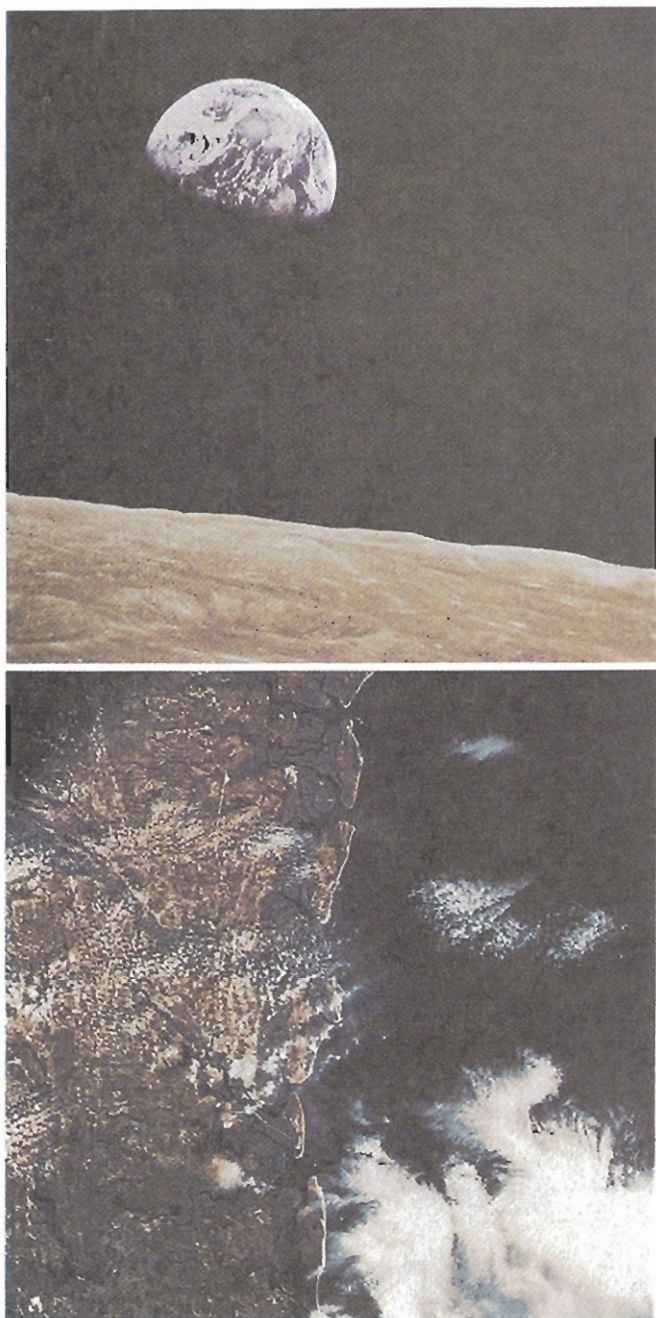
00018517

66545

Ex.3 CEFET-PR - BIBCM

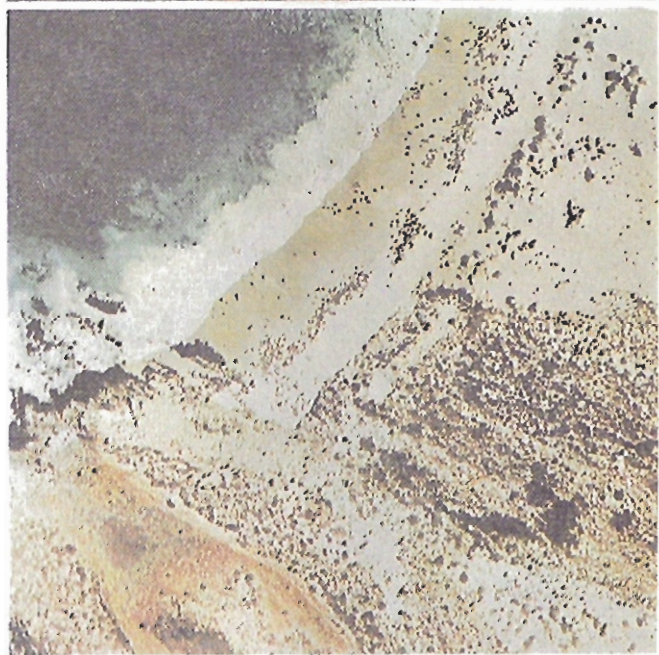
SERVICO DE EDUCAÇÃO E BOLSAS

FUNDAÇÃO CALOUSTE GULBENKIAN



A biosfera e alguns dos seus ecossistemas tal como são vistos de perto e de longe. A série de fotografias ilustra como a fotografia à distância pode ajudar no estudo das inter-relações entre o organismo e o ambiente. *Em cima:* O nível biosfera – uma vista da Terra obtida de uma cápsula espacial em órbita da Lua (superfície lunar no primeiro plano). *Em baixo:* O nível ecossistema – uma vista da costa da Geórgia colhida por um astronauta da Apollo 9. Nesta fotografia a infravermelhos as praias banhadas pelo Oceano Atlântico destacam-se em branco e o verde das florestas como sombras de vermelho. Entre as ilhas e o Continente os sapais proporcionam um viveiro para a vida marinha. Muitas das ilhas são desabitadas.





*Em cima:* O nível comunidade — são evidenciadas as etapas sucessivas de uma floresta tropical nesta fotografia a infravermelhos de um sítio de prova em Tocache, Peru, da Development and Resources Transportation Co. (notem-se duas clareiras na floresta e uma estrada). Árvores dominantes, que perdem as folhas na estação seca, destacam-se como manchas cinzentas. *Em baixo:* O nível população — o deserto **contacta** com o mar fértil, que proporciona alimento às focas (manchas **escuras** na praia), nesta fotografia da linha de costa da Califórnia. É claramente visível o contraste entre fertilidade e infertilidade. (A fotografia em cima à direita é obséquio da Development and Resources Transportation Co., Silver Spring, Md.; as restantes são obséquio da National Aeronautics and Space Administration, Washington, D. C.).

# ÍNDICE GERAL

---

## Parte 1

### PRINCÍPIOS E CONCEITOS ECOLÓGICOS BÁSICOS

PREFÁCIO À EDIÇÃO PORTUGUESA . . . . . V

NOTA DO TRADUTOR . . . . . XI

#### Capítulo 1

##### INTRODUÇÃO: O DOMÍNIO DA ECOLOGIA

- |   |   |
|---|---|
| 1. Ecologia - Sua Relação com Outras Ciências e sua Importância para a Civilização Humana | 3 |
| 2. As Subdivisões da Ecologia . . . . .   | 8 |
| 3. Acerca de Modelos . . . . .  | 9 |

#### Capítulo 2

##### PRINCÍPIOS E CONCEITOS RELATIVOS AO ECOSISTEMA

- |   |    |
|---|----|
| 1. Conceito de Ecossistema . . . . .                  | 11 |
| 2. O Controlo Biológico do Ambiente Químico . . . . . | 32 |
| 3. Produção e Decomposição na Natureza . . . . .      | 35 |
| 4. Homeostasia do Ecossistema . . . . .               | 50 |

#### Capítulo 3

##### PRINCÍPIOS E CONCEITOS RELATIVOS À ENERGIA NOS SISTEMAS ECOLÓGICOS

- |  |    |
|--|----|
| 1. Resumo de Conceitos Fundamentais Relacionados com a Energia . . . . . | 55 |
| 2. O Ambiente Energético . . . . .                                       | 60 |
| 3. Conceito de Produtividade . . . . .                                   | 65 |



## XIV

4. Cadeias Alimentares, Teias Alimentares e Níveis Tróficos . . . . .	96
5. Metabolismo e Tamanho dos Indivíduos . . . . .	118
6. Estrutura Trófica e Pirâmides Ecológicas . . . . .	123
7. Sumário: Energética do Ecossistema . . . . .	129

### Capítulo 4

#### PRINCÍPIOS E CONCEITOS RELATIVOS AOS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS

1. Padrões e Tipos Básicos de Ciclos Biogeoquímicos . . . . .	133
2. Estudo Quantitativo dos Ciclos Biogeoquímicos . . . . .	143
3. O Ciclo Sedimentar . . . . .	154
4. Ciclagem dos Elementos não Essenciais . . . . .	156
5. Ciclagem dos Nutrientes Orgânicos . . . . .	158
6. Ciclagem de Nutrientes nos Trópicos . . . . .	160
7. Vias de Renovação de Ciclo . . . . .	162

### Capítulo 5

#### PRINCÍPIOS RELATIVOS AOS FACTORES LIMITANTES

1. «Lei» do Mínimo de Liebig . . . . .	167
2. «Lei» da Tolerância de Shelford . . . . .	169
3. Conceito Combinado dos Factores Limitantes . . . . .	175
4. As Condições de Existência como Factores Reguladores . . . . .	183
5. Breve Resumo Sobre Factores Físicos Importantes como Factores Limitantes . . . . .	186
6. Indicadores Ecológicos . . . . .	219

### Capítulo 6

#### PRINCÍPIOS E CONCEITOS RELATIVOS À ORGANIZAÇÃO A NÍVEL DA COMUNIDADE

1. Conceito de Comunidade Biótica . . . . .	221
2. Classificação no Interior da Comunidade e Conceito de Dominância Ecológica . . . . .	226
3. Análise da Comunidade . . . . .	230
4. Diversidade de Espécies nas Comunidades . . . . .	235
5. Padrões nas Comunidades . . . . .	244
6. Ecotonos e Conceito de Efeito de Bordadura . . . . .	250
7. Paleoecologia: A Estrutura das Comunidades em Idades Passadas . . . . .	252

### Capítulo 7

#### PRINCÍPIOS E CONCEITOS RELATIVOS À ORGANIZAÇÃO A NÍVEL DA POPULAÇÃO

1. Propriedades do Grupo População . . . . .	257
2. Densidade da População e Índices de Abundância Relativa . . . . .	258
3. Conceitos Básicos Relativos aos Ritmos . . . . .	264
4. Natalidade . . . . .	268
5. Mortalidade . . . . .	271

6. Distribuição de Idades na População . . . . .	280
7. A Taxa Intrínseca de Aumento Natural . . . . .	285
8. Forma de Crescimento da População e Conceito de Capacidade de Sustentação . . . . .	292
9. Flutuações da População e as Chamadas Oscilações «Cíclicas» . . . . .	300
10. Regulação da População e os Conceitos de Acções Independentes e Dependentes da Densidade no seu Controlo . . . . .	312
11. Dispersão da População . . . . .	319
12. Corrente de Energia na População ou Bioenergética . . . . .	324
13. Estrutura da População: Padrões de Distribuição Interna (Dispersão) . . . . .	328
14. Estrutura da População: Agregação e Princípio de Allee . . . . .	332
15. Estrutura da População: Isolamento e Territorialidade . . . . .	335
16. Tipos de Interação Entre Duas Espécies . . . . .	338
17. Interações Negativas: Competição Interespecífica . . . . .	343
18. Interações Negativas: Predação, Parasitismo e Antibiose . . . . .	353
19. Interações Positivas: Comensalismo, Cooperação e Mutualismo . . . . .	366

## Capítulo 8

### A ESPÉCIE E O INDIVÍDUO NO ECOSISTEMA

1. Conceitos de Habitat e de Nicho Ecológico . . . . .	375
2. Equivalentes Ecológicos . . . . .	382
3. Deslocamento de Carácter: Simpatría e Alopatria . . . . .	384
4. Selecção Natural: Especiação Alopátrica e Simpátrica . . . . .	386
5. Selecção Artificial: Domesticação . . . . .	389
6. Relógios Biológicos . . . . .	393
7. Padrões de Conduta Básicos . . . . .	396
8. Conduta Reguladora e Compensatória . . . . .	400
9. Conduta Social . . . . .	401

## Capítulo 9

### DESENVOLVIMENTO E EVOLUÇÃO DO ECOSISTEMA

1. A Estratégia do Desenvolvimento do Ecossistema . . . . .	403
2. Conceito de Clímax . . . . .	423
3. Importância da Teoria do Desenvolvimento do Ecossistema para a Ecologia Humana . . . . .	428
4. Evolução do Ecossistema . . . . .	435
5. Coevolução . . . . .	439
6. Selecção de Grupo . . . . .	441

## Capítulo 10

### ECOLOGIA DOS SISTEMAS: ABORDAGEM POR ANÁLISE DE SISTEMAS E MODELAÇÃO MATEMÁTICA EM ECOLOGIA

Introdução . . . . .	445
1. A Natureza dos Modelos Matemáticos . . . . .	446
2. Os Objectivos da Construção de Modelos . . . . .	448



3. Anatomia dos Modelos Matemáticos . . . . .	449
4. Instrumentos Matemáticos Básicos na Construção de um Modelo . . . . .	452
5. Análise das Propriedades do Modelo . . . . .	458
6. Métodos para o Desenvolvimento de Modelos . . . . .	462

## Parte 2

### O MÉTODO DO HABITAT

Introdução . . . . .	473
----------------------	-----

#### Capítulo 11

##### ECOLOGIA DA ÁGUA DOCE

1. O Ambiente das Águas Doces: Tipos e Factores Limitantes . . . . .	475
2. Classificação Ecológica dos Organismos de Água Doce ? . . . . .	482
3. O Biota de Água Doce (Flora e Fauna) . . . . .	485
4. Comunidades Lênticas . . . . .	486
5. Lagos . . . . .	497
6. Lagoas . . . . .	506
7. Comunidades Lóticas (Águas Correntes) . . . . .	508
8. Zonagem Longitudinal nos Cursos de Água . . . . .	515
9. Nascentes . . . . .	517

#### Capítulo 12

##### ECOLOGIA MARINHA

1. O Meio Marinho . . . . .	521
2. O Biota Marinho . . . . .	529
3. Zonagem do Mar . . . . .	530
4. Estudo Quantitativo do Plâncton . . . . .	532
5. Comunidades do Meio Marinho . . . . .	535

#### Capítulo 13

##### ECOLOGIA DOS ESTUÁRIOS

1. Definição e Tipos . . . . .	563
2. Biota e Produtividade . . . . .	570
3. Potencial de Produção de Alimentos . . . . .	576
4. Resumo . . . . .	578

## Capítulo 14

### ECOLOGIA TERRESTRE

1. O Ambiente Terrestre . . . . .	581
2. Biota Terrestre e Regiões Biogeográficas . . . . .	582
3. Estrutura Geral das Comunidades Terrestres . . . . .	584
4. O Subsistema Solo . . . . .	590
5. O Subsistema Vegetação . . . . .	599
6. Os Permeantes do Ambiente Terrestre . . . . .	604
7. Distribuição das Principais Comunidades Terrestres, os Biomas . . . . .	606

## Parte 3

### APLICAÇÕES E TECNOLOGIA

Introdução . . . . .	645
----------------------	-----

## Capítulo 15

### RECURSOS

1. Conservação de Recursos Naturais em Geral . . . . .	649
2. Recursos Minerais . . . . .	652
3. Agricultura e Silvicultura . . . . .	655
4. Ordenamento da Vida Silvestre . . . . .	659
5. Aquacultura . . . . .	662
6. Ordenamento das Grandes Áreas de Pastagem . . . . .	666
7. Dessalinização e Modificação Meteorológica . . . . .	668
8. Uso do Solo . . . . .	670

## Capítulo 16

### POLUIÇÃO E SAÚDE AMBIENTAL

1. O Custo da Poluição . . . . .	686
2. Os Tipos de Poluição . . . . .	688
3. As Fases do Tratamento de Resíduos . . . . .	691
4. Estratégia do Ordenamento e do Controlo dos Resíduos . . . . .	695
5. Vigilância da Poluição . . . . .	698
6. Direito Ambiental . . . . .	700
7. Algumas Áreas de Problemas . . . . .	704



## XVIII

### Capítulo 17

#### ECOLOGIA DA RADIAÇÃO

1. Resumo dos Conceitos e Terminologia Nuclear de Importância Ecológica . . . . .	716
2. Radiossensibilidade Comparada . . . . .	720
3. Efeitos da Radiação a Nível do Ecossistema . . . . .	725
4. O Destino dos Radionuclídeos no Ambiente . . . . .	728
5. O Problema da Precipitação Radioactiva . . . . .	731
6. Controlo dos Resíduos . . . . .	736
7. Futura Investigação Radioecológica . . . . .	740

### Capítulo 18

#### A DETECÇÃO REMOTA COMO INSTRUMENTO PARA O ESTUDO E O ORDENAMENTO DOS ECOSISTEMAS

1. Bases Físicas para a Detecção Remota . . . . .	742
2. Processo de Extracção Remota da Informação . . . . .	747
3. O Papel da Detecção Remota na Investigação Ecológica . . . . .	754

### Capítulo 19

#### PERSPECTIVAS EM ECOLOGIA MICROBIANA

1. Uma Breve Nota Histórica . . . . .	768
2. A Questão dos Números . . . . .	769
3. A Questão da Identificação . . . . .	774
4. A Questão da Execução . . . . .	777
5. A Questão do Ritmo da Função . . . . .	779
6. Resumo . . . . .	788

### Capítulo 20

#### ECOLOGIA DO VOO ESPACIAL

1. Tipos de Sistemas de Sustentação da Vida . . . . .	792
2. Exobiologia . . . . .	806
Resumo . . . . .	808

## Capítulo 21

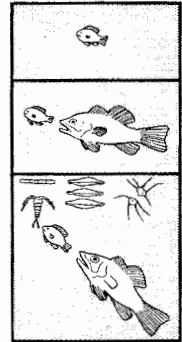
## PARA UMA ECOLOGIA HUMANA APLICADA

1. Resumo Histórico . . . . .	812
2. A Ecologia da População Humana . . . . .	817
3. Componentes para uma Ecologia Humana Aplicada . . . . .	821
BIBLIOGRAFIA . . . . .	825
ÍNDICE COM GLOSSÁRIO . . . . .	901



Parte 1

PRINCÍPIOS E CONCEITOS  
BÁSICOS DA ECOLOGIA



# Capítulo 1 – INTRODUÇÃO: O DOMÍNIO DA ECOLOGIA

---

## **1. ECOLOGIA – SUA RELAÇÃO COM OUTRAS CIÊNCIAS E SUA IMPORTÂNCIA PARA A CIVILIZAÇÃO HUMANA**

O homem tem-se interessado pela ecologia, de uma forma prática, desde os primeiros tempos da sua história. Na sociedade primitiva cada indivíduo, para sobreviver, precisava de ter um conhecimento concreto do seu ambiente, isto é, das forças da natureza, das plantas e dos animais que o rodeavam. A civilização começou, de facto, quando o homem aprendeu a servir-se do fogo e de outros instrumentos para modificar o seu ambiente. Para a humanidade no seu conjunto é mesmo mais necessário do que nunca possuir um conhecimento inteligente do ambiente em que vive, condição de sobrevivência da nossa complexa civilização, uma vez que as «leis da natureza» fundamentais não foram revogadas; apenas a sua natureza aparente e as relações quantitativas se foram alterando à medida que a população humana foi aumentando e se expandiu o poder do homem para alterar o ambiente.

Tal como todos os aspectos do conhecimento, a ciência da ecologia teve, ao longo da história, um desenvolvimento gradual, embora espasmódico. As obras de Hipócrates, Aristóteles e outros filósofos da cultura grega contêm material de natureza claramente ecológica. Sem embargo, os gregos não tiveram uma palavra própria para designar. A palavra «ecologia» é de aquisição recente e foi proposta pela primeira vez pelo biólogo alemão Ernest Haeckel, em 1869. Antes disso, muitos dos grandes homens do renascimento biológico dos séculos dezoito e dezanove tinham contribuído para o tema, embora a designação de «ecologia» não fosse ainda utilizada. Por exemplo, Anton van Leeuwenhoek, mais conhecido como um pioneiro da microscopia dos princípios dos

anos setecentos, foi também pioneiro do estudo das «cadeias alimentares» e da «regulação da população» (ver Egerton, 1968), duas áreas importantes da ecologia moderna. Como um domínio específico aceite da biologia, a ciência da ecologia surge por volta de 1900, passando a fazer parte do vocabulário geral apenas no decénio passado. Hoje, toda a gente está perfeitamente ciente que as ciências do ambiente constituem instrumentos indispensáveis para criar e manter a qualidade da civilização humana. Em consequência, a ecologia está rapidamente a tornar-se o ramo da ciência mais importante para a vida quotidiana de todo o homem, mulher e criança.

A palavra ecologia deriva da palavra grega *oikos*, que significa «casa» ou «lugar onde se vive». Em sentido literal, a ecologia é o estudo dos organismos «em sua casa». A ecologia define-se usualmente como o estudo das relações dos organismos ou grupos de organismos com o seu ambiente, ou a ciência das inter-relações que ligam os organismos vivos ao seu ambiente. Uma vez que a ecologia se ocupa especialmente da biologia de *grupos* de organismos e de processos *funcionais* na terra, no mar e na água doce, está mais de harmonia com a moderna aceção definir a ecologia como o estudo da estrutura e do funcionamento da natureza, considerando que a humanidade é uma parte dela. Uma das definições do Webster's Unabridged Dictionary parece particularmente ajustada aos últimos decénios do século XX, ao apresentá-la como «a totalidade ou o padrão das relações entre os organismos e o seu ambiente». A longo prazo, a melhor definição para o domínio de uma matéria ampla é provavelmente a mais curta e a menos técnica, como, por exemplo, «biologia do ambiente».

Isto no que se refere às definições. Para compreender o domínio e a importância da ecologia, a matéria tem de ser considerada em relação com outros ramos da biologia e com as ciências em geral. No presente estágio de especialização nos empreendimentos humanos, as inevitáveis conexões entre campos diversos são muitas vezes obscurecidas por uma grande quantidade de conhecimentos em cada um deles (e por vezes também, há que admiti-lo, pelos cursos estereotipados das nossas escolas superiores). No outro extremo, quase todo o domínio de saber pode ser definido de forma tão geral que abarque uma enorme série de material de estudo. Por conseguinte, os «domínios» reconhecidos precisam ter limites reconhecidos, mesmo que esses limites sejam um tanto arbitrários e estejam sujeitos a deslocamentos de quando em quando. No caso da ecologia verificou-se uma alteração na extensão, particularmente assinalável à medida que foi aumentando a atenção do público em geral sobre a matéria. Para muitos, a «ecologia» significa actualmente «a totalidade do homem e do ambiente». Examine-se porém a posição académica, mais tradicional, da ecologia na família das ciências.

Considerem-se, por ora, as divisões da biologia. Corta-se tradicionalmente o «bolo de várias camadas» da biologia, por assim dizer, em porções pequenas de dois modos diferentes, como pode ver-se na Figura 1-1. Pode-se dividi-lo «horizontalmente» naquilo que é designável por divisões «básicas», porque se ocupam dos fundamentos

comuns a todas as formas de vida ou, pelo menos, não se limitam a determinados organismos. A morfologia, a fisiologia, a genética, a ecologia, a evolução, a biologia molecular e a biologia do desenvolvimento são exemplos de tais divisões. Pode-se também dividir o bolo «verticalmente» naquilo que é possível designar por divisões «taxonómicas», isto é, em divisões que se ocupam da morfologia, fisiologia, ecologia, etc., de categorias específicas de organismos. A zoologia, a botânica e a bacteriologia são grandes divisões deste tipo, e a ficologia, a protozoologia, a micologia, a entomologia, a ornitologia, etc., são divisões que se ocupam de grupos mais limitados de organismos. Assim, a ecologia é uma divisão básica da biologia e, como tal, é ela própria parte integrante de todas e de cada uma das divisões taxonómicas. São úteis ambas as perspectivas. Com frequência, é muito conveniente limitar o trabalho a determinados grupos taxonómicos, já que tipos distintos de organismos requerem métodos de estudo diferentes (não podemos estudar águias com os mesmos métodos utilizados para estudar bactérias) e porque alguns grupos são, economicamente ou por outro motivo, muito mais importantes ou interessantes para o homem do que outros. Em última instância, sem embargo, há que delimitar e verificar princípios unificadores para que o campo de estudo possa ser classificado como «básico». A finalidade da Parte I deste livro consiste em descrever resumidamente este aspecto da ecologia.

A melhor maneira de delimitar a ecologia moderna talvez seja considerá-la em termos do conceito dos *níveis de organização*, visualizados como uma espécie de «espectro biológico», como consta da Figura 1-2. Os termos comunidade, população, organismo, órgão, célula e gene são largamente utilizados para vários níveis bióticos principais apresentados num arranjo hierárquico, de grande a pequeno, na Figura 1-2. A interacção com o ambiente físico (energia e matéria) a cada nível produz sistemas funcionais característicos. Por *sistema* quer significar-se exactamente o que o Webster's

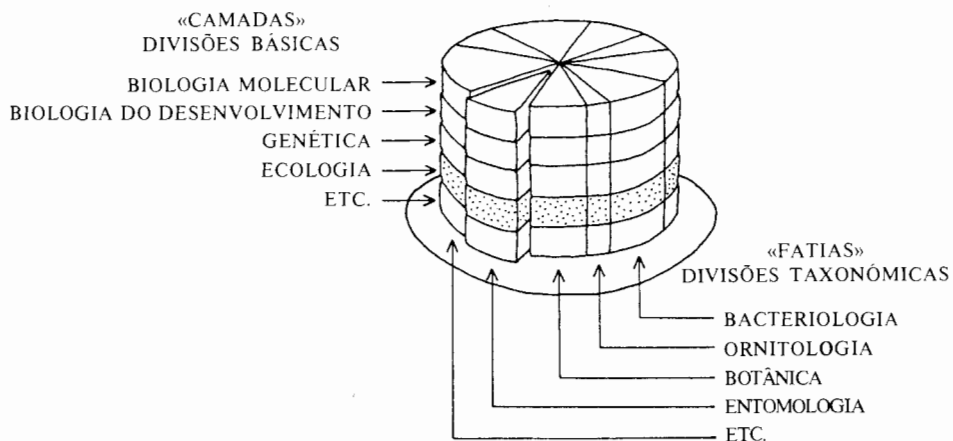


Figura 1-1. O «bolo em camadas» da biologia, ilustrando as divisões «básicas» (horizontais) e «taxonómicas» (verticais).

Collegiate Dictionary define como «componentes com interacção e interdependência regulares formando um todo unificado». Os sistemas que contêm componentes vivos (sistemas biológicos ou biosistemas) podem ser concebidos a qualquer nível na hierarquia ilustrada na Figura 1-2, ou em qualquer posição intermédia conveniente ou prática para análise. Por exemplo, seria possível considerar não só sistemas de genes, sistemas de órgãos, e assim por diante, como também sistemas de hospedeiro-parasita como níveis intermédios entre população e comunidade.

A ecologia ocupa-se fundamentalmente com a parte direita desse espectro, isto é, com os níveis dos sistemas a partir do nível do organismo. Em ecologia, o termo *população*, inicialmente criado para designar um grupo de pessoas, foi alargado para incluir grupos de indivíduos de qualquer tipo de organismos. De forma análoga, o termo *comunidade* no sentido ecológico (algumas vezes designada por «comunidade biótica») inclui todas as populações que ocupam uma área determinada. A comunidade e o ambiente inerte funcionam juntos como um sistema ecológico ou *ecossistema*. Os termos *biocenose* e *biogeocenose*, de uso frequente nas literaturas europeia e russa, são grosso modo equivalentes a comunidade e a ecossistema, respectivamente. O sistema ecológico maior e mais aproximadamente auto-suficiente que se conhece designa-se com frequência por *biosfera* ou *ecosfera*, sistema que inclui todos os organismos vivos da Terra interagindo com o ambiente físico, como um todo, de tal forma que se mantém um sistema intermédio de estado constante no fluxo de energia entre a grande entrada de energia solar e o sorvedouro térmico que o espaço constitui.

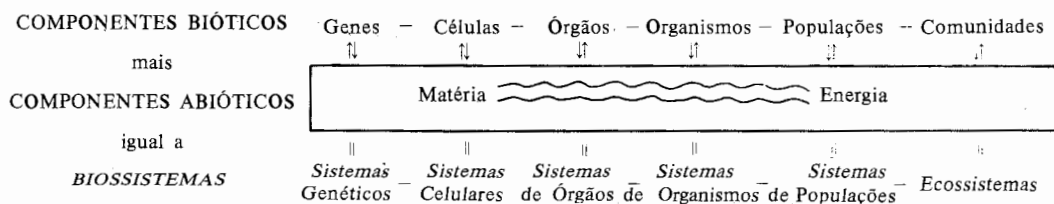


Figura 1-2. Espectro dos níveis de organização. A ecologia incide sobre a parte direita do espectro, isto é, sobre os níveis de organização dos organismos aos ecossistemas.

Importa notar que se não indicaram linhas precisas ou rupturas no «espectro» (\*) anterior, nem sequer entre o organismo e a população. Uma vez que, quando se trata *do homem e dos animais superiores*, há o hábito de pensar no indivíduo como sendo a última unidade, a ideia de um espectro contínuo poderá parecer estranha à primeira vista. Contudo, dos pontos de vista da interdependência, das inter-relações e da sobrevivência, não pode haver soluções de continuidade em parte alguma ao longo da linha. O organismo individual, por exemplo, não pode sobreviver por muito tempo sem a sua população, como o órgão não poderia subsistir como uma unidade que se auto-perpetua

(\*) De facto, o espectro de «níveis» pode em teoria, tal como um espectro de radiação ou uma escala logarítmica, estender-se infinitamente em ambos os sentidos.

sem o seu organismo. De forma semelhante, a comunidade não pode existir sem a circulação de materiais e a corrente de energia no ecossistema.

Uma das razões para listar os níveis de organização horizontalmente em vez de verticalmente consiste em salientar que, a longo prazo, nenhum nível é mais ou menos importante ou mais ou menos digno de estudo científico do que qualquer outro. Alguns atributos vão-se tornando, obviamente, mais complexos e variáveis à medida que se progride da esquerda para a direita, porém, *é um facto frequentemente subestimado que outros atributos se vão tornando menos complexos e menos variáveis à medida que se passa da unidade pequena para a grande*. Devido a mecanismos homeostáticos, isto é, resistências e balanços, forças e contraforças, produz-se um certo montante de integração à medida que unidades mais pequenas funcionam dentro de unidades maiores. Por exemplo, o ritmo da fotossíntese de uma comunidade florestal é menos variável que o das folhas individuais ou o das árvores que dela fazem parte, dado acontecer que quando uma parte abranda a outra acelera de uma forma compensatória. *Quando se consideram as características únicas que se desenvolvem em cada nível, não há nenhuma razão para supor que algum nível seja mais difícil ou mais fácil de estudar quantitativamente do que outro*. Por exemplo, o crescimento e o metabolismo podem estudar-se eficazmente ao nível celular ou ao nível do ecossistema utilizando tecnologias e unidades de medida de ordem de grandeza diferente. Além do mais, o que se descobre a um dado nível *ajuda no estudo de outro nível, embora nunca explique por completo os fenómenos que neste ocorrem*. Isto constitui um ponto importante, dado algumas pessoas sustentarem, por vezes, ser inútil tentar trabalhar com populações e comunidades complexas quando as unidades mais pequenas ainda não estão completamente compreendidas. Se esta ideia fosse seguida até à sua conclusão lógica, todos os biólogos deveriam concentrar-se num só nível, o celular por exemplo, até resolverem os problemas deste nível; depois poderiam estudar tecidos e órgãos. De facto, esta filosofia foi largamente defendida até os biólogos terem descoberto que cada nível tem características que o conhecimento do nível imediatamente inferior só *em parte* explica. Por outras palavras, nem todos os atributos de um nível mais alto podem ser previstos se apenas se conhecerem as propriedades do nível inferior. Tal como as propriedades da água não podem ser previstas se apenas forem conhecidas as propriedades do hidrogénio e do oxigénio, tão pouco se podem prever as características de ecossistemas a partir do conhecimento de populações isoladas; é preciso estudar tanto a floresta (isto é, o conjunto) como as árvores (isto é, as partes). Feibleman (1954) denominou esta importante generalização por «teoria dos níveis integrantes».

Em resumo, o princípio da *integração funcional envolvendo propriedades adicionais com o aumentar da complexidade da estrutura* é um dos princípios especialmente importantes que o ecologista deve reter. Os progressos havidos na tecnologia durante os últimos dez anos tornaram possível tratar quantitativamente sistemas grandes e complexos, como os ecossistemas. A metodologia dos traçadores, a química de massas



(espectrometria, colorimetria, cromatografia, etc.), a detecção remota, o controlo automático, a modelação matemática e a metodologia dos computadores proporcionaram os instrumentos. A tecnologia é, sem dúvida, uma espada de dois gumes; pode ser o meio de compreender a totalidade do homem e da natureza ou de os destruir.

## 2. AS SUBDIVISÕES DA ECOLOGIA

Quanto a subdivisões, a ecologia é por vezes dividida em *autoecologia* e *sinecologia*. A autoecologia trata do estudo do organismo individual ou de uma dada espécie. Geralmente destacam-se as biológicas e o comportamento como meios de adaptação ao ambiente. A sinecologia trata do estudo de grupos de organismos que se encontram associados uns aos outros formando uma unidade. Assim, por exemplo, caso se efectue um estudo da relação de um carvalho branco (ou das árvores da espécie *Quercus alba* em geral) ou de um tordo silvestre (ou dos tordos silvestres em geral) com os respectivos ambientes, o estudo terá carácter autoecológico. Porém, se o estudo respeita à floresta em que vivem o carvalho branco ou o tordo silvestre, então o trabalho terá carácter sinecológico. No primeiro caso, a atenção centra-se estritamente num organismo particular com o propósito de analisar como se adapta ao quadro ecológico geral, tal como podemos concentrar a atenção num objecto particular de uma pintura. No segundo caso, o quadro é considerado como um todo, de uma maneira semelhante à que nos levaria a estudar a composição de uma pintura.

Para o objectivo deste livro de texto, a matéria da ecologia é subdividida segundo três critérios. Na Parte 1 os capítulos estão dispostos de acordo com o conceito dos níveis de organização, tal como foi analisado na secção anterior. Parte-se do ecossistema, dado ser este em última instância o nível com o qual há que tratar, e depois serão considerados sucessivamente as comunidades, populações, espécies e organismos individuais. Depois voltar-se-á ao nível do ecossistema para considerar o desenvolvimento, a evolução e a modelação da natureza.

Na Parte 2 a matéria está subdividida segundo o tipo do meio ambiente ou habitat, isto é, em ecologia de água doce, ecologia marinha e ecologia terrestre. Embora os princípios básicos sejam os mesmos, os tipos de organismos, as relações recíprocas com o homem e os métodos de estudo podem ser, porém, completamente distintos para meios diferentes. A subdivisão segundo o habitat é, por outro lado, conveniente como preparação de trabalhos de campo e para apresentação de dados descritivos do biota.

Na Parte 3 consideram-se aplicações por subdivisões, como sejam «recursos naturais», «poluição», «viagem espacial» e «ecologia humana aplicada», com o objectivo de relacionar princípios básicos com problemas.

Tal como se viu para a biologia em geral, também a ecologia pode ser subdividida segundo critérios taxonómicos, por exemplo, ecologia das plantas, ecologia dos insectos, ecologia dos micróbios e ecologia dos vertebrados. A orientação segundo um grupo taxonómico reduzido é vantajosa, uma vez que a atenção fica concentrada em aspectos característicos únicos ou especiais da ecologia do grupo considerado, bem como no desenvolvimento de métodos detalhados. De uma maneira geral, os problemas que apenas pertencem a grupos reduzidos ficam fora do âmbito do presente texto, uma vez se estudam melhor depois de traçados os princípios gerais.

As subdivisões são úteis em ecologia, tal como em qualquer outra ciência, por facilitarem a análise e a compreensão e ainda por sugerirem, dentro de cada campo de estudo, vias de especialização apropriadas. Do exame breve desta secção, conclui-se ser possível concentrar a atenção nos processos, níveis, ambientes, organismos ou problemas e conseguir contribuições úteis para a compreensão global da biologia do ambiente.

### **3. ACERCA DE MODELOS**

Um modelo é uma formulação que imita um fenómeno do mundo real, e por intermédio do qual se podem fazer previsões. Na sua forma mais simples, os modelos podem ser verçais ou gráficos (isto é, informais). Em última análise, porém, para que as previsões quantitativas sejam razoavelmente boas, os modelos terão de ser estatísticos e matemáticos (isto é, formais). Por exemplo, uma formulação matemática que simulasse as alterações numéricas que ocorrem numa população de insectos, e mediante a qual se pudessem prever em dado momento os efectivos da população, deveria ser considerada um modelo biologicamente útil. Se a população em questão fosse uma praga, o modelo poderia além do mais ser economicamente importante.

As operações dos modelos com computador permitem prever resultados prováveis à medida que no modelo se alteram parâmetros, se juntam outros ou se retiram os anteriores. Noutros termos, uma formulação matemática pode com frequência ser «sintonizada» mediante operações de computador, de forma a ser melhorado o «ajuste» ao fenómeno do mundo real. E antes do mais, os modelos são extremamente úteis como resumos do que se sabe sobre a situação que está a ser modelada, e desse modo úteis para delimitar aspectos carecidos de dados novos ou melhores, ou de novos princípios. Quando um modelo não funciona, isto é, quando dá uma imagem deficiente do mundo real, as operações do computador podem com frequência dar indicações sobre os aperfeiçoamentos ou as alterações necessárias.

Quando o modelo tiver provado ser uma boa simulação, então as oportunidades de experimentação são ilimitadas, uma vez que se podem introduzir novos factores ou perturbações e ver como afectam o sistema.

Ao contrário do que supõem muitos cépticos, quando se trata de modelar uma natureza complexa a informação sobre um número relativamente pequeno de variáveis constitui com frequência uma base suficiente para elaborar modelos eficazes, dado que os «factores-chave» ou os «factores integrantes» (como foi examinado na Secção 2 deste capítulo introdutório) dominam ou controlam com frequência uma larga percentagem da acção. Watt (1963), por exemplo, declarou «Não necessitamos de uma formidável informação sobre um grande número de variáveis para construir modelos matemáticos reveladores da dinâmica de uma população». Quando se sobe para o nível da natureza no seu conjunto, ou do sistema ecológico, este princípio deverá continuar a manter-se válido, desde que as formulações utilizadas no modelo também sejam transportadas para esse nível. Em resumo, não há intenção de que os modelos sejam cópias exactas do mundo real mas sim simplificações que revelem os processos chave necessários para prever.

Nos capítulos que se seguem na Parte 1 deste livro, os princípios encabeçados pela palavra «**Enunciado**» são, efectivamente, modelos verbais do princípio ecológico em questão. Em muitos casos serão também apresentados modelos gráficos ou de circuito, e em alguns incluem-se formulações matemáticas simplificadas para classificação de relações quantitativas. Apresenta-se como capítulo final da Parte 1, sob o título «Ecologia de Sistemas», uma introdução aos processos utilizados na modelação matemática. Acima de tudo, o que este texto procura proporcionar são os princípios, as simplificações e as abstracções que se devem deduzir do mundo real da natureza antes de se poder começar a construir dele um modelo matemático.

## Capítulo 2 – PRINCÍPIOS E CONCEITOS RELATIVOS AO ECOSISTEMA

---

### 1. CONCEITO DE ECOSISTEMA

#### Enunciado

Os organismos vivos e o seu ambiente inerte (abiótico) estão inseparavelmente ligados e interagem entre si. Qualquer unidade que inclua a totalidade dos organismos (isto é, a «comunidade») de uma área determinada interagindo com o ambiente físico por forma a que uma corrente de energia conduza a uma estrutura trófica, a uma diversidade biótica e a ciclos de materiais (isto é, troca de materiais entre as partes vivas e não vivas) claramente definidos dentro do sistema é um sistema ecológico ou *ecossistema*. Do ponto de vista trófico (de *trophe* = alimento), um ecossistema tem dois componentes (que como regra costumam estar separados no espaço e no tempo), um *componente autotrófico* (autotrófico = que se alimenta a si mesmo), no qual predomina a fixação da energia da luz, a utilização de substâncias inorgânicas simples e a elaboração de substâncias complexas, e um *componente heterotrófico* (heterotrófico = que é alimentado por outro), no qual predominam o uso, a nova preparação e a decomposição de materiais complexos. Para fins descritivos é útil considerar que o ecossistema contém os seguintes componentes: (1) *substâncias inorgânicas* (C, N, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, etc.) envolvidas nos ciclos de materiais; (2) *compostos orgânicos* (proteínas, hidratos de carbono, lípidos, substâncias húmicas, etc.) que ligam o biótico e o abiótico; (3) *regime climático* (temperatura e outros factores físicos); (4) *produtores*, organismos autotróficos, em grande

parte plantas verdes, capazes de elaborar alimentos a partir de substâncias inorgânicas simples; (5) *macroconsumidores* ou *fagótrofos*, (*phagos* = para comer), isto é, organismos heterotróficos, principalmente animais, que ingerem outros organismos ou matéria orgânica em partículas; (6) *microconsumidores*, *saprótrofos* (*sapro* = para decompor) ou *osmótrofos* (*osmo* = para passar através da membrana), organismos heterotróficos, sobretudo bactérias e fungos, que fazem a demolição dos compostos complexos dos protoplasmas mortos, absorvem alguns dos produtos da decomposição e libertam nutrientes inorgânicos susceptíveis de utilização pelos produtores, bem como substâncias orgânicas que podem proporcionar fontes de energia ou podem ser inibidoras ou estimulantes para outros componentes bióticos do sistema. Os números 1 a 3 compreendem os componentes abióticos e os números 4 a 6 englobam a *biomassa* (= peso vivo).

Outra subdivisão útil dos heterótrofos com duas categorias, sugerida por Wiegert e Owens (1970), é a seguinte: *biófagos*, organismos que consomem outros organismos vivos, e *saprófagos*, organismos que se alimentam de matéria orgânica morta. Como ficará seguidamente explicado, esta classificação tem em consideração o lapso de tempo que medeia entre o consumo de matéria viva e de matéria morta.

Do ponto de vista funcional um ecossistema pode ser analisado com propriedade nos termos seguintes: (1) circuitos de energia; (2) cadeias alimentares; (3) diversidade de padrões no tempo e no espaço; (4) ciclos nutritivos (biogeoquímicos); (5) desenvolvimento e evolução; e (6) controlo (cibernética).

Em ecologia o ecossistema é a unidade funcional básica, uma vez que inclui tanto organismos (comunidades bióticas) como o ambiente abiótico, cada um deles influenciando as propriedades do outro, sendo ambos necessários para a conservação da vida tal como existe na Terra.

## Explicação

Uma vez que nenhum organismo pode existir por si ou sem um ambiente, o nosso primeiro princípio pode perfeitamente ocupar-se com a «inter-relação» e o princípio da «totalidade» que fazem parte da definição básica de ecologia constante do Capítulo 1, Secção 1: O termo ecossistema foi proposto em primeira mão pelo ecologista inglês A. G. Tansley em 1935, embora o conceito não seja, como se compreende, tão recente. Podem encontrá-lo na história escrita alusões à ideia da unidade dos organismos e do ambiente (assim como à unidade do homem e da natureza) tão longe quanto se queira. Contudo, foi só nos fins dos anos de 1800 que começaram a aparecer de uma forma paralela exposições formais, suficientemente interessantes, nas literaturas ecológicas Americana, Europeia e Russa. Assim, Karl Mobius escrevia em 1877 (em alemão) sobre a comunidade de organismos de um banco de ostras como tratando-se de uma «biocenose» e, em 1887, o americano S. A. Forbes, escrevia o seu ensaio clás-

sico sobre o lago como sendo um «microcosmo». O ecologista russo pioneiro V. V. Dokuchaev (1846-1903) e o seu principal discípulo G. F. Morozov (que se especializou em ecologia florestal) (\*) deram grande ênfase ao conceito de «biocenose», um termo que os ecologistas russos depois alargaram para «geobiocenose» (ver Sukachev, 1944). Assim, qualquer que fosse o meio (água doce, água do mar ou terrestre), os biólogos começaram no final do século a reflectir seriamente na ideia da unidade da natureza. Para exprimir o carácter «holístico» foram também utilizados os termos holocenose (Friederichs, 1930), biossistema (Thienemann, 1939) e corpo bio-inerte (Vernadsky, 1944). Tal como se escreveu no Capítulo 1 (página 6), *ecossistema* é, assim se julga, o termo preferido em inglês, enquanto *biogeocenose* (ou *geobiocenose*) é o termo preferido pelos autores que utilizam as línguas germânica e eslava. Alguns autores tentaram fazer distinções entre as duas palavras, porém no que se refere ao presente livro de texto os dois termos são considerados como sinónimos. «Ecosistema» tem a grande vantagem de ser uma palavra curta, facilmente assimilável por qualquer língua!

O conceito de ecossistema é e deverá ser um conceito amplo, sendo a sua principal função no pensamento ecológico dar realce às relações obrigatórias, à interdependência e às relações causais, isto é, à junção de componentes para formar unidades funcionais. Como corolário disto, uma vez que as partes são operacionalmente inseparáveis do todo, o ecossistema é o nível de organização biológica mais apropriado à aplicação de técnicas de análise de sistemas, matéria que será tratada no Capítulo 10. São diversas as dimensões em que se podem conceber e tratar os ecossistemas. Um tanque, um lago, uma área de floresta ou mesmo uma cultura de laboratório (microecossistema) facultam unidades de estudo convenientes. Enquanto as componentes principais estão presentes e operam juntas, de tal forma que se atinge de alguma maneira estabilidade funcional, a entidade pode ser considerada como um ecossistema. Um charco temporário, por exemplo, é um ecossistema definido com organismos e processos característicos, mesmo que a sua existência activa esteja limitada a um curto período de tempo. Serão examinadas mais tarde as considerações práticas envolvidas na delimitação e na classificação dos ecossistemas.

Uma das características universais de todos os ecossistemas, sejam terrestres, de água doce ou marinhos, sejam architectados pelo homem (agricultura, etc.) ou não, é a interacção entre as componentes autotrófica e heterotrófica, tal como foi delineado no Enunciado. Muito frequentemente estas funções e os organismos responsáveis pelos processos estão parcialmente separados no espaço, no qual se encontram estratificados um sobre o outro, ocorrendo grande parte do metabolismo autotrófico no «cinturão verde», que é o estrato superior no qual está disponível a energia da luz,

---

(\*) A obra principal de Dokuchaev, reimpressa em Moscovo em 1948, foi *Uchenie o zonax prirody* (*Ensino sobre as Zonas da Natureza*). O principal livro de Morozov é *Uchenie o lese* (*Ensino sobre as Florestas*). Agradecemos ao Dr. Roman Jakobson, professor de línguas eslavas na Universidade de Harvard, a informação sobre estas duas obras pouco conhecidas nos Estados Unidos.



e o metabolismo heterotrófico mais intenso no «cinturão pardo», em posição inferior, onde a matéria orgânica se acumula nos solos e nos sedimentos. Também as funções básicas estão parcialmente separadas no tempo, podendo verificar-se um atraso considerável na utilização heterotrófica dos produtos dos organismos autotróficos. Por exemplo, a fotossíntese predomina no copado de um ecossistema florestal. Apenas uma parte, muitas vezes apenas uma pequena parte, dos produtos da fotossíntese é imediata e directamente utilizada pelas plantas e pelos herbívoros e parasitas que se alimentam de folhagem e de lenho novo; a maior parte do material sintetizado (na forma de folhas, lenho e alimento armazenado nas sementes e nas raízes) alcança conseqüentemente a folhada e o solo, que em conjunto constituem um ecossistema heterotrófico bem definido.

Esta separação quanto a espaço e a tempo leva a uma conveniente classificação dos ciclos de energia, a saber: (1) um ciclo de *pastoreio*, no qual o termo pastoreio se refere ao consumo directo de plantas vivas ou partes de plantas, e (2) um ciclo de *detritos orgânicos*, o qual envolve a acumulação e a decomposição de materiais mortos. O termo detrito (= um produto de desintegração, do latim *deterere*, desgastar) foi aproveitado da geologia onde é tradicionalmente utilizado para designar os produtos da desintegração das rochas. Tal como é utilizado neste texto, o termo «detritos» refere-se, salvo indicação<sup>3</sup> em contrário, a todas as partículas de matéria orgânica ligadas à decomposição de organismos mortos. O termo detritos parece o mais indicado de todos os que têm sido sugeridos para designar este importante elo entre o mundo vivo e o inorgânico (ver Odum e de la Cruz, 1963). No próximo capítulo tratar-se-á extensamente dos ciclos de energia, porém, convirá porventura tomar um contacto preliminar com a Figura 3-8, página 102.

Uma posterior subdivisão do ecossistema em seis «componentes» e em seis «processos» (como ficou enumerado no Enunciado) faculta uma classificação ecológica conveniente, embora um tanto arbitrária, salientando as primeiras a estrutura e as últimas a função. Embora frequentemente sejam necessários métodos distintos para delinear a estrutura, por um lado, e para medir os ritmos da função, por outro, o objectivo último do estudo é, a qualquer nível de organização biológica, conhecer as relações entre a estrutura e a função. Os oito capítulos seguintes são dedicados a esta tarefa tendo em atenção os níveis ecológicos.

Os componentes abióticos que limitam e controlam os organismos serão detalhadamente considerados no Capítulo 5, e no final deste capítulo será analisado o papel dos organismos no controlo do ambiente abiótico. Como princípio geral, pode pôr-se em relevo que do ponto de vista operacional as partes viva e não viva dos ecossistemas se encontram tão entrelaçadas na textura da natureza que é difícil separá-las (daí as classificações operacionais que não fazem uma distinção rígida entre o biótico e o abiótico). A maior parte dos elementos vitais (C, H, O, N, P, e assim por diante) e dos compostos orgânicos (hidratos de carbono, proteínas, lípi-

dos, etc.) não só se encontram tanto dentro como fora dos organismos vivos, como estão numa condição de fluxo constante entre os estados vivo e não vivo. Há, porém, algumas substâncias que parecem estar exclusivamente ligadas a um ou a outro estado. Por exemplo, o material de reserva ATP (trifosfato de adenosina), de elevada energia, apenas se encontra no interior das células vivas (ou a sua existência no exterior é pelo menos muito transitória), enquanto as *substâncias húmicas*, que são resistentes produtos finais da decomposição (ver página 44), nunca se encontram no interior das células, embora sejam um componente principal e característico de todos os ecossistemas. Outros complexos bióticos chave, tais como o material genético DNA (ácido desoxirribonucleico) e as clorofilas, ocorrem tanto dentro como fora dos organismos, embora fiquem não funcionais quando fora da célula. Como ficará assinalado mais adiante, a mensuração quantitativa do ATP, do húmus e da clorofila numa base de área ou de volume facultam índices da biomassa, da decomposição e da produção, respectivamente.

Os três componentes vivos (produtores, fagótrofos e saprótrofos) podem ser considerados como os «três reinos funcionais da natureza» uma vez que estão assentes no tipo de nutrição e na fonte de energia utilizada. Estas categorias ecológicas não deverão ser confundidas com os reinos taxonómicos, sem embargo de certos paralelismos, como salientou Whittaker (1969) e a Figura 2-1 mostra. No arranjo dos filas de Whittaker numa «árvore geneológica» da evolução encontram-se todos os três tipos de nutrição no Monera e no Protista, ao passo que os três ramos superiores, isto é, «plantas», «fungos» e «animais», estão especializados como «produtores», «absorventes» e «ingestores», respectivamente. Deve destacar-se ser a classificação ecológica uma classificação por funções e não por espécies em si. Algumas espécies de organismos ocupam posições intermédias nas séries e outras são capazes de substituir o seu modo de nutrição de acordo com as circunstâncias ambientais. A separação dos heterotróficos em grandes e pequenos consumidores, sendo arbitrária, justifica-se na prática por motivo de serem muito diversos os métodos de estudo que requerem. Os microrganismos heterotróficos (bactérias, fungos, etc.) são relativamente imóveis (mergulhados regra geral num meio em decomposição), muito pequenos e com elevadas taxas de metabolismo e de renovação. A especialização é mais evidente bioquímica do que morfológicamente; em consequência, não é como regra possível determinar o seu papel no ecossistema por métodos directos, como sejam o de os observar ou contar. Os organismos designados por macroconsumidores obtêm a sua energia por ingestão heterotrófica de matéria orgânica em partículas. São estes em grande parte os «animais» no sentido lato do termo. Tendem a estar morfológicamente adaptados à busca e à colheita activa de alimento, com desenvolvimento, nas formas superiores, de sistemas complexos, tanto sensitivo-neuromotores, como digestivos, respiratórios e circulatórios. Nas anteriores edições deste texto os microconsumidores, ou saprótrofos, foram

Plantas

Fungos

Animais

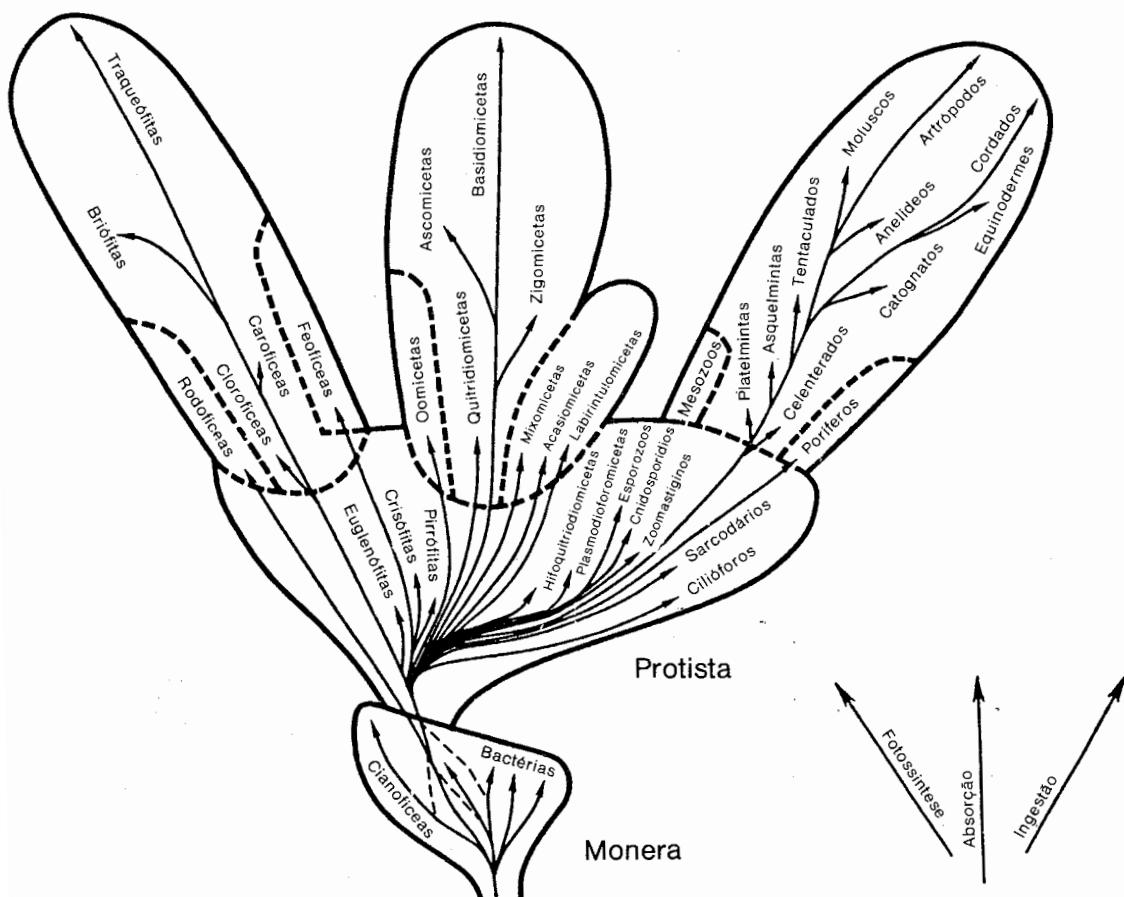


Figura 2-1. Um sistema de cinco reinos baseado em três níveis de organização — o procariontário (reino Monera), o eucariótico unicelular (reino Protista) e o eucariótico multicelular e multinucleado. Em cada nível há divergência quanto a três modos principais de nutrição — o fotossintético, o absorvente e o de ingestão. Muitos textos de biologia e de microbiologia enumeram quatro reinos por combinação dos «Protistas inferiores» (isto é, Moneras) com os «Protistas superiores», para formar os «Protistas». As relações de evolução estão muito simplificadas, especialmente nos Protistas. Apenas se consideram os fila de animais principais, estando omissos os fila das bactérias. Os Celenterados compreendem os Cnidários e os Ctenóforos; os Tentaculados compreendem os Briozoos, os Braquiópodos e os Foronídeos, e em alguns tratados os Entoproctos. (De Whittaker, 1969.)

designados por «decompositores», porém, estudos recentes mostraram que em alguns ecossistemas os animais são mais importantes do que as bactérias ou fungos na decomposição da matéria orgânica (ver, por exemplo, Johannes, 1968). Consequentemente, parece preferível não designar quaisquer organismos determinados

como «decompositores» mas sim considerar a «decomposição» como um processo que envolve a totalidade dos processos tanto bióticos como abióticos. Aconselha-se a leitura, para efeitos de informação adicional geral sobre o conceito de ecossistema, do ensaio clássico de Forbes (1887), de Tansley (1935), Evans (1956) e Cole (1958). Schultz (1967) e Van Dyne (1969) analisam o conceito do ponto de vista do ordenamento de recursos, e Stoddard (1965) do ponto de vista de um geógrafo. Todo o estudante de ecologia e, certamente, todo o cidadão deveria ler *Land Ethic* (1949) de Aldo Leopold, um eloquente ensaio, muitas vezes citado e reimpresso, sobre a especial importância para o homem do conceito de ecossistema. Também se deveria voltar a ler a obra «Homem e Natureza» (escrita em 1864, reimpressa em 1965), de George Perkins Marsh profeta de Vermont, que analisa as causas do declínio de civilizações antigas e prevê semelhante destino para as modernas a menos que o homem opte pelo que se pode hoje designar por um ponto de vista «ecossistemático» do homem e da natureza.

## Exemplos

Uma das melhores maneiras de começar o estudo da ecologia é sair e estudar um pequeno charco, ou um prado, ou um campo de cultura abandonado. De facto; qualquer área exposta à luz, mesmo um relvado, uma floreira de janela ou um microcosmo cultivado de laboratório, pode servir de «cobaia» para o estudo inicial dos ecossistemas, com a condição de as dimensões físicas e a diversidade biótica não serem tão grandes que tornem difíceis as observações do conjunto. Por outras palavras, não se deve começar o estudo «prático» ou de «laboratório» da ecologia manuseando a grande floresta ou um oceano! Com o objectivo de ilustrar tantos aspectos quanto possível, examinam-se cinco exemplos: um pequeno lago, um prado, uma bacia hidrográfica, um microecossistema de laboratório e um veículo espacial.

## A Lagoa

Considere-se a lagoa no seu todo como um ecossistema, deixando para a segunda parte deste livro o estudo das populações que nela vivem. O carácter inseparável dos organismos vivos e do ambiente não vivo torna-se de pronto manifesto com a primeira amostra colhida. Não só a lagoa é um local onde vivem plantas e animais, como as plantas e os animais fazem da lagoa o que ela é. Assim, uma garrafa cheia de água da lagoa ou um alcatruz cheio de sedimento do fundo é uma mistura de organismos vivos, tanto plantas como animais, e de compostos orgânicos e inorgânicos. Da amostra podem ser isolados alguns dos maiores animais e plantas para estudo ou

contagem, sendo porém difícil separar completamente da matéria não viva a grande quantidade de pequenas coisas vivas sem alterar o carácter do fluido. Poder-se-ia, é certo, tratar no autoclave a água ou o sedimento do fundo por forma a obter apenas o material inerte remanescente, porém, esse resíduo não seria então mais água ou solo da lagoa pois teria aparência e características inteiramente distintas.

Não obstante a sua complexidade, o ecossistema lagoa pode ser reduzido a algumas unidades básicas, como a Figura 2-2 ilustra.

1. *Substâncias abióticas* (Figura 2-2, I) são compostos inorgânicos e orgânicos básicos, tais como a água, dióxido de carbono, oxigénio, cálcio, azoto e sais de fósforo, aminoácidos e ácidos húmicos, etc. Uma pequena quantidade dos nutrientes vitais encontra-se em solução e imediatamente disponível para os organismos, porém, uma porção muito maior encontra-se armazenada nas partículas da matéria (especialmente nos sedimentos do fundo), assim como nos próprios organismos. Tal como foi expresso por Hayes (1951), uma lagoa ou um lago «não é, como pode pensar-se, uma massa de água contendo nutrientes, mas sim um sistema equilibrado de água e sólidos, e em condições normais quase todos os nutrientes se encontram no estado sólido». A taxa de libertação dos nutrientes contidos nos sólidos, a entrada de energia solar, e o ciclo da temperatura, o período diurno e outros regimes climáticos são os processos mais importantes que regulam, dia a dia, o grau de actividade de todo o ecossistema.

2. *Organismos produtores*. Numa lagoa os produtores podem ser de dois tipos principais: (1) plantas de raiz ou grandes plantas flutuantes, que apenas crescem geralmente em águas pouco fundas (Figura 2-2, II-A) e (2) diminutas plantas flutuantes, usualmente algas, designadas por fitoplâncton (*phyto* = planta; *plankton* = flutuante) (Figura 2-2, II-B), distribuídas por toda a lagoa até à profundidade a que a luz penetra. Quando em abundância, o fitoplâncton confere à água uma coloração esverdeada; caso contrário, o observador casual não o vê, não sendo a sua presença suspeitada por um leigo. Todavia, nas lagoas fundas e nos lagos (tal como nos oceanos) o fitoplâncton é muito mais importante na produção de alimento básico para o ecossistema do que a vegetação de raiz.

3. *Organismos macroconsumidores*, animais, tais como larvas de insectos, crustáceos e peixes. Os macroconsumidores primários (herbívoros) (Figura 2-2, III-1A, III-1B) alimentam-se directamente de plantas vivas ou de restos de plantas, sendo de dois tipos denominados *zooplâncton* (plâncton animal) e *organismos bênticos* (= formas de fundo), em paralelo com os dois tipos de produtores. Os consumidores secundários (carnívoros), tais como os insectos predadores e o peixe de pesca (Figura 2-2, III-2, III-3), alimentam-se de consumidores primários ou de outros consumidores secundários (o que faz deles consumidores terciários). Um outro tipo

importante de consumidor é o *detritívoro* (III-1A), o qual sobrevive com a «chuva» de detritos orgânicos vinda de cima das camadas autotróficas.

4. *Organismos saprotróficos* (Figura 2-2, IV). As bactérias aquáticas, os flagelados e os fungos encontram-se distribuídos por toda a lagoa, embora sejam especialmente abundantes na interface do lodo com a água, por toda a área do fundo onde se acumulam os corpos de plantas e de animais. Enquanto apenas um pequeno número de bactérias e de fungos são patogênicos, dado atacarem os animais vivos e provocarem doenças, a grande maioria apenas ataca depois de os organismos morrerem. Numa massa de água, e enquanto as condições térmicas são favoráveis, a decomposição ocorre rapidamente; os organismos mortos não mantêm durante muito tempo a sua identidade, sendo rapidamente desfeitos em pedaços, consumidos pela acção combinada dos animais e dos microrganismos que se alimentam de detritos, com libertação dos respectivos nutrientes que ficam disponíveis para nova utilização.

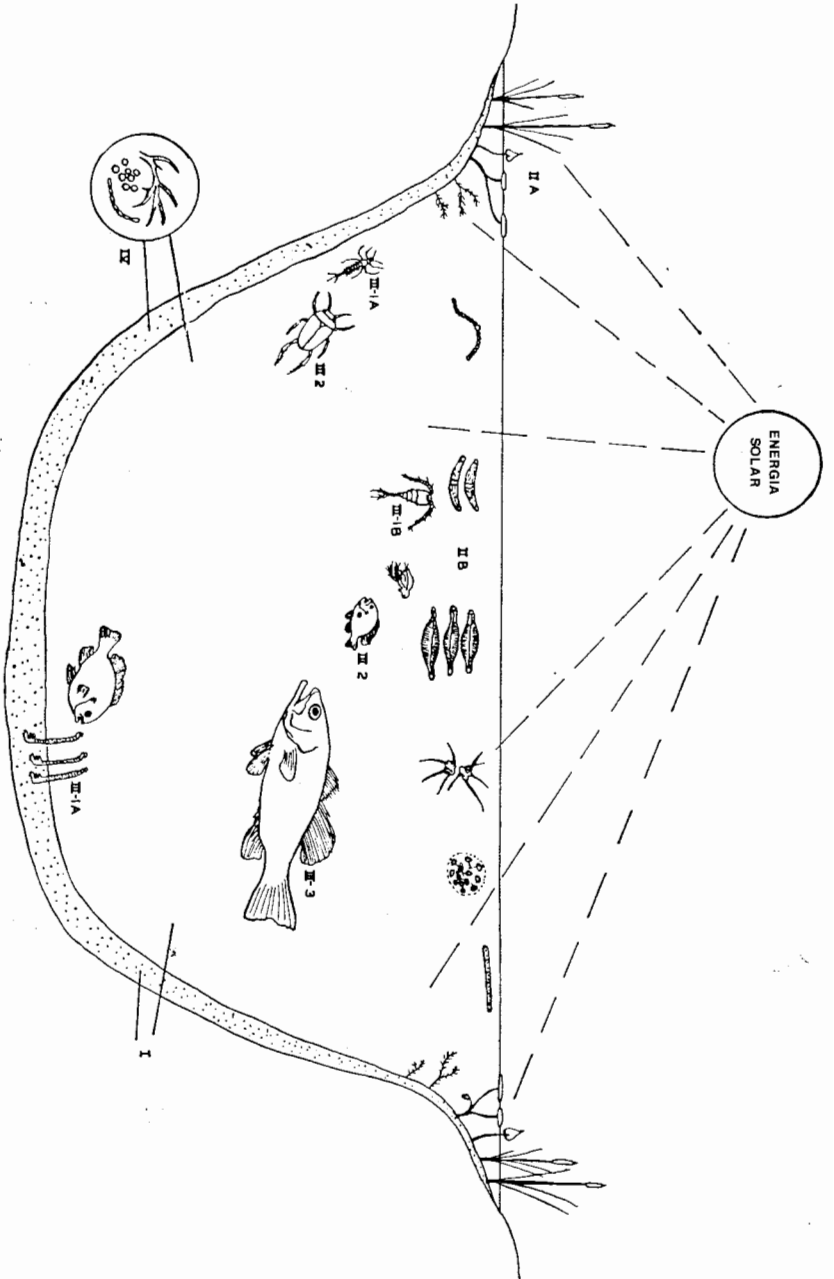
### Quadro 2-1

*Metabolismo Diário de uma Comunidade na Coluna de Água de uma Lagoa,  
Conforme Indicam as Alterações Médias em Oxigénio  
a Sucessivas Profundidades*

PROFUNDIDADE	ALTERAÇÃO EM O <sub>2</sub> (g/m <sup>3</sup> )		PRODUÇÃO BRUTA (g de O <sub>2</sub> /m <sup>3</sup> )	RESPIRAÇÃO DA COMUNIDADE (g de O <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> )
	Garrafa Clara	Garrafa Escura		
m <sup>3</sup> superior	+3	-1	4	1
Segundo m <sup>3</sup>	+2	-1	3	1
Terceiro m <sup>3</sup>	0	-1	1	1
m <sup>3</sup> do fundo	-3	-3	0	3
Metabolismo total da coluna de água, (g de O <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> /dia)	-	-	8	6

A estratificação parcial da lagoa, numa zona superior de «produção» e numa zona inferior de «decomposição-regeneração de nutrientes», pode ser ilustrada pela simples medida do metabolismo diário total de amostras de água. Pode utilizar-se para o efeito uma técnica de «garrafas clara e escura», que proporciona, por outro lado, um ponto de partida para figurar o fluxo de energia (um dos seis processos enumerados na definição de ecossistema). Como pode ver-se na Figura 2-3, são colocadas em garrafas pareadas amostras de água retiradas de diferentes profundidades, uma das quais (a garrafa escura) está envolvida por fita negra ou por folha de alumínio, por forma a excluir completamente a luz. Outras amostras de água são «fixadas» com reagentes por tal forma que possa ser determinada a concentração inicial de oxigénio a cada





*Figura 2-2.* Diagrama do ecossistema lagoa. As unidades básicas são as seguintes: I, substâncias abióticas — compostos inorgânicos e orgânicos básicos; II A, produtores — vegetação enraizada; II B, produtores — fitoplâncton; III-1 A, consumidores primários (herbívoros) — formas de fundo; III-1 B, consumidores primários (herbívoros) — zooplâncton; III-2, consumidores secundários (carnívoros); III-3, consumidores terciários (carnívoros secundários); IV, saprófitos — bactérias e fungos da decomposição. O metabolismo do sistema funciona com energia solar, enquanto que o ritmo metabólico e a estabilidade relativa da lagoa dependem do ritmo de entrada de materiais provenientes da chuva e da drenagem da bacia em que a lagoa está localizada.

profundidade (\*). Logo de seguida, o fio com os pares de garrafas clara e escura é suspenso na lagoa de maneira a que as amostras fiquem colocadas exactamente à mesma profundidade a que tinham sido previamente obtidas. Ao fim de um período de 24 horas removem-se os jogos de garrafas, sendo determinada a concentração de oxigénio em cada amostra e comparada esta com a concentração inicial. O decréscimo de oxigénio na garrafa escura indica o montante da respiração dos produtores e dos consumidores (isto é, de toda a comunidade) contidos na água, ao passo que a alteração no oxigénio ocorrida na garrafa clara traduz o resultado líquido do consumo de oxigénio na respiração e da produção de oxigénio na fotossíntese, se houver alguma. Adicionando a respiração à produção líquida, ou subtraindo a concentração final de oxigénio da garrafa escura da da garrafa clara (com a condição de no início ter sido igual a concentração de oxigénio nas duas garrafas) obtém-se uma estimativa da fotossíntese (produção de alimento) total ou bruta para o período de 24 horas, dado que o oxigénio libertado é proporcional à matéria seca produzida.

Os dados hipotéticos constantes do Quadro 2-1 ilustram o tipo de resultados que há a esperar com uma experiência de garrafas claras e escuras numa lagoa pouco profunda e fértil num dia quente de sol. Neste caso hipotético, a fotossíntese excede a respiração nos dois primeiros metros (\*\*), a contar da superfície, equilibrando-a no terceiro metro (nenhuma modificação na garrafa clara); para baixo do terceiro metro a intensidade da luz é muito baixa para a fotossíntese, pelo que apenas ocorre a respiração. Num gradiente de luz, o ponto em que as plantas são capazes de equilibrar exactamente a produção e a utilização de alimento chama-se *nível de compensação*, e marca uma fronteira funcional útil entre o estrato autotrófico (*zona eufótica*) e o estrato heterotrófico.

Uma produção diária de 8 gramas de  $O_2$  por  $m^2$  e um excesso de produção sobre a respiração dará indicação de que o ecossistema se encontra são, uma vez que está a ser produzido na coluna de água um excesso de alimento que fica disponível para todos os organismos durante os períodos em que a luz e a temperatura não são tão favoráveis. Se a hipotética lagoa estivesse poluída com matéria orgânica, o consumo de  $O_2$  (respiração) excederia largamente a produção de  $O_2$ , dando como resultado uma

(\*) O método de Winkler é o procedimento padrão para a medição do oxigénio na água. Envolve a fixação com  $MnSO_4$ ,  $H_2SO_4$ , e iodeto alcalino, que liberta iodo elementar em proporção com o oxigénio. O iodo é titulado com tiosulfato de sódio (o fixador utilizado em fotografia) a uma concentração calibrada para estimar o oxigénio em miligramas por litro, grama por  $m^3$  ou partes por milhão (ppm). Actualmente estão a desenvolver-se métodos electrónicos utilizando eléctrodos de oxigénio que, provavelmente, acabarão por substituir os métodos químicos padronizados, especialmente quando for desejável acompanhar continuamente as alterações de oxigénio. Vejam-se detalhes dos métodos na referência registada na bibliografia por «*American Public Health Association*».

(\*\*) Onde a água é clara, como nos grandes lagos e no oceano, a fotossíntese é na realidade suprimida pela elevada intensidade de luz próximo da superfície, pelo que a maior intensidade fotossintética ocorre usualmente sob o primeiro metro (ver Figura 3-3, pág. 79).

escassez de oxigénio e (se o desequilíbrio continuasse) eventuais condições anaeróbias (= sem oxigénio) que eliminariam os peixes e a maioria dos outros animais. Ao examinar a «saúde» de uma massa de água deve medir-se não apenas a concentração de oxigénio, como uma condição de existência, mas também determinar os ritmos de alteração e o equilíbrio entre a produção e o consumo nos ciclos diário e anual. Assim, o controlo das concentrações de oxigénio é uma via apropriada de «tomar o pulso» ao ecossistema aquático. A medição da «necessidade de oxigénio biológico» (B.O.D.) é também um método padrão do exame da poluição (ver Capítulo 16).

O encerrar água da lagoa em garrafas ou outros recipientes, como esferas ou cilindros plásticos, tem limitações óbvias, e o método da garrafa aqui utilizado não é adequado para analisar o metabolismo de toda a lagoa, uma vez que não foram medidas as trocas de oxigénio dos sedimentos do fundo e das maiores plantas e animais. No Capítulo 3 serão analisados outros métodos.

### **A Unidade Bacia Hidrográfica**

Embora em termos de componentes biológicos a lagoa pareça autónoma, a intensidade do seu metabolismo e a sua estabilidade relativa ao longo de um período de anos estão altamente condicionados pela entrada (input) de energia solar e, especialmente, pelo ritmo da afluência de água e de materiais vindos da sua bacia de alimentação. Dá-se com frequência uma entrada líquida de materiais, em especial quando as massas de água são pequenas ou é restrito o fluxo de saída. Quando o homem faz aumentar a erosão do solo ou introduz quantidades de matéria orgânica (esgotos urbanos, esgotos industriais) em proporções não assimiláveis, a rápida acumulação desses materiais pode levar à destruição do sistema. A expressão *eutroficação cultural* (= enriquecimento cultural) tornou-se muito comum para traduzir a poluição orgânica resultante da actividade humana. Portanto, *quando se trata dos interesses do homem, é toda a bacia de drenagem, e não apenas a massa de água, que deve ser considerada, como a unidade mínima de ecossistema.* Para efeitos práticos de ordenamento, a unidade de ecossistema deve assim incluir, por cada metro quadrado de água, uma área terrestre da bacia hidrográfica pelo menos 20 vezes maior (\*). Não se encontram a causa da poluição da água e as soluções examinando-a apenas; normalmente é o mau ordenamento da bacia hidrográfica que está a destruir os recursos aquáticos. Deve considerar-se como unidade de ordenamento toda a bacia de escoamento ou de recepção — porém, falar-se-á novamente disto mais adiante. O Parque Nacional de Everglades, situado no sul da Florida, constitui um bom exemplo dessa necessidade de considerar toda a bacia de escoamento. De facto, não obstante ser grande quanto a área, o

---

(\*) A razão entre a superfície de água e a área da bacia hidrográfica varia muito e depende da queda pluviométrica, da estrutura geológica das rochas subjacentes e da topografia.

parque não inclui hoje a fonte da água doce que terá de chegar até ele, vinda para sul, caso seja de manter a sua ecologia específica. Desta forma, o Parque Nacional de Everglades encontra-se completamente exposto aos perigos de melhoramentos e de desenvolvimentos agrícolas ou de tráfego aéreo a norte do seu limite, que poderão desviar ou contaminar o «sangue vital» das suas «glades».

Para que se tenha uma imagem de uma bacia de recepção manipulada e controlada para efeitos de estudo experimental, veja-se a Figura 2-4.

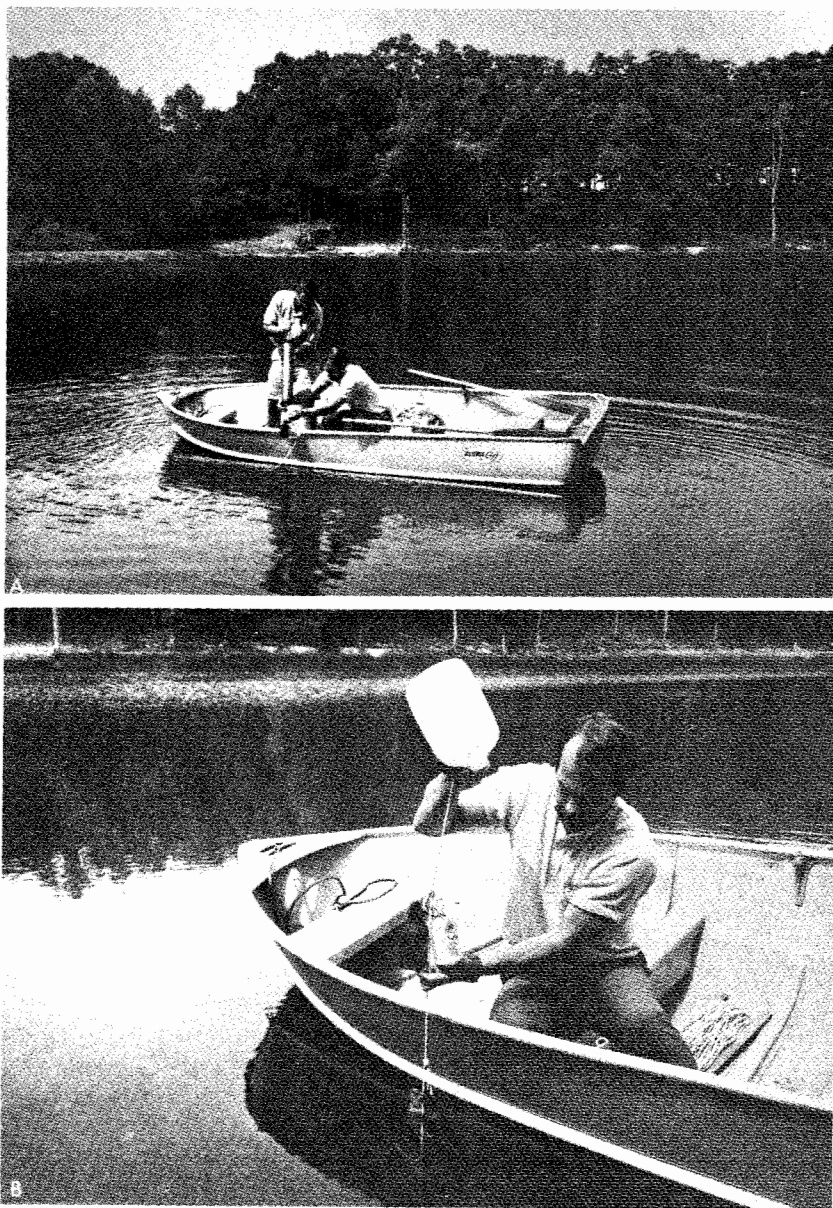
## O Prado

Depois de se ter salientado estar a lagoa na dependência da terra, devemos nesta altura proceder a uma breve análise do ecossistema terrestre. Mostra a Figura 2-5 alguns ecologistas a colher amostras dos consumidores juntamente com a vegetação (isto é, o estrato autotrófico) e também, por assim dizer, «a tomar o pulso» a uma pastagem. Se bem que o prado tenha um aspecto muito diferente da lagoa, e sejam necessários instrumentos distintos para o estudar, o caso é que, quando se considera o sistema como um todo, os dois tipos de ecossistema têm de facto a mesma estrutura básica e funcionam da mesma maneira. Sendo embora certo que a maior parte das espécies terrestres são diferentes das aquáticas, podem contudo ser reunidas em agrupamentos ecológicos semelhantes, como pode ver-se no Quadro 2-2.

A vegetação desempenha a mesma função que o fitoplâncton, os insectos e os aracnídeos na vegetação são comparáveis ao zooplâncton, os pássaros e os mamíferos (e as pessoas que utilizam o prado para colheitas e para o pastoreio do gado!) são comparáveis ao peixe, e assim por diante. Contudo, as comunidades aquática e terrestre diferem, quanto ao tamanho relativo de algumas divisões biológicas e, certamente, no impacto relativo que certos componentes físicos, como a água, exercem nas condições de existência (e, portanto, na fisiologia e no comportamento de adaptação dos organismos).

O contraste entre os ecossistemas terrestre e aquático, que mais chama a atenção, está ligado à dimensão das plantas verdes. Os autotróficos da terra tendem a ser em menor número mas muito maiores, tanto em termos individuais como de biomassa por unidade de área (Quadro 2-2). O contraste é particularmente marcante quando se compara o mar alto, onde o fitoplâncton é ainda mais pequeno do que na lagoa, e a floresta com as suas árvores gigantescas. As comunidades das águas superficiais (margens das lagoas, lagos, oceanos, bem como os pântanos), as pastagens e os desertos ocupam entre tais extremos posição intermédia. A biosfera no seu todo pode, de facto, ser visualizada como um imenso gradiente de ecossistemas com os oceanos profundos num extremo e as grandes florestas no outro.

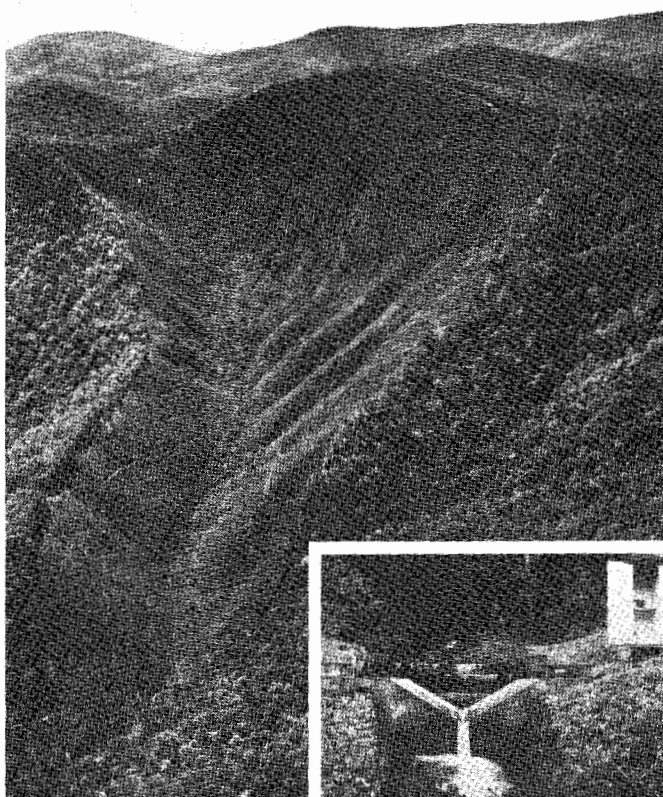
Os autotróficos terrestres convertem grande parte da sua energia produtiva nos tecidos de suporte, necessários, dada a densidade mais baixa (e assim a mais baixa



*Figura 2-3.* Medição do metabolismo de uma lagoa com garrafas claras e escuras. *A.* Enchimento de um par de garrafas, uma clara outra escura (preta), com água recolhida a uma dada profundidade com um amostrador de água (o instrumento cilíndrico com tampões de borracha nas extremidades). *B.* Mergulho de uma corda com um par de garrafas, clara e escura, até à profundidade a que a água foi recolhida. O recipiente branco de plástico servirá de flutuador. Ver no texto explicação mais detalhada do método. A energética da lagoa ilustrada nestas fotografias encontra-se analisada e modelada no Capítulo 3. (Fotografias de K. Kay para o Instituto de Ecologia, Universidade da Geórgia.)

capacidade de sustentação) do ar em comparação com a da água. Este tecido de suporte tem um teor elevado de celulose e de linhina (lenho) e requer pouca energia para a sua manutenção, dada a sua resistência aos consumidores. De acordo com isto, as plantas terrestres contribuem mais do que as aquáticas para a matriz estrutural do ecossistema, sendo muito mais baixa, em correspondência, a intensidade do metabolismo das plantas terrestres por unidade de volume ou de peso. Tem-se aqui uma boa ocasião para introduzir o conceito de *renovação*, definível em termos gerais como a *razão entre o passo e o conteúdo*. A renovação tanto pode ser expressa como uma fracção de intensidade como um «tempo de renovação», que é o recíproco daquela fracção. Considere-se a corrente de energia produtiva como o «passo» e a biomassa dos produtores (gramas de peso seco/m<sup>2</sup>, no Quadro 2-2) como o «conteúdo». Caso se admita a hipótese de que a lagoa e o prado têm uma intensidade fotossintética (fotossíntese bruta) comparável de 5 gramas por m<sup>2</sup> e dia, então a intensidade de renovação para a lagoa seria de 5/5 ou 1 e o tempo de renovação seria de um dia. Em contraste, a intensidade da renovação para o prado seria de 5/500 ou 0,01 e o tempo de renovação de 100 dias. Assim sendo, as minúsculas plantas da lagoa podem substituir-se, elas próprias, no período de um dia quando o metabolismo da lagoa culmina, enquanto as plantas terrestres têm uma vida

*Figura 2-4.* Bacias hidrográficas experimentais do Laboratório Hidrológico de Coweeta nas montanhas do oeste da Carolina do Norte. Todas as árvores foram removidas da bacia localizada no centro da figura com o fim de comparar a entrada de água (precipitação) e a respectiva saída (drenagem da corrente) com as das bacias de recepção florestadas intactas que lhe são contíguas. Pormenor que ilustra o descarregador talhado em V e o equipamento registador utilizado para medir a água saída na corrente em cada bacia de recepção, individualizada como uma unidade. (Fotografia cedida pelos U. S. Forest Service.)







*Figura 2-5.* Ecossistemas de prado e «campo velho». *A.* Ecologistas servindo-se de um «aspirador» de vácuo para obter amostras de artrópodos no estrato aéreo de uma comunidade de pradaria. Os organismos aprisionados no cilindro de plástico de extremidade aberta são aspirados pelo vácuo para uma rede. *B.* Medição da taxa fotossintética de uma das espécies de planta num ecossistema de campo velho (terreno agrícola abandonado) com um analisador de gás a infravermelhos, que determina a absorção de dióxido de carbono à medida que o ar passa através de uma câmara transparente. Cobrindo a câmara com um pano escuro (ou fazendo as medições à noite), pode medir-se a respiração da comunidade vegetal; a taxa do metabolismo autotrófico total pode ser avaliada de forma semelhante à descrita para a experiência com as «garrafas claras e escuras» (ver texto e Figura 2-3). (Fotografias cedidas pelo Instituto de Ecologia, Universidade da Geórgia.)

muito mais longa e uma «renovação» muito mais lenta. Como se verá no Capítulo 4, o conceito de renovação é especialmente útil para tratar das trocas de nutrientes entre os organismos e o meio.

A grande massa estrutural das plantas terrestres determina a existência de grandes quantidades de detritos fibrosos resistentes (detritos de folhas, lenho, etc.) que alcançam a camada heterotrófica. Em contraste, a «chuva de detritos» no sistema de fitoplâncton é constituída por pequenas partículas que são mais facilmente decompostas e consumidas pelos animais pequenos. Seria, portanto, de esperar encontrar maiores populações de microrganismos saprofágicos no solo do que nos sedimentos submersos na água livre (Quadro 2-2). Porém, como já foi salientado, o número e a biomassa dos organismos muito pequenos não reflectem necessariamente a sua actividade; um grama de bactérias pode variar muitíssimo quanto a intensidade metabólica e a renovação conforme as condições. Em contraste com os produtores e os microconsumidores, o número e o peso dos macroconsumidores tendem a ser mais comparáveis nos sistemas aquático e terrestre, com a condição de ser equivalente a energia disponível no sistema. Desde que no caso terrestre se incluam os grandes animais de pastoreio, o número e a biomassa dos consumidores errantes, ou «permeantes», tendem a ser mais ou menos os mesmos em ambos os sistemas (Quadro 2-2).

Deve salientar-se que o Quadro 2-2 é um modelo experimental. Por muito estranho que pareça, nunca ninguém fez um censo completo de nenhuma lagoa ou prado (ou de qualquer outro ecossistema desta natureza)! Apenas se podem adiantar aproximações baseadas em informação fragmentada compilada de muitos sítios. Mesmo nos ecossistemas naturais mais simples é de espantar o número e a variedade de organismos e a complexidade da ligação dos agrupamentos. Tal como seria de esperar, conhece-se mais sobre os organismos grandes (árvores, aves, peixes, etc.) do que sobre os pequenos, os quais, não só são mais difíceis de observar, como também implicam métodos funcionais de análise tecnicamente difíceis. Do mesmo modo, dispõe-se de conjuntos de medições da temperatura, queda pluviométrica e de outros «macrofactores», embora conhecimento muito limitado sobre micronutrientes, vitaminas, detritos, antibióticos e outros «microfactores» mais difíceis de investigar, não obstante terem grande importância na manutenção dos equilíbrios ecológicos. O desafio às novas gerações de ecologistas que a pesquisa de melhores técnicas de inventário constitui deixou de ser a única motivação para prestar mais profunda atenção à natureza; toda a existência do homem está sendo ameaçada pela sua abismal ignorância sobre aquilo que faz com que um ecossistema se mantenha equilibrado.

Nos ecossistemas, tanto terrestres como aquáticos, grande parte da energia solar é dissipada na evaporação da água, e apenas uma pequena parte, geralmente menos de 5 por cento, é fixada pela fotossíntese. Porém, é distinto o papel desempenhado por essa evaporação no movimento dos nutrientes e na manutenção dos regimes térmicos. Tais diferenças serão examinadas nos Capítulos 3 e 4 (ver ainda Smith, 1959, para compa-

rações interessantes e especulativas sobre os ecossistemas aquáticos e terrestres). Nesta altura é apenas necessário mencionar que para cada grama de  $\text{CO}_2$  fixado numa pastagem ou num ecossistema florestal deverão ser removidas do solo umas 100 gramas de água, através dos tecidos das plantas, e transpiradas (= designação da evaporação proveniente das superfícies das plantas). Não se encontra associada à produção do fitoplâncton, ou de outras plantas submersas, um uso maciço de água como este. Isto obriga a voltar à unidade mínima de ecossistema para o homem, isto é, à bacia de escoamento ou hidrográfica, que inclui ecossistemas terrestres e aquáticos juntamente com o homem e seus produtos manufacturados, funcionando tudo como um ecossistema. A bio-hidrografia das bacias hidrográficas (= o comportamento da água em relação com os organismos) torna-se assim uma matéria de alta prioridade na análise do ecossistema humano. Em acréscimo a um Programa Biológico Internacional, planeado para inventariar o homem e o ambiente total, foi também proposta uma Década Hidrológica Internacional para estimular a recolha sistemática da informação sobre a água e seu movimento na biosfera.

### **O microecossistema**

Em virtude dos ecossistemas ao ar livre serem complexos, difíceis de delimitar e muitas vezes difíceis de estudar com os meios científicos tradicionais de «experiência e controlo», muitos ecologistas estão a voltar-se para o laboratório e para microecossistemas de campo com limites definidos e cuja manipulação e repetição pode ser feita como se queira. As Figuras 2-6 e 2-7 ilustram diversos tipos de sistemas que têm sido utilizados para testar princípios ecológicos. Variam eles do microcosmo fechado que apenas requer energia luminosa (biosferas em miniatura, de certo modo) até conjuntos mantidos em vários tipos de quimiostatos e turbidostatos, com entradas e saídas de nutrientes e de organismos reguladas. Em termos de componentes biológicos, podem distinguir-se dois tipos: (1) microecossistemas derivados directamente da natureza pela sementeira múltipla de amostras do ambiente no meio de cultura; (2) sistemas constituídos por adição de espécies de culturas axénicas (= isentas de outros organismos vivos) até que seja obtida a combinação desejada. O primeiro sistema representa a natureza «desnudada» ou «simplificada» até aos organismos que podem viver juntos dentro dos limites do recipiente, no meio de cultura, e sob o ambiente luz-temperatura imposto pelo investigador. Tais sistemas são, porém, normalmente utilizados para simular uma situação ao ar livre específica. Tal como na natureza ao ar livre, o investigador poderá encontrar facilmente pela observação quais os maiores componentes bióticos (tais como algas ou invertebrados) presentes, embora seja difícil determinar a composição exacta, especialmente no que respeita às bactérias (ver Gordon e outros, 1969). A utilização na ecologia dos sistemas «derivados» ou de «sementeira múltipla»

## Quadro 2-2

*Comparação da Densidade (Números/m<sup>2</sup>) e da Biomassa (em Gramas de Peso Seco/m<sup>2</sup>) de Organismos em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos de Produtividade Moderada e Comparável*

COMPONENTE ECOLÓGICO	LAGOA DE ÁGUA LIVRE			PRADO OU CAMPO VELHO		
	Conjunto	N.º/m <sup>2</sup>	Gramas de Peso Seco/m <sup>2</sup>	Conjunto	N.º/m <sup>2</sup>	Gramas de Peso Seco/m <sup>2</sup>
Produtores	Algas fitoplanctónicas	10 <sup>8</sup> -10 <sup>10</sup>	5,0	Angiospérmicas herbáceas (gramíneas e outras ervas)	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	500
Consumidores na camada autotrófica	Crustáceos zooplanctónicos e rotíferos	10 <sup>5</sup> -10 <sup>7</sup>	0,5	Insectos e aracnídeos	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	1,0
Consumidores na camada heterotrófica	Insectos, moluscos e crustáceos bênticos*	10 <sup>5</sup> -10 <sup>6</sup>	4,0	Artrópodos do solo, anelídeos e nemátodos†	10 <sup>5</sup> -10 <sup>6</sup>	4,0
Grandes consumidores errantes (permeantes)	Peixes	0,1-0,5	15,0	Aves e mamíferos	0,01-0,03	0,3§ 15,0§§
Microrganismos consumidores (saprófagos)	Bactérias e fungos	10 <sup>13</sup> -10 <sup>14</sup>	1-10	Bactérias e fungos	10 <sup>14</sup> -10 <sup>15</sup>	¶ 10-100

\* Incluindo animais até à dimensão dos ostrácodos.

† Incluindo animais até à dimensão de pequenos nemátodos e ácaros do solo.

§ Incluindo apenas aves pequenas (passarinhos) e pequenos mamíferos (roedores, musaranhos, etc.).

§§ Incluindo 2 ou 3 vacas (ou outros mamíferos herbívoros grandes) por hectare.

|| Biomassa baseada na estimativa de 10<sup>13</sup> bactérias = 1 grama de peso seco.

foi lançado por H. T. Odum e seus discípulos (Odum e Hoskins, 1957; Beyers, 1963). Na segunda perspectiva, «edificam-se» sistemas «definidos» adicionando componentes previamente isolados e cuidadosamente estudados. As culturas resultantes dizem-se com frequência «gnotobióticas» (ver Dougherty, 1959, para efeitos de terminologia) por se conhecer a composição exacta, até à ausência ou à presença de bactérias. As culturas gnotobióticas têm sido especialmente utilizadas para o estudo da nutrição, bioquímica e outros aspectos de dada espécie ou clone, ou para o estudo da interacção entre duas espécies (ver Capítulo 7), embora recentemente os ecologistas tenham começado a investigar com culturas «poliaxênicas» mais complexas, com o objectivo de alcançar ecossistemas mais auto-controlados (Nixon, 1969; Taub, 1969).

Na realidade, estas duas vias diferentes para o estudo do microecossistema de laboratório têm paralelo nos dois rumos há muito estabelecidos que os ecologistas têm

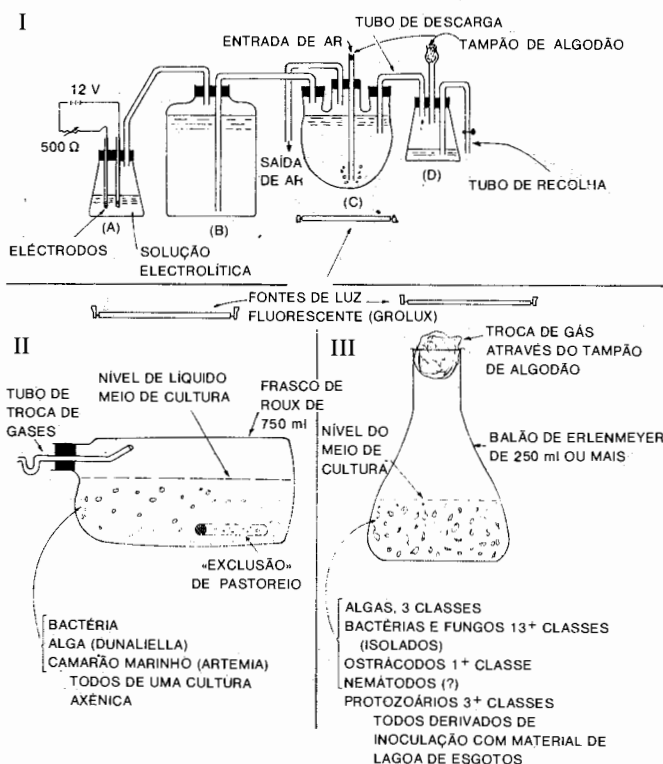
seguido para estudar lagos e outros grandes ecossistemas do mundo real. Por exemplo, no seu ensaio de 1964 «The Lacustrine Microcosm Reconsidered», o eminente ecologista americano G. E. Hutchinson fala do trabalho de E. A. Birge (1915) sobre o balanço térmico dos lagos como precursor do método *holológico* (*holos* = inteiro), no qual o lago é considerado como uma «caixa negra» (\*) com entradas (input) e saídas (output). Hutchinson coloca em contraste com este o método *merológico* (*meros* = parte) de Stephen Forbes (1887; ver página 13) no qual «discorremos sobre as partes do sistema e tentamos construir o todo a partir delas».

Registe-se, nesta altura, uma observação sobre uma concepção errónea corrente relativa ao aquário «equilibrado» de peixes. É perfeitamente possível num aquário alcançar um equilíbrio gasoso e trófico aproximado, com a condição de ser pequena a proporção dos peixes relativamente à água e às plantas. Já em 1857, George Warington «demonstrou esse surpreendente e admirável equilíbrio entre os reinos animal e vegetal» num aquário de 46 litros utilizando um pequeno número de peixes (peixe de ouro), caracóis e plantas marinhas (*Vallisneria*), e, deve-se acrescentar, uma diversidade de microrganismos associados. Não só percebeu claramente o papel recíproco dos peixes e das plantas, como também observou correctamente a importância do caracol detritívoro «na decomposição da vegetação e do muco confeitado», assim «convertendo num rico e vantajoso sustento para o crescimento da vegetação o que de outra forma actuará como um agente venenoso». A maior parte das tentativas feitas por amadores para equilibrar o aquário falham por se pretender uma existência de peixes em excesso para os recursos disponíveis (diagnóstico: um caso elementar de sobrepopulação!). Uma vista de olhos pelo Quadro 2-2 mostra que um peixe de dimensão média requiere, para efeitos de completa auto-suficiência, muitos metros cúbicos de água e dos correspondentes organismos que lhe servem de alimento. Uma vez que a «observação dos peixes» é a usual motivação para ter um aquário em casa, no escritório ou na escola, torna-se necessário, em suplemento, a alimentação, o arejamento e a limpeza periódica para que possa existir um grande número de peixes em espaços pequenos. Por outras palavras, aconselha-se o cultivador caseiro de peixes a esquecer-se do equilíbrio ecológico e a deixar o microcosmo auto-suficiente para o estudante de ecologia. Eis aqui uma boa ocasião para se recordar que as grandes «criaturas», como o peixe e o homem, necessitam de mais espaço do que seria de pensar!

Os grandes tanques ao ar livre para sistemas aquáticos (ver H. T. Odum e outros, 1963) e diversos tipos de habitat terrestre cobertos (tal como se mostra na Figura 2-5), representando um tipo de experiências cada vez mais utilizado, constituem um elo entre os sistemas culturais de laboratório e o mundo real da natureza.

Nos capítulos seguintes haverá várias oportunidades para ilustrar como a investigação do microecossistema tem contribuído para estabelecer e clarificar princípios eco-

(\*) A «caixa negra» pode definir-se como qualquer unidade cuja função pode ser avaliada sem especificar os conteúdos internos.



*Figura 2-6.* Três tipos de microssistemas de laboratório. *I.* Um *quimiostato* simples, de baixo custo, em que um fluxo de meio de cultura (B) é regulado, através de uma câmara de cultura (C) e até um recipiente (D), ajustando a corrente eléctrica ministrada a uma bomba de electrólise (A). No *turbidostato* realiza-se uma regulação de estado constante por intermédio de um sensor, colocado dentro da comunidade cultivada, que responde à densidade (turvação) dos organismos (regulação interna em contraste com a regulação externa de «entrada constante» do quimiostato). (Segundo Carpenter, 1969.) *II.* Um microcosmo gnotobiótico ou «definido» contendo três espécies de cultura axénica (isto é, «pura»). O tubo proporciona uma área em que as algas se podem multiplicar livres de pastoreio por parte do camarão («evitando o sobrepastoreio», com forte probabilidade). (Segundo Nixon, 1969.) *III.* Um microcosmo «derivado» de um sistema de ar livre por inoculação múltipla (ver Beyers, 1963). O sistema *I* é «aberto», e os sistemas *II* e *III* são «fechados», excepto para a entrada de energia luminosa e a troca de gás com a atmosfera. O equilíbrio neste último tipo de sistemas, se alcançado, resulta da regulação pela comunidade do ciclo de nutrientes, mais do que por dispositivos de controlo mecânico (como no quimiostato ou turbidostato).

lógicos básicos. Como bibliografia útil e ainda para efeitos de revisão do «método do microcosmo aplicado à biologia do ecossistema» e da «controvérsia sobre o aquário equilibrado», aconselha-se a leitura de Beyers (1964).

## A Nave Espacial como Ecosistema

Porventura, a melhor maneira de visualizar um ecossistema será pensar numa viagem espacial, uma vez que ao sair da biosfera o homem tem de levar com ele um ambiente estritamente delimitado, isolado, que deve satisfazer todas as necessidades vitais, face a um ambiente espacial muito adverso, utilizando como fonte a energia solar vinda do exterior. Para viagens de poucas semanas, como a de ida e volta à Lua, o homem não tem de levar com ele um ecossistema auto-suficiente, uma vez que pode armazenar quantidades suficientes de oxigénio e de alimento e que o CO<sub>2</sub> e outros produtos sem utilidade podem ser fixados ou tornados não tóxicos por curtos períodos de tempo. Porém, para viagens longas, como sejam as expedições aos planetas, o homem tem de criar ele próprio uma nave espacial mais fechada ou regenerativa. Um veículo auto-controlado desta natureza terá não só de incluir todas as substâncias abióticas vitais, e os meios para as regenerar, como terá também de ser sede de funções vitais de produção, consumo e decomposição processadas de uma forma equilibrada pelos componentes bióticos, ou seus sucedâneos mecânicos. Num sentido muito real, a nave espacial auto-controlada é um microecossistema que contém o homem. É interessante salientar que estão presentemente a ser aplicadas na pesquisa do «ecossistema mínimo para o homem no espaço» as duas vias teóricas referidas na secção anterior, isto é, o método «holológico» e o método «merológico». Até que ponto o homem pode «atalhar» a natureza não se sabe neste momento; trata-se de tema altamente controverso. Serão examinadas no Capítulo 20 as tentativas feitas para obter sistemas regeneradores que suportem a vida nas viagens espaciais, bem como a sua importância para a nossa continuada sobrevivência na grande «nave espacial Terra».

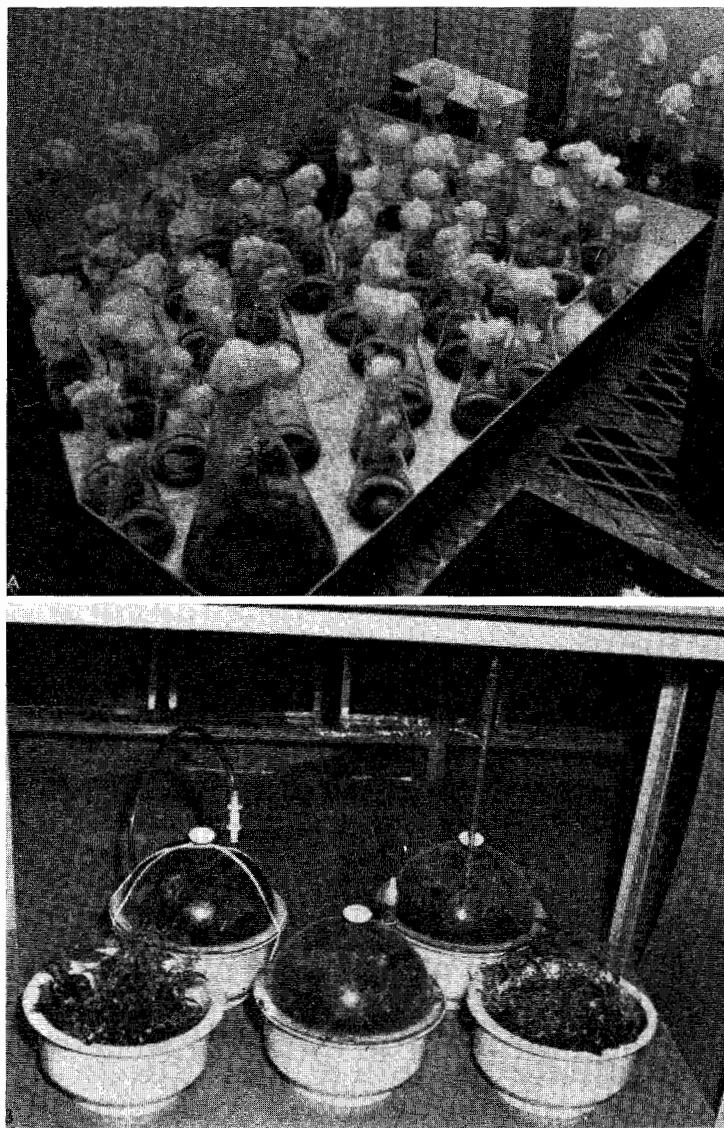
## 2. O CONTROLO BIOLÓGICO DO AMBIENTE QUÍMICO

### Enunciado

Os organismos individuais não se limitam apenas a adaptar-se ao ambiente físico, mas pela sua acção concertada nos ecossistemas também adaptam o ambiente geoquímico às suas necessidades biológicas.

### Explicação

Se bem que toda a gente se dê conta de que o ambiente abiótico («factores físicos») controla a actividade dos organismos, nem sempre se repara que os organismos influenciam e controlam por formas várias o ambiente abiótico. Estão a ser constan-



*Figura 2-7. Microecossistemas<sup>1</sup>de laboratório. A. Microecossistemas aquáticos derivados da natureza (ver Figura 2-6III). As garrafas grandes são sistemas «clímax» que se automantêm indefinidamente apenas com entrada de luz e a troca de gás através do tampão de algodão. Quando amostras de sistemas em equilíbrio são inoculadas num novo meio de cultura (frascos pequenos), os sistemas sofrem um período de sucessão ecológica ou um desenvolvimento que imita a evolução do ecossistema na natureza (ver Capítulo 9). Os microecossistemas apresentados na fotografia foram submetidos a irradiação gama para se comparar o efeito da pressão sobre os sistemas «jóvens» e «maduros». (Por cortesia do Instituto de Ecologia, Universidade da Geórgia.) B. Microecossistemas terrestres mantidos em dessecadores de plástico com tampas transparentes. Apresentam-se comunidades herbáceas de chão de floresta, mantidas sob intensidade de luz baixa, como seria característico da vegetação rasteira de floresta e seus pequenos organismos associados. (Por cortesia do Instituto de Ecologia da Universidade da Geórgia.)*



temente operadas alterações na natureza física e química dos materiais inertes por acção dos organismos, que devolvem ao ambiente novos compostos e fontes de energia. A composição química do mar e dos «limos» do seu fundo resultam em grande parte da acção dos organismos marinhos. As plantas que vão crescendo numa duna de areia fabricam um solo radicalmente distinto do substrato original. Uma ilha de coral do Pacífico Sul faculta um exemplo flagrante de como os organismos influenciam o seu ambiente abiótico. A partir de simples matérias-primas do mar, são edificadas ilhas inteiras em consequência da actividade de animais (corais, etc.) e plantas. A própria composição da nossa atmosfera é controlada pelos organismos, como se verá com certo detalhe na secção seguinte.

O homem, claro está, tenta mais do que qualquer outra espécie modificar o ambiente físico afeiçoando-o às suas necessidades imediatas, porém, ao fazê-lo está a desbaratar, mesmo a destruir, componentes bióticos necessários à sua própria sobrevivência. Dado ser o homem um heterotrófico e um fagotrófico que prospera melhor na vizinhança do termo de complexas cadeias alimentares, a sua dependência quanto ao ambiente natural mantém-se qualquer que seja o grau de sofisticação da tecnologia por si desenvolvida. As grandes cidades são ainda apenas parasitas na biosfera, quando se considera o que tem sido designado por *recursos vitais*, nomeadamente, o ar, a água, e o alimento. Quanto maiores forem as cidades, maiores serão as exigências exercidas sobre os espaços rurais circundantes e maior será o perigo de degradação do ambiente natural, do seu «hospedeiro». O homem tem estado, até hoje, por tal forma atarefado na «conquista» da natureza que pouca atenção ou esforço tem dispendido para conciliar os conflitos inerentes à sua dupla condição de manipulador e de habitante dos ecossistemas. No Capítulo 21 analisam-se os passos sociais, económicos e legislativos que importa hoje dar para cuidar da dependência ecológica em que o homem se encontra do seu ambiente. O conceito «o maior bem para o maior número» pareceu ser um bom objectivo para a sociedade quando não havia multidões, porém, nunca mais poderá voltar a sê-lo. Do ponto de vista de qualidade de vida do indivíduo, quer se trate do homem na cidade, da vaca na pastagem ou da árvore na floresta, o maior bem ocorre quando os números não são os mais elevados. O estudo da natureza revela muitos indícios de como podem ser estabelecidos os controlos de qualidade. Como se espera demonstrar neste livro, os princípios ecológicos proporcionam uma base realista para colocar a «busca de felicidade», o objectivo das sociedades, muito mais numa base de qualidade do que de quantidade.

## Exemplos

O ensaio-resumo de Alfred Redfield, intitulado *The Biological Control of Chemical Factors in the Environment*, publicado em 1958, é um dos trabalhos clássicos

que deveria ser incluído como «obrigatório» na lista bibliográfica de qualquer estudante de ecologia. Redfield reuniu provas para demonstrar que os teores de oxigénio do ar e de nitrato no mar são produzidos, e em grande parte controlados, pela actividade orgânica e, em acrescento, que as quantidades destes componentes vitais no mar são determinadas pelo biociclo do fósforo. Este sistema está organizado de uma forma tão complexa e tão bela que torna insignificante tudo o que até hoje tem sido concebido pela engenhosa mente humana. Na secção seguinte deste capítulo e no Capítulo 4 serão expostas algumas ideias sobre a forma como esse sistema funciona. Se as estimativas de Redfield estão correctas, os oceanos deverão ser considerados para sempre o principal regulador e protector da biosfera, e não meramente como um armazém de abastecimento aberto a uma exploração ilimitada. Assim sendo, a eutroficação e a poluição dos oceanos, num derradeiro esforço para alimentar e satisfazer a terra sobrepopoada, poderá, muito bem, conduzir a alterações desastrosas à escala mundial na composição da atmosfera e nos climas.

A Copper Basin localizada em Copperhill, Tennessee, e uma área semelhante de Butte, Montana, facultam provas impressionantes do resultado da *ausência* de organismos vivos. Nestas regiões os fumos das fundições de cobre exterminaram todas as plantas de raiz em grandes áreas. Como mostra a Figura 2-8A, todo o solo foi decapitado pela erosão, ficando um deserto espectacular. Se bem que os métodos modernos de fundição já não libertem gases, a vegetação natural não tem surgido e a maior parte dos esforços de reflorestação têm sido vãos. A área encontra-se demasiadamente «esquelética» para que as plantas possam encontrar um substrato onde as raízes se desenvolvam e iniciem um processo de reconstrução. Ninguém será capaz de dizer quanto tempo será necessário para que se desenvolvam os processos naturais de reconstrução do solo e de reconstituição da floresta; não será porém nem no nosso ciclo de vida nem no dos nossos filhos. Toda a gente deveria visitar Copperhill como contributo para a sua educação geral. Ou, então, visitar uma área severamente erosionada ou minerada a céu aberto (Fig. 2-8B) e fazer a pergunta seguinte: Quanto custará recuperar esta área de que tanto se abusou sem necessidade?

### 3. PRODUÇÃO E DECOMPOSIÇÃO NA NATUREZA

#### Enunciado

«Em cada ano são produzidos na Terra aproximadamente  $10^{17}$  gramas (cerca de 100 mil milhões de toneladas) de matéria orgânica pelos organismos fotossintéticos. Durante igual período de tempo é oxidada em  $\text{CO}_2$  e em  $\text{H}_2\text{O}$  uma quantidade aproximadamente equivalente em consequência da actividade respiratória dos organismos

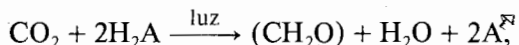
vivos. *Porém, o balanço não é exacto*» (Vallentyne, 1962). Ao longo da maior parte da era geológica (desde o início do período Câmbrio, ocorrido há 600 milhões de anos), uma parte muito pequena, embora significativa, da matéria orgânica produzida foi sendo enterrada e fossilizada, sem que haja sido consumida na respiração ou decomposta, embora tenha havido alturas da história geológica em que o balanço se inclinou em sentido oposto. Este excesso de produção orgânica, que liberta oxigénio gasoso e remove do ar e da água  $\text{CO}_2$ , sobre a respiração, que realiza exactamente o contrário, deu como resultado a formação dos elevados níveis de oxigénio na atmosfera dos tempos geológicos recentes, e estes, por seu lado, tornaram possível a evolução e a sobrevivência continuada das formas superiores de vida. Há uns 300 milhões de anos, excessos de produção especialmente avultados deram origem aos combustíveis fósseis que possibilitaram ao homem a sua revolução industrial. Durante os últimos 60 milhões de anos alterações nos balanços bióticos, adicionadas com variações na actividade vulcânica, na sedimentação e na corrente da energia solar que chega à Terra, determinaram um estado de equilíbrio oscilante quanto à razão  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  da atmosfera. Durante o último meio século as actividades agro-industriais do homem tiveram um efeito significativo provocando um aumento na concentração de  $\text{CO}_2$  de pelo menos 13 por cento (Plass, 1959).

## Explicação

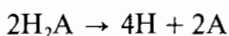
Ainda não se conhece exactamente a forma como as plantas com clorofila elaboram hidratos de carbono, proteínas, gorduras e outros materiais complexos. Não obstante, uma das primeiras coisas que se aprende na biologia elementar é a fórmula simplificada da fotossíntese. Posta em termos de palavras, resulta uma coisa deste tipo:

[Dióxido de carbono] mais [água] mais  $\left[ \begin{array}{l} \text{energia luminosa em presença de siste-} \\ \text{mas enzimáticos associados com clorofila} \end{array} \right]$   
origina [glucose] mais [oxigénio].

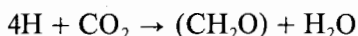
Quimicamente o processo fotossintético envolve o armazenamento de uma parte da energia da luz solar como energia potencial do alimento ou a ele «ligada». Uma vez que isto envolve uma reacção de oxidação-redução, e dado haver na natureza dois tipos de fotossíntese, é possível escrever uma equação geral, a saber:



sendo a oxidação



e sendo a redução



Para as plantas verdes em geral (algas, plantas superiores) o «A» é o oxigênio; é a água que sofre oxidação com libertação de oxigênio gasoso, sendo o dióxido de carbono reduzido a hidrato de carbono ( $\text{CH}_2\text{O}$ ) com libertação de água. Na fotossíntese bacteriana, por outro lado, o  $\text{H}_2\text{A}$  (o «reductor») não é a água mas ou um composto inorgânico de enxofre, tal como o ácido sulfídrico ( $\text{H}_2\text{S}$ ) nas bactérias verdes e púrpuras (*Chlorobacteriaceae* e *Thiorhodaceae*, respectivamente), ou um composto orgânico, como nas bactérias não sulfurosas púrpuras e castanhas (*Athiorhodaceae*). Consequentemente, na fotossíntese bacteriana não há libertação de oxigênio.

As *bactérias fotossintéticas* são maioritariamente aquáticas (de mar e de água doce) e desempenham em grande parte das situações um papel menor na produção de matéria orgânica. São, porém, capazes de funcionar sob condições desfavoráveis ao curso normal de desenvolvimento das plantas verdes e desempenham um papel no ciclo de certos minerais nos sedimentos aquáticos. As bactérias sulfurosas verdes e púrpuras, por exemplo, têm importância no ciclo do enxofre (ver Figura 4-5). São anaeróbios obrigatórios (apenas capazes de funcionar na ausência de oxigênio) e ocorrem na camada limítrofe situada entre as zonas oxidativa e reduzida, nos sedimentos ou na água, onde a luz chega com intensidade baixa. Os bancos de lodo de maré são bons lugares para observar estas bactérias, dado formarem com frequência camadas cor de rosa ou púrpura distintas, mesmo sob as camadas verdes superiores das algas do lodo (por outras palavras, mesmo na bordadura superior da zona anaeróbia ou reduzida onde existe luz disponível). Takahashi e Ichimura (1968) descobriram, num estudo recente de lagos japoneses, que as bactérias fotossintéticas sulfurosas apenas contribuíam na maior parte dos lagos com 3 a 5 por cento para a produção anual total, embora em lagos estagnados ricos em  $\text{H}_2\text{S}$  a contribuição destas bactérias ronde os 25 por cento da fotossíntese total. Em contraste, as bactérias fotossintéticas não sulfurosas são geralmente anaeróbios facultativos (capazes de funcionar com ou sem oxigênio). Na ausência de luz podem funcionar também como heterotróficos, tal como muitas algas. A fotossíntese bacteriana pode, deste modo, ser muito útil em águas poluídas eutrofizadas, estando em consequência a ser objecto de crescente estudo; não é porém substituto para a fotossíntese «regular» geradora de oxigênio, da qual o mundo depende em grande parte. Para uma revisão detalhada da fotossíntese bacteriana veja-se Pfennig (1967).

Outro grupo interessante conhecido como o das *bactérias quimiossintéticas* é com frequência considerado como de «produtores» (isto é, quimioautótrofos), porém, do ponto de vista da sua função nos ecossistemas ocupam uma posição intermédia entre os autotróficos e os heterotróficos. Estas bactérias obtêm a sua energia para a assimilação do dióxido de carbono em componentes celulares não por fotossíntese mas por oxidação química de compostos inorgânicos simples, tais como de amoníaco em nitrito, de nitrito em nitrato, de sulfureto em enxofre e de ferro ferroso em férrico. Estas bactérias podem desenvolver-se na ausência de luz, embora a maioria requeira

oxigénio. As bactérias sulfurosas *Beggiatoa*, que abundam frequentemente nos mananciais sulfurosos e as várias bactérias do azoto, importantes no ciclo do azoto (ver página 139), facultam exemplos deste tipo. Um grupo único de bactérias quimiossintéticas, a bactéria do hidrogénio, está a ser estudado seriamente em ligação com os sistemas que suportam a vida nas naves espaciais, dado que seriam muito eficientes, em termos de peso, na remoção do CO<sub>2</sub> da atmosfera da nave espacial (ver Capítulo 20, página 800). Dada a sua capacidade para funcionar nos lugares recônditos e escuros dos sedimentos e do solo, as bactérias quimiossintéticas não só desempenham um papel na «recuperação» de nutrientes minerais, como recuperam energia que, de outra forma, se perderia para a alimentação directa dos animais, tal como assinalou o hidrobiologista russo Sorokin (1966).

O processo fotossintético de elaboração de alimentos designa-se frequentemente como «a questão das plantas verdes». Presentemente, considera-se que a síntese dos aminoácidos, proteínas e outros materiais vitais ocorre simultaneamente com a síntese dos hidratos de carbono (glucose), sendo idênticos alguns dos passos básicos envolvidos. Uma parte do alimento sintetizado é utilizada, como se compreende, pelos próprios produtores. O excesso, tal como o protoplasma dos produtores, é então utilizado pelos consumidores ou, como já foi salientado, parte dele é com frequência armazenado ou transportado para outros sistemas. No Capítulo 3 será considerada a dinâmica da «produção».

A maioria das espécies das plantas superiores (Espermatófitas) e muitas espécies de algas apenas necessitam de nutrientes inorgânicos simples, sendo, portanto, completamente autotróficas. Porém, algumas espécies de algas requerem uma dada «substância de crescimento» orgânica complexa que por si não podem sintetizar; acresce que outras espécies requerem uma, duas, três ou várias dessas substâncias de crescimento, sendo, portanto, parcialmente heterotróficas. Convém ver as revisões da autoria de Provasoli (1958 e 1966), Hutner e Provasoli (1964) e Lewin (1963). Na região do «sol da meia-noite», na Suécia setentrional, Rodhe (1955) apresentou provas de que durante o Verão as algas dos lagos são produtores, enquanto que durante a prolongada «noite» invernal (que pode durar vários meses) são consumidores, período em que, segundo parece, são capazes de utilizar matéria orgânica acumulada na água.

Dê-se agora atenção à respiração, o processo heterotrófico que, no conjunto do mundo, equilibra aproximadamente o metabolismo autotrófico. Se considerarmos a respiração no sentido amplo como «toda a oxidação biótica que produz energia», então é importante identificar os diversos tipos de respiração (que em primeira aproximação correspondem aos tipos da fotossíntese):

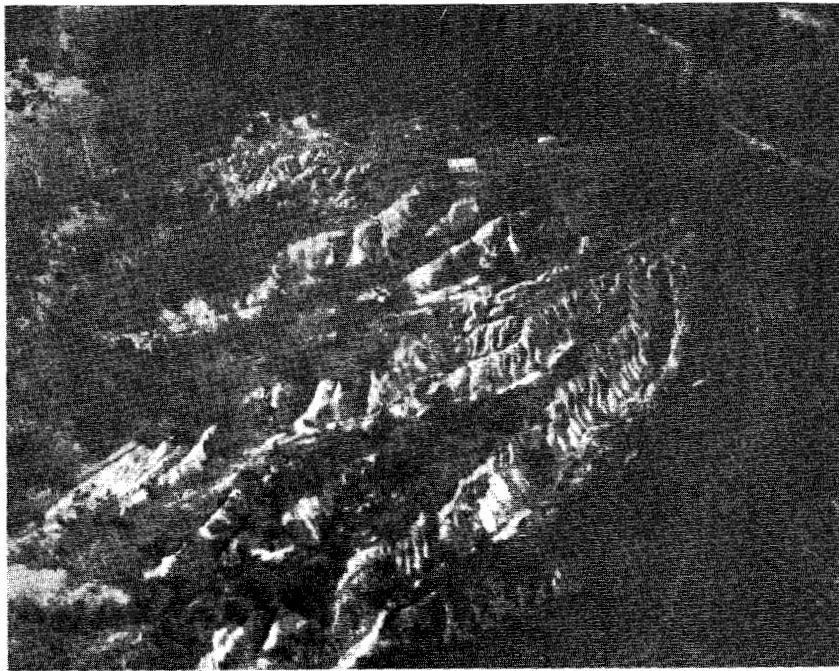
1. Respiração aeróbia — o oxigénio gasoso (molecular) é o receptor de hidrogénio (oxidante).
2. Respiração anaeróbia — o oxigénio gasoso não intervém. O electrão absorvente (oxidante) é um composto distinto do oxigénio.

3. Fermentação — também anaeróbia, sendo o electrão absorvente (oxidante) um composto orgânico.

A respiração aeróbia, tipo 1, é o inverso da fotossíntese «regular», tal como se mostrou atrás na fórmula literal. É o meio pelo qual todas as plantas e os animais superiores, assim como a maioria das Moneras e dos Protistas (ver Figura 2-1), obtêm a energia para a sua subsistência e para a formação de material celular. A respiração completa produz  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  e material celular, mas o processo pode ser incompleto, deixando compostos orgânicos que ainda contêm energia susceptível de ser utilizada posteriormente por outros organismos.

A vida, enquanto forma de respiração sem  $\text{O}_2$ , está restringida, em grande parte, aos saprófagos (bactérias, leveduras, fungos e protozoários), embora ocorra como um processo dependente no interior de certos tecidos de animais superiores. As bactérias do metano são bons exemplos de anaeróbios obrigatórios que decompõem compostos orgânicos com produção de metano ( $\text{CH}_4$ ), por redução de carbono orgânico ou de carbonato (empregando assim ambos os tipos 2 e 3 de metabolismo). O gás metano, conhecido frequentemente por «gás dos pântanos», sobe à superfície onde pode ser oxidado ou, caso se lhe deite fogo, pode converter-se num OVNI (objecto voador não identificado)! As bactérias do metano intervêm também na decomposição da forragem na pança do gado e de outros ruminantes. As bactérias *Desulfovibrio* são exemplos ecologicamente importantes da respiração anaeróbia do tipo 2 porque reduzem em sedimentos profundos  $\text{SO}_4$  em gás  $\text{H}_2\text{S}$ , o qual pode subir a sedimentos pouco profundos onde fica sujeito à acção de outros organismos (as bactérias fotossintéticas, por exemplo). As leveduras são, por certo, exemplos bem conhecidos de fermentadores (tipo 3). Estes organismos são não só comercialmente importantes para o homem como abundantes nos solos, onde desempenham um papel principal na decomposição de resíduos de plantas.

Como já se indicou, muitos tipos de bactérias são capazes de respiração tanto aeróbia como anaeróbia (isto é, são anaeróbias facultativas), mas é importante observar que os produtos finais das duas reacções serão distintos, e a quantidade de energia libertada será muito menor sob condições anaeróbias. A Figura 2-9 mostra os resultados de um estudo interessante em que a mesma espécie de bactéria, *Aerobacter*, foi cultivada em condições anaeróbias e aeróbias, utilizando glucose como fonte de carbono. Em presença de oxigénio, a quase totalidade da glucose foi convertida em protoplasma bacteriano e  $\text{CO}_2$ , porém na ausência de oxigénio a decomposição foi incompleta, dado que uma porção muito mais pequena de glucose terminou em carbono celular, com libertação para o ambiente de uma série de compostos orgânicos. Para a oxidação destes últimos foi necessário o concurso de bactérias adicionais especializadas. Em termos gerais, a respiração aeróbia completa é muitas vezes mais rápida, em termos de energia libertada por unidade de substrato atacado, que o



*Figura 2-8. A. A Copper Basin em Copperhill, Tennessee, sugere como seria a terra sem vida. Uma floresta luxuriante cobria esta área até os vapores de umas fundições terem exterminado toda a vegetação. Se bem que os métodos modernos de preparação dos minérios já não emitam vapores, a vegetação não se restabeleceu. (Fotografia dos U.S. Forest Service.) B. Terra de cultura no Mississippi arruinada pela erosão. Tais abusos deixam ao abandono casas e gente pobre. (Fotografia dos U.S. Forest Service.)*

processo parcial da respiração anaeróbia. Quando o ritmo de entrada de detritos orgânicos nos solos e nos sedimentos é elevado, as bactérias, fungos, protozoários e outros organismos criam condições anaeróbias consumindo o oxigênio mais rapidamente do que este pode difundir-se no meio; a decomposição não se detém, embora continue a um ritmo mais lento, desde que esteja presente uma adequada diversidade de tipos metabólicos microbianos anaeróbios.

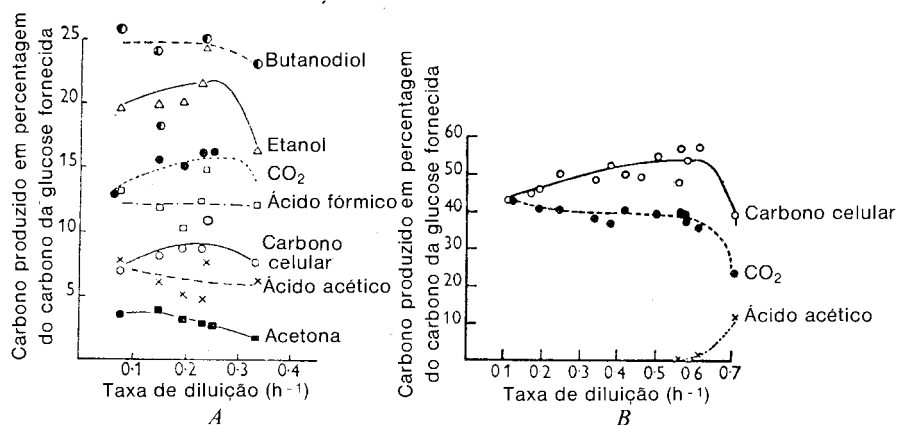


Figura 2-9. A decomposição da glicose pela bactéria *Aerobacter* sob condições anaeróbias (A) e aeróbias (B). Notar que sob condições aeróbias a decomposição é completa, e que 40 a 50 por cento do carbono original da glicose é convertido em biomassa bacteriana. Todavia, sob condições anaeróbias apenas 15 por cento do carbono da glicose é convertido, mantendo-se no ambiente um certo número de substâncias orgânicas incompletamente decompostas. O declínio em carbono celular e CO<sub>2</sub> e o início da produção de ácido acético em B indicam que o oxigênio está a começar a decrescer, desenvolvendo-se, em consequência, a situação ilustrada em A. (Segundo Pirt, 1957.)

Em resumo, embora os saprófagos anaeróbios (tanto obrigatórios como facultativos) sejam componentes minoritários da comunidade, são contudo importantes no ecossistema porque apenas eles podem respirar na obscuridade, nos nichos sem oxigênio do sistema. Ao ocupar este habitat inóspito, «salvam» energia e materiais para a maioria dos aeróbios. Aquele que poderia parecer um método «ineficaz» de respiração surge, assim, como um contributo para a exploração «eficaz» da energia e dos materiais no ecossistema tomado no seu conjunto. Por exemplo, a eficácia de um sistema de tratamento de esgotos, que é um ecossistema heterotrófico construído pelo homem, depende da associação entre saprófagos anaeróbios e aeróbios. A interação geral anaeróbia-aeróbia no perfil dos sedimentos encontra-se representada em forma de diagrama na Figura 4-5 e na Figura 12-13.

Embora a natureza apresente um amplo espectro de funções, a simples classi-



ficação autotróficos-fagotróficos-saprotrotróficos constitui bom instrumento de trabalho para a descrição da estrutura ecológica de uma comunidade biótica, ao mesmo tempo que «produção», «consumo» e «decomposição» são termos úteis para descrever funções gerais. Uma vez que a especialização na função tende a traduzir-se numa maior eficácia sob as condições competitivas da natureza, os organismos evolutivamente mais avançados tendem a restringir-se a uma gama mais estreita de funções, deixando a tarefa de preencher as lacunas aos organismos menos especializados. A versatilidade metabólica das bactérias unicelulares, dos protozoários e das algas não tem nada de surpreendente se recordarmos que o ATP se forma na célula do mesmo modo tanto na fotossíntese como na respiração, isto é, pela transferência de electrões de um redutor para um oxidante através dos citocromos. Na fotossíntese o redutor e o oxidante formam-se dentro da célula a expensas da energia luminosa, enquanto que na respiração estes já se obtêm preparados do ambiente. Embora se considerem os microrganismos como «primitivos», o homem e outros organismos «superiores» não podem viver sem aquilo que LaMont Cole chama os «micróbios amigos» (Cole, 1966); sintetizam materiais orgânicos necessários e garantem no ecossistema a «sintonização perfeita», dado poderem adaptar-se rapidamente a condições em alteração.

Tal como se sublinha no enunciado, é a relação entre a velocidade total da produção e a velocidade da decomposição, independentemente dos organismos ou processos abióticos responsáveis, que tem a maior importância na biosfera como um todo. O jogo recíproco destas funções opostas controla a atmosfera e a hidrosfera e, como já foi salientado, é uma feliz eventualidade para o homem e suas grandes máquinas consumidoras de oxigénio que a produção tenha tido tendência a exceder a decomposição. Porém, agora, o homem «toma mais do que devolve» numa extensão que põe em risco os equilíbrios vitais. Portanto, *o atraso na utilização heterotrófica completa dos produtos do metabolismo autotrófico* é uma das características mais importantes do ecossistema, estando gravemente ameaçado pelo comportamento descuidado do homem. Em consequência, será útil resumir neste ponto os aspectos mais destacados do processo de decomposição, embora muitos dos detalhes careçam de desenvolvimento posterior neste texto.

A decomposição resulta de processos tanto abióticos como bióticos. Por exemplo, os fogos de pradaria e de matas são não só factores limitantes principais, como se verá no Capítulo 5, mas também «decompositores» de detritos, libertando grandes quantidades de CO<sub>2</sub> e outros gases para a atmosfera e minerais para o solo. No conjunto, porém, são os microrganismos heterotróficos ou saprófagos que, em última instância, atacam os corpos mortos das plantas e dos animais: Este tipo de decomposição é, certamente, o resultado do processo pelo qual as bactérias e os fungos obtêm alimento para si próprios. A decomposição ocorre, portanto, mediante transformação de energia dentro dos organismos e entre eles. É uma função absolutamente vital porque, caso não ocorresse, os nutrientes não tardariam a estar todos encerrados em corpos

mortos, e nenhuma nova vida poderia produzir-se. Dentro das células bacterianas e do micélio dos fungos há grupos de enzimas necessários para levar a cabo reacções químicas específicas. Estas enzimas são segregadas para a matéria morta; alguns dos produtos da decomposição são absorvidos pelo organismo como alimento, enquanto outros produtos permanecem no meio, ou são excretados pelas células. Nenhuma espécie única de saprófito pode produzir a completa decomposição de um corpo morto. Porém, as comunidades de decompositores que predominam na biosfera constam de muitas espécies, espécies estas que com a sua acção encadeada podem realizar uma completa decomposição. Nem todas as partes dos corpos das plantas e dos animais são decomponíveis à mesma velocidade. As gorduras, os açúcares e as proteínas são rapidamente decomponíveis, porém, a celulose e a lenhina da madeira e a quitina, os pêlos e os ossos dos animais só muito lentamente sofrem influência. Isto é ilustrado na Figura 2-10, que compara o ritmo de decomposição da erva do pântano e de um caranguejo americano (*Uca Pugnax*) colocados em «bolsa de detritos» de malha de nylon num pântano de água salgada da Geórgia. Observe-se que aproximadamente 25 por cento do peso seco da erva do pântano foram decompostos num mês, enquanto que os restantes 75 por cento sofreram uma acção mais lenta. Dez meses volvidos ainda permanecia 40 por cento da erva, embora todos os restos de caranguejo houvessem desaparecido da bolsa. À medida que o detrito fica finamente dividido e escapa da bolsa, as intensas actividades dos microrganismos traduzem-se com frequência pelo enriquecimento em proteína, como pode ver-se na Figura 2-10C, proporcionando assim um alimento mais nutritivo aos animais que se alimentam de detritos (Odum e de la Cruz, 1967; Kaushik e Hynes, 1968). Como se realçará no Capítulo 6, isto faz parte da «estratégia» geral da natureza de possuir o seu bolo e de o comer também — mais sobre o assunto ficará, porém, para depois!

Os produtos mais resistentes da decomposição terminam em *húmus* (ou *substâncias húmicas*), que, como já ficou assinalado, constitui um componente universal dos ecossistemas. Convém distinguir três etapas na decomposição: (1) a formação de partículas de detritos por acção física e biológica; (2) a produção relativamente rápida de húmus e libertação pelos saprófagos de elementos orgânicos solúveis; e (3) a mineralização mais lenta do húmus. A lentidão com que o húmus é decomposto constitui um factor no atraso da decomposição e na acumulação de oxigénio para o qual se chamou a atenção. No seu aspecto geral, o húmus é uma substância amorfa ou coloidal escura, com frequência amarelo-acastanhada. Segundo Kononova (1961), não existe uma grande diferença nas propriedades físicas ou na estrutura química entre as substâncias húmicas em ecossistemas geograficamente dispersos ou biologicamente distintos. São, porém, difíceis de caracterizar quimicamente, circunstância que não deve surpreender, tendo em conta a grande diversidade de matéria orgânica de que provêm. Em termos gerais, as substâncias húmicas são condensações de compostos aromáticos (fenóis) combinados com os produtos de decomposição de proteínas

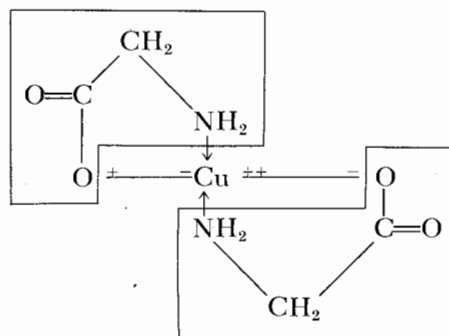
e de polissacaridos. Na página 589 apresenta-se um modelo de estrutura molecular do húmus. É o tipo fenólico do anel do benzeno e a ligação das cadeias laterais que torna estes compostos resistentes à decomposição microbiana. A divisão destas estruturas requer, ao que parece, enzimas desoxigenase especiais (Gibson, 1968), que poderão não estar presentes nos saprófitos correntes do solo e da água. De uma forma irónica, muitos dos materiais tóxicos que o homem está presentemente a acrescentar ao ambiente, tais como os herbicidas, os pesticidas e os esgotos industriais, são derivados do benzeno e estão causando graves transtornos, dado o seu lento ritmo de degradação.

O ecologista precursor no domínio dos micróbios, Winogradsky, apresentou, em 1925, o conceito de que os organismos que decompõem a matéria orgânica fresca formam uma «flora» ecologicamente distinta da dos que decompõem o húmus; denominou tais grupos por *zimogénicos* e *autóctones*, respectivamente (ver Winogradsky, 1949, p. 473). Porém, até hoje, não sabemos ao certo se o húmus é decomposto por organismos especiais com enzimas especiais, ou por processos químicos abióticos, ou por ambas estas vias. O progresso recente no estudo do húmus tem sido pequeno, talvez porque não se ajusta ao estudo convencional nos laboratórios de química. Do que se necessita é de mais estudos locais no ambiente como os descritos por Tribe (1963), que observou a formação de húmus num material colocado entre duas placas de vidro que podiam mover-se periodicamente das suas posições no solo para estudo microscópico e análise química.

É bem conhecido que os detritos, o húmus e outra matéria orgânica em decomposição desempenham um papel importante na fertilidade do solo. Em quantidade moderada, estes materiais proporcionam uma textura favorável ao desenvolvimento das plantas. Por outro lado, muito material orgânico forma compostos complexos com nutrientes minerais que reforçam a absorção pelas plantas. Uma das formas em que isto ocorre é mediante um processo chamado *quelação* (*chele* = garra, referindo-se a «agarrar»), uma formação complexa com iões metálicos que mantém o elemento em solução e não tóxico, em contraste com os sais inorgânicos do metal. O diagrama seguinte mostra de que modo um ião de cobre pode ser retido em «pinças de caranguejo» por pares de ligação covalentes (→) e iónicas (—+) entre duas moléculas de glicina, um aminoácido.

Quase sempre se juntam quelatores aos meios de cultura utilizados em experiências nos sistemas de laboratório, apresentados na Figura 2-6.

Os produtos de decomposição podem, sem dúvida, acumular-se até ao ponto de proporcionar «um excesso de coisa boa», frase que teremos muitas ocasiões de utilizar a propósito dos excessos humanos! Já se falou da criação de condições anaeróbias. Num estudo recente, Ghassemi e Christman (1968) descobriram que os ácidos orgânicos amarelos solúveis, produtos da decomposição com origem nas plantas, são



benéficos nos lagos em pequenas concentrações, em virtude da quelação de metais, especialmente ferro. Porém, em concentrações elevadas absorvem luz e reduzem a fotossíntese.

As bactérias, as leveduras e os bolores podem actuar em conjunto ou alternadamente nos processos de decomposição. As bactérias parecem ser mais importantes na decomposição da carne dos animais, ao passo que os fungos são porventura mais importantes na decomposição da madeira. Tribe (1957, 1961) descreveu uma interessante sucessão de organismos que decompueram por completo uma película de celulose que enterrou no solo. Os fungos foram os primeiros a invadir a película; só mais tarde as bactérias apareceram em quantidade. Mal a película havia sido dividida, entraram em cena nemátodos e outros invertebrados do solo que comeram os pequenos pedaços (incluindo, claro, os microrganismos). Assim, os microconsumidores também proporcionam alimento, directa ou indirectamente, a diversos macroconsumidores, os quais aceleram, por sua vez, o processo de decomposição. (Para exemplo de uma sequência de diversos grupos de bactérias e de fungos envolvidos na decomposição de resíduos vegetais, veja-se a página 588. Durante a lenta decomposição dos grandes organismos, é proporcionado a uma grande diversidade de organismos um habitat específico. Por exemplo, numa mata um tronco abatido suporta uma subcomunidade bem desenvolvida que se vai alterando conforme o estado da decomposição.

Alguns estudos vão agora provando que os fagótrofos, especialmente os animais pequenos (protozoários, ácaros do solo, nemátodos, ostracodos, caracóis, etc.) têm um papel mais importante na decomposição do que se pensava. Quando se eliminam da folhada da floresta os microartrópodos (isto é, ácaros microscópicos e colembolos) por meio de um tratamento com insecticida que tenha pouco ou nenhum efeito sobre as bactérias e os fungos, a decomposição das folhas e dos raminhos mortos é grandemente retardada (ver Figura 14-6, página 597). Como pode ver-se na Figura 2-10B, a libertação do traçador de fósforo, a partir da erva do pântano em decomposição, sofreu redução quando os protozoários foram retirados do

meio de água salgada por filtração selectiva. Embora a maioria dos animais que se alimentam de detritos (detritívoros) não possam digerir a celulose, e obtenham a sua energia alimentar fundamentalmente da microflora, podem, porém, acelerar a decomposição da matriz celulose-lenhina por várias vias: (1) partindo os detritos em pequenos pedaços e aumentando assim a área da superfície disponível para a acção microbiana; (2) adicionando proteínas ou substâncias de crescimento que estimulam o desenvolvimento microbiano; (3) tragando como já foi sugerido, algumas das bactérias e estimulando assim o desenvolvimento e a actividade metabólica da população (isto é, mantendo uma taxa de crescimento característica da «fase logarítmica», ver página 292). Por outro lado, muitos detritívoros são *coprofágicos* (*kopros* = imundície), ou seja, ingerem regularmente bolas fecais depois destas terem sido enriquecidas no meio pela actividade microbiana (ver Newell, 1965; Frankenberg e Smith, 1967). Por exemplo, o escaravelho do género *Popilius*, que vive em troncos em decomposição, serve-se dos seus túneis como de uma espécie de «rúmen externo», onde as bolas fecais e os fragmentos de madeira mascada são enriquecidos por fungos e depois novamente ingeridos (Mason e Odum, 1969). A coprofagia constitui, neste caso, um padrão de relação insecto-fungo que permite ao escaravelho utilizar a energia alimentar contida na madeira, e também acelerar a decomposição do tronco.

Ao comparar na secção precedente deste capítulo os ecossistemas aquáticos e terrestres destacou-se que, como o fitoplâncton é mais «comestível» do que as plantas terrestres, os macroconsumidores desempenham porventura um papel mais importante na decomposição no sistema aquático; voltar-se-á ao tema no Capítulo 4. Finalmente, é interessante anotar ter sido sugerido há uns anos que os animais invertebrados eram benéficos nos leitos dos esgotos urbanos (veja-se o estudo de Hawkes, 1963), embora existam poucos estudos sérios sobre as relações entre fagótrofos e saprótrofos no tratamento dessas águas, dado os engenheiros sanitários suporem como regra que nesta matéria o que interessa é a acção bacteriana.

Ainda que a «mineralização da matéria orgânica» e a produção de nutrientes para as plantas tenham sido referidas como sendo a função primária da decomposição, há ainda outra função a que os ecologistas prestam cada vez mais atenção. Para além da sua possível utilização como alimento por outros organismos, as substâncias orgânicas libertadas no meio durante a decomposição podem exercer no ecossistema grande influência sobre o desenvolvimento de outros organismos. Julian Huxley sugeriu, em 1935, o termo «hormonas de difusão externa» para aquelas substâncias químicas que exercem uma influência correlativa no sistema, através do meio exterior; Lucas (1947) propôs o termo «substâncias ectócrinas» (ou «exócrinas», como preferem alguns autores). O termo «hormona ambiental» expressa também, claramente, o que se pretende dar a entender. Estas substâncias poderão ser inibidoras, como é o caso do «antibiótico» penicilina (produzido por um fungo), ou estimulantes, como é o caso de diversas vitaminas e de outras substâncias de crescimento, por exemplo, a tiamina, a vitamina B<sub>12</sub>,

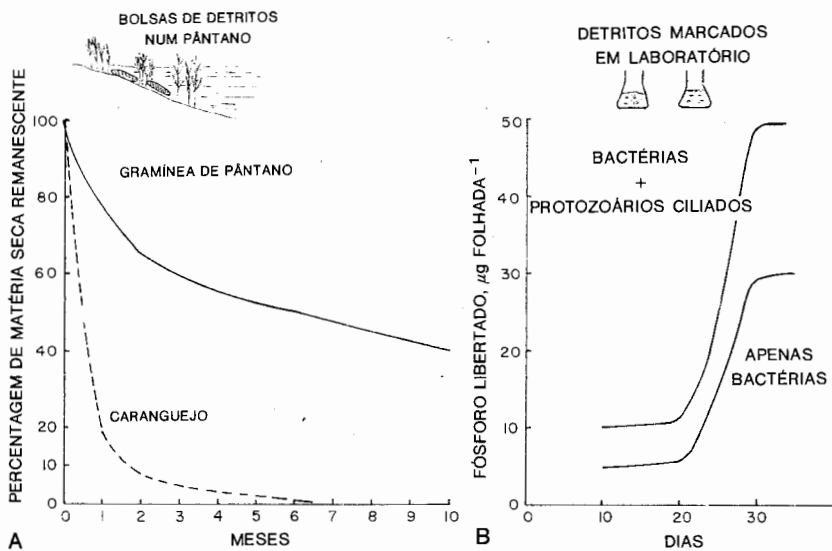


Figura 2-10. Três aspectos da decomposição num sapal da Geórgia, um ecossistema em que a maior parte da energia produtora segue a via de detritos. A. Decomposição em termos de percentagem da gramínea de pântano (*Spartina alterniflora*) e de caranguejos (*Uca pugnax*) mortos que permanecem em bolsas de detritos, de malha de «nylon», colocadas no sapal e nele submetidas a inundação diária pela maré. (Segundo E. P. Odum e de la Cruz, 1967.) B. Uma experiência de laboratório mostrando que a libertação de fósforo (marcado com traçador radioactivo) pela planta do sapal em decomposição é mais rápida quando sobre os detritos actuam bactérias e protozoários, em comparação com a actuação isolada de bactérias. (Segundo Johannes, 1965.) C. Enriquecimento em proteínas resultante de actividade microbiana nos detritos da planta do sapal nos estados finais da desintegração em partículas. (Segundo E. P. Odum e de la Cruz, 1967.) Os animais que se alimentam de depósitos (caracóis, minhocas, ameijoas, camarões, peixes) fazem-no com frequência selectivamente, a partir das partículas pequenas mais nutritivas (ver Newall, 1965 e W. E. Odum, 1968.)

a biotina, a histidina, o uracil e outras, muitas das quais não foram identificadas quimicamente. Compostos orgânicos combinam-se frequentemente no meio com vestígios de metais formando substâncias semelhantes a hormonas.

O interesse pelos elementos bioquímicos do ambiente remonta à famosa controvérsia entre Pütter e Krogh (que ainda continua) sobre o papel de algumas substâncias orgânicas dissolvidas que abundam na água e no solo. O primeiro sustentava que estas substâncias eram largamente utilizadas como alimento por animais e plantas superiores; o último apresentava provas experimentais de que elas eram insignificantes enquanto alimento, pelo menos para organismos como o zooplâncton. Podem citar-se duas contribuições recentes nesta interessante matéria: (1) experiências com traçadores radioactivos demonstraram que os animais marinhos de corpo mole podem absorver e utilizar açúcares e aminoácidos dissolvidos na água do mar (ver Stephens, 1967, 1968); (2) os materiais orgânicos dissolvidos formam com frequência agregados de partículas que são facilmente ingeridos pelos animais. Por exemplo, o que poderá designar-se por «detritos de bolha» é formado regularmente a partir de material dissolvido por acção das ondas do mar (ver Baylor e Sutcliffe, 1963; Riley, 1963). Vai-se agora tornando também claro que os metabólitos extracelulares, e muitos dos «produtos de perda» da decomposição, são mais importantes como reguladores químicos do que como alimento enquanto tal. Isto é apaixonante para o ecologista, uma vez que tais reguladores proporcionam um mecanismo para a coordenação de unidades do ecossistema, e contribuem para explicar tanto os equilíbrios como a sucessão de espécies que, tão vulgarmente, se observam na natureza. Porém, antes de nos entusiasmos demais com isto, há muito trabalho a realizar. A vitamina B<sub>12</sub>, por exemplo, foi muito estudada, porém não há actualmente concordância entre os investigadores sobre se esta substância é ou não importante do ponto de vista ecológico. É manifestamente necessária para muitos organismos, porém é também abundante e está amplamente distribuída; a questão de saber até que ponto alguma vez se tornará suficientemente escassa para limitar o crescimento de produtores não se encontra, porém, satisfatoriamente determinada (observem-se, por exemplo, os pontos de vista opostos de Droop, 1957, e Daisley, 1957). O papel das substâncias inibidoras talvez esteja mais claramente definido. Deverá mencionar-se, nesta altura, que embora pareça que os saprófagos desempenham o papel mais importante na produção de hormonas ambientais, as algas também excretam tais substâncias (ver a revisão de Fogg, 1962). Os produtos de perda dos organismos superiores, as excreções das folhas e das raízes, por exemplo, poderão ser também importantes deste ponto de vista. C. H. Muller e os seus colaboradores falam de tais excreções como «substâncias alelopáticas» (*allelon* = um do outro; *pathos* = sofrimento), e mostraram que os metabólitos interagem com o fogo, de uma forma complexa, na regulação da vegetação do deserto e do chaparral (veja-se Figura 7-38). Também as secreções voláteis denominadas «fero-

monas» têm, indubitavelmente, função reguladora, controlando o comportamento dos insectos e de outros organismos (ver Wilson, 1965; Butler, 1967).

Obtém-se uma ideia desta intensa actividade que acompanha a decomposição microbiana observando o aumento de temperatura no substrato. Muitas pessoas observaram o calor produzido numa pilha de composto artificial. Nos sedimentos que rapidamente se acumulam no Lago Mead, que resulta do grande dique Hoover, no Rio Colorado, ZoBell, Sisler e Oppenheimer (1953) verificaram que a temperatura do lodo do fundo era cerca de 6 °C superior à da água adjacente; demonstraram que pelo menos uma parte deste calor era devida às imensas populações de microrganismos que fazem, quanto podem, para acertar o passo com a erosão acelerada provocada pelo homem na bacia de alimentação.

Devido ao facto da maioria dos agentes bióticos de decomposição serem pequenos e se distinguirem relativamente pouco morfológicamente, tornam-se difíceis de estudar. Não podemos analisar uma população microbiana observando-a simplesmente e contando os indivíduos, tal como poderíamos fazê-lo com um povoamento de árvores ou com uma população de mamíferos, uma vez que os micróbios que parecem iguais poderão ter tipos totalmente distintos de metabolismo. As espécies não só têm de ser isoladas e cultivadas como também a respectiva actividade precisa ser medida, no local e no laboratório, sob condições que reproduzam o ambiente natural (em contraste com as técnicas da «cultura enriquecida» da bacteriologia convencional). Dadas as dificuldades técnicas de estudo, a ecologia microbiana é, infelizmente, posta com frequência completamente de lado nos cursos universitários gerais de ecologia. É preciso que isto não continue. As experiências da película de celulose e da erva do pântano descritas anteriormente poderiam, naturalmente, adoptar-se como trabalhos de aula. Pode obter-se uma certa ideia sobre a actividade dos desintegradores medindo a evolução do CO<sub>2</sub> do solo, mediante utilização de aparelhos relativamente simples que podem ser desenhados para uso no campo (ver Witkamp, 1966). As perspectivas de grandes progressos no estudo da ecologia microbiana são analisados no Capítulo 20 (ver também os textos de Brock, 1966, e Wood, 1965).

Em resumo, vimos de que modo o prolongado e complexo processo da degradação da matéria orgânica controla certo número de funções importantes no ecossistema, como por exemplo: (1) a reciclagem de nutrientes através da mineralização de matéria orgânica morta, a quebra e a recuperação microbiana na camada heterotrófica; (2) a produção de alimentos para uma sucessão de organismos na cadeia alimentar de detritos; (3) a produção de substâncias «ectócrinas» reguladoras; e (4) a modificação dos materiais inertes da superfície da terra (para produzir, por exemplo, o complexo terrestre único conhecido por «solo»). Acima de tudo, tem-se destacado a importância do equilíbrio conjunto entre a produção e a decomposição na regulação das condições ou existência da totalidade da vida na biosfera. Assinalou-se que o atraso na utilização da produção autotrófica, não só se traduz na formação de uma estrutura biológica que reduz a



dureza física do ambiente, como também explica a atmosfera rica em oxigénio à qual o homem e os animais superiores estão especialmente adaptados. A maioria da matéria orgânica que escapa à decomposição é depositada em sedimentos aquáticos; esta é a razão pela qual o petróleo só se encontra em áreas que estão ou estiveram submersas.

Sem dar por isso, o homem está a acelerar a decomposição (1) queimando a matéria orgânica armazenada como combustíveis fósseis e (2) por práticas agrícolas que aumentam o ritmo de decomposição do húmus. Embora a quantidade de  $\text{CO}_2$  injectada na atmosfera pelas actividades agro-industriais do homem seja ainda pequena quando comparada com a do  $\text{CO}_2$  total em circulação (ver Figura 4-4 para estimativas destas quantidades), começam a sentir-se efeitos perceptíveis dado que o depósito atmosférico é pequeno e o depósito marinho, embora maior, não é capaz de absorver o novo  $\text{CO}_2$  tão depressa como o homem o vai produzindo. Revelle (1965) estimou um acréscimo de 25 por cento no  $\text{CO}_2$  atmosférico para o ano 2000 e um aumento de 170 por cento quando a totalidade dos combustíveis fósseis de fácil acesso tenha sido consumida. Se bem que haja aspectos que não se compreendem bem e sobre os quais existe controvérsia, os climatologistas concordam, em geral, que mudanças relativamente pequenas do  $\text{CO}_2$  atmosférico podem produzir e produzem efeitos de primeira importância no clima. O dióxido de carbono é transparente à entrada da energia solar visível, porém, tal como o vidro, absorve o calor do infravermelho reflectido pela superfície da Terra. Este chamado «efeito de estufa» significa que um aumento no  $\text{CO}_2$  tende a traduzir-se num aumento da temperatura da biosfera como um todo. O degelo dos polos e o conseqüente clima tropical universal constituiriam os efeitos mais importantes de uma subida na temperatura. Revelle calculou que o nível das águas do mar subiria cerca de 125 metros se a totalidade do gelo do Antártico se derretesse, o que poderia ocorrer num período de tempo não superior a 400 anos. Semelhante mudança seria catastrófica para o homem, já que teria que abandonar todas as suas cidades costeiras (ou construir diques altos, ou viver debaixo de água!) O homem, enquanto aumenta o teor de  $\text{CO}_2$  na atmosfera, está a aumentar também a poluição por partículas (isto é, a «poeira» no ar), que tem o efeito oposto de arrefecer a Terra. No Capítulo 4, voltar-se-á a este assunto do «difícil equilíbrio» entre as poluições gasosas e por partículas.

#### 4. HOMEOSTASIA DO ECOSISTEMA

##### Enunciado

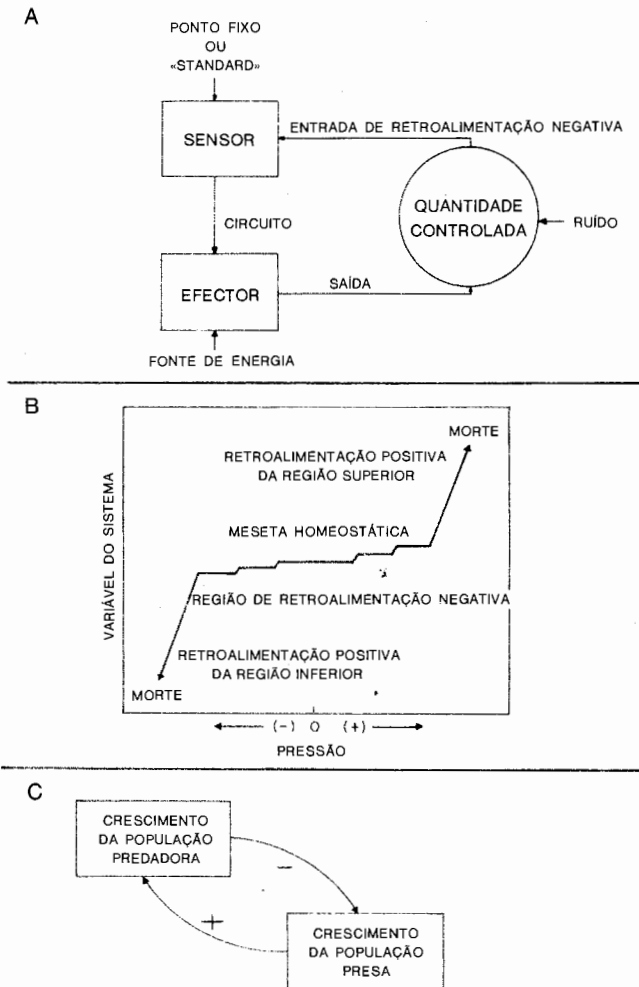
Os ecossistemas, tal como as populações e os organismos seus componentes, são capazes de automanutenção e de auto-regulação. Assim, a *cibernética* (*kybernetes* =

= piloto ou timoneiro), ciência do controlo, tem uma importante aplicação em ecologia, uma vez que o homem tende, de forma crescente, a romper os controlos naturais, ou tenta substituir os mecanismos naturais por outros artificiais. *Homeostasia* (*homeo* = igual; *stasis* = estado) é o termo geralmente utilizado para traduzir a tendência que os sistemas biológicos têm para resistir à alteração e permanecer em estado de equilíbrio.

## Explicação e Exemplos

Os princípios elementares da cibernética estão modelados na Figura 2-11. Na sua forma mais simples, um sistema de controlo consiste em duas caixas negras (ver a definição de «caixa negra» na página 30) e uma quantidade controlada, interligadas entre si por circuitos ou sinais de entrada e de saída (Figura 2-11A). No sistema familiar de regulação do calor de uma casa, o termostato é o sensor (ou «detector de erro», como pode também ser chamado), a caldeira é o produtor (que recebe a sua energia do combustível) e a temperatura da habitação a quantidade controlada. O controlo depende da *retroalimentação*, ou *retroacção*, que tem lugar quando a saída (ou parte dela) volta atrás como entrada. Quando esta entrada de retroalimentação é positiva, a quantidade cresce (como no caso dos juros compostos, juros que por sua vez se convertem em capital). A *retroalimentação positiva* é «aceleradora do desvio» e necessária, naturalmente, para o crescimento e a sobrevivência dos organismos. Contudo, para se alcançar o controlo — como, por exemplo, para prevenir o sobreaquecimento de um quarto ou o sobre crescimento tipo canceroso de uma população — tem de haver também a *retroalimentação negativa*, ou uma entrada que «contrarie o desvio», como se mostra na Figura 2-11A. Os mecanismos de retroacção mecânica são designados frequentemente pelos engenheiros como «servomecanismos»; os biólogos utilizam a expressão mecanismos homeostáticos quando se referem aos sistemas vivos. A cibernética abrange os controlos tanto inanimados como animados (Wiener, 1948). A acção recíproca das retroalimentações positiva e negativa e os limites do controlo homeostático estão representados em forma de diagrama na Figura 2-11B. Como destacam os críticos da sociedade humana com frequência crescente (ver Mumford, 1967, por exemplo), a retroalimentação positiva envolvida na expansão do conhecimento, do poder e da produtividade ameaça a qualidade da vida humana e do ambiente, a menos que se possam encontrar controlos apropriados de retroalimentação negativa. Assim, a ciência dos controlos, ou cibernética, tornou-se uma das matérias que mais importa estudar, compreender e praticar. Uma lista de leituras orientadas nesta matéria incluirá Ashby (1963), Langley (1965), Hardin (1963) e Maruyama (1963).

A existência de mecanismos homeostáticos a diferentes níveis da organização biológica já foi mencionada no capítulo anterior. A homeostasia a nível do organismo é um conceito bem conhecido em fisiologia como foi apontado, por exemplo, por Walter B. Cannon no seu agradável livro *The Wisdom of the Body* (1932). Observamos que o equilíbrio entre os organismos e o ambiente pode também manter-se por factores que resistam à alteração no sistema tomado no seu conjunto. Escreveu-se muito acerca deste «equilíbrio da natureza», porém, apenas com o recente desenvolvimento de bons métodos para medir os ritmos da actividade de sistemas globais se deu um primeiro passo na compreensão dos mecanismos envolvidos.



*Figura 2-11.* Elementos de cibernética. *A.* Um sistema de controlo simples, análogo ao termostato de uma casa, em que uma parte da saída é utilizada como retroalimentação, ou retroacção, negativa para manter algum estado de equilíbrio numa quantidade controlada. *B.* O conceito de meseta homeostática, dentro da qual se mantém uma constância relativa através da retroalimentação negativa, não obstante a tendência da pressão para provocar desvios. Para além dos limites da homeostasia, a retroalimentação positiva traduz-se na rápida destruição do sistema. (Segundo Hardin, 1963.) *C.* A interacção das retroalimentações positiva (+) e negativa (-) num sistema de «círculo de retroacção» entre predador e presa. É geralmente necessário um período de ajustamentos evolutivos antes que um tal sistema se torne realmente estável. Os predadores e presas recém-associados tendem a oscilar violentamente (ver Figura 7-32, página 353).

Tal como no turbidostato descrito na legenda da Figura 2-6, algumas populações são reguladas pela densidade, a qual «volta atrás» por meio de mecanismos de comportamento com redução ou com aumento do ritmo da reprodução (o «produtor»), mantendo assim a dimensão da população (a «quantidade controlada») dentro de determinados limites. Outras populações não parecem capazes de autolimitação embora sejam controladas por factores externos (este tipo pode incluir o homem, mas guarde-se isto para mais tarde). Como já se descreveu, os mecanismos de controlo que funcionam ao nível do ecossistema incluem os que regulam o armazenamento e a libertação de nutrientes e a produção e decomposição de substâncias orgânicas. *A interacção entre os ciclos de materiais e as correntes de energia em ecossistemas grandes cria uma homeostasia autocorrectora sem necessidade de controlo ou protecção exterior* (voltar-se-á ao assunto nos Capítulos 3 e 4). O papel possível das substâncias «ectócrinas» na coordenação de unidades do ecossistema foi já mencionado. Nas secções e capítulos seguintes, surgirão frequentes ocasiões para analisar estes mecanismos e para apresentar dados concretos demonstrativos de que o conjunto não é, em geral, tão variável como a parte.

É importante observar, como pode ver-se na Figura 2-11B, que os mecanismos homeostáticos têm limites para além dos quais a retroacção positiva sem restrição conduz à morte. Observe-se também que se apresentou a «plataforma homeostática» como uma série de níveis ou passos. À medida que a tensão aumenta, o sistema, ainda que controlado, pode não ser capaz de voltar exactamente ao nível anterior. Já ficou descrito como o CO<sub>2</sub> introduzido na atmosfera pelos «vulcões industriais» do homem é absorvido em grande parte, mas não totalmente, pelo sistema de carbonatos do mar; à medida que a entrada aumenta, os novos níveis de equilíbrio são ligeiramente superiores. Neste caso, uma mudança, ainda que ligeira, pode eventualmente produzir efeitos de grandes consequências. Também haverá muitas ocasiões para constatar que *um controlo homeostático verdadeiramente bom apenas ocorre depois de um período de ajustamento evolutivo*. Ecossistemas novos (tais como um novo tipo de agricultura) ou novos conjuntos de hospedeiro-parasita tendem a oscilar mais violentamente e a ser menos resistentes a perturbações externas do que os sistemas maduros, em que os componentes tiveram a oportunidade de se ajustarem mutuamente.

Como consequência da evolução do sistema nervoso central, a humanidade tornou-se gradualmente no organismo mais poderoso, no que respeita à capacidade de modificar o funcionamento de ecossistemas. O papel do homem como «poderoso agente geológico» está a tornar-se tão importante que Vernadsky (1945) avançou a sugestão de que se pensasse na «noosfera» (do grego *noos*, mente), ou no mundo dominado pela mente humana, substituindo gradualmente a biosfera, o mundo em evolução natural que vem existindo há milhares de milhões de anos. Isto constitui uma filosofia perigosa, dado basear-se na pretensão de que o homem é actual-

mente, não só suficientemente sábio para compreender os resultados de todos os seus actos, mas também capaz de sobreviver num ambiente totalmente artificial. Quando o leitor tiver terminado este livro, concordará certamente com o autor que não é possível à humanidade tomar para si, sem grandes riscos, o ordenamento de tudo!

A ideia do ecossistema e o entendimento de que a humanidade é uma parte de, e não está desligada de, ciclos «biogeoquímicos» complexos, com um poder crescente para modificar os ciclos, são conceitos básicos da ecologia moderna e também pontos de vista da maior importância para os assuntos humanos em geral. A conservação dos recursos naturais, a aplicação prática mais importante da ecologia, deve ser construída à volta destes pontos de vista. Deste modo, se a compreensão dos sistemas ecológicos e da responsabilidade moral entre os homens puder acertar o passo com a capacidade do homem para efectuar alterações, o conceito actual da «exploração ilimitada dos recursos» dará lugar à «inventiva ilimitada na perpetuação de uma abundância cíclica de recursos». O historiador Lynn White Jr. (1967) assinala que o dogma religioso, que separa estritamente o homem da natureza, contribui desafortunadamente para a presente crise ambiental. Hutchinson (1948a), num outro ensaio clássico que deveria ser profusamente lido, expressou este ponto de vista com sagacidade, mais ou menos como se segue: o ecologista devia ser capaz de mostrar que é exactamente tão divertido e tão importante reparar a biosfera e conservá-la em bom estado de funcionamento como reparar o aparelho de rádio ou o automóvel familiar.

Pode-se resumir o que se expôs neste capítulo. O ecossistema é o tema central e o conceito mais importante da ecologia. As duas vias para o seu estudo, a holológica e a merológica, devem ser integradas e traduzir-se em programas de acção, caso o homem haja de sobreviver à crise ambiental por ele próprio provocada. *É o homem enquanto agente geológico, e não tanto enquanto animal, que se encontra demasiado sob a influência da retroalimentação positiva e que, em consequência, precisa de submeter-se à retroalimentação negativa.* A natureza, com o nosso concurso inteligente, pode fazer frente às necessidades e aos desperdícios fisiológicos do homem, não possuindo, porém, mecanismos homeostáticos para competir com os «bulldozers», o betão e o tipo de poluição do ar, água e solo agro-industriais que serão difíceis de conter enquanto a população humana se mantiver ela própria fora de controlo.

## Capítulo 3 – PRINCÍPIOS E CONCEITOS RELATIVOS À ENERGIA NOS SISTEMAS ECOLÓGICOS

---

### 1. RESUMO DE CONCEITOS FUNDAMENTAIS RELACIONADOS COM A ENERGIA

#### Enunciado

Define-se *energia* como a capacidade de produzir trabalho. O comportamento da energia é definido pelas leis seguintes. A *primeira lei da termodinâmica* afirma que a energia pode transformar-se de um tipo noutra, embora nunca seja criada ou destruída. A luz, por exemplo, é uma forma de energia, dado poder transformar-se em trabalho, calor ou energia potencial de alimentos, conforme a situação, embora nenhuma porção dela possa ser destruída. A *segunda lei da termodinâmica* pode ser enunciada de diversos modos, incluindo o seguinte: nenhum processo envolvendo uma transformação de energia ocorrerá espontaneamente a menos que haja uma degradação de energia de uma forma concentrada para uma forma dispersa. Por exemplo, o calor de um objecto quente tende a dispersar-se espontaneamente pelo ambiente envolvente mais frio. A segunda lei da termodinâmica também pode enunciar-se como se segue: uma vez que uma certa energia é sempre dispersada em forma de calor não aproveitável, nenhuma transformação espontânea de energia (luz, por exemplo) em energia potencial (protoplasma, por exemplo) é 100 por cento eficaz.

Os organismos, os ecossistemas e toda a biosfera possuem a característica termodinâmica essencial de serem capazes de criar e de manter um elevado grau de ordem interior, ou uma condição de baixa entropia (uma medida da desordem ou a quantidade de energia não disponível num sistema). Alcança-se uma entropia baixa mediante uma dissipação contínua de energia de alta utilidade (luz ou alimento, por exemplo) em energia de baixa utilidade (calor, por exemplo). No ecossistema, a «ordem» é, em termos de uma estrutura complexa de biomassa, mantida pela respiração total da comunidade que continuamente «elimina a desordem por bombagem».

## Explicação

É fácil de ver como os conceitos básicos da física apontados no parágrafo anterior estão relacionados com a ecologia. Toda a variedade das manifestações da vida é acompanhada por trocas de energia, ainda que se não crie ou destrua energia alguma (primeira lei da termodinâmica). A energia que penetra como luz na superfície da Terra é compensada pela que deixa a Terra em forma de radiação invisível de calor. A essência da vida consiste na sucessão de mudanças tais como o crescimento, a autoduplicação e a síntese de relações complexas de matéria. Sem transferências de energia, que acompanham todas estas mudanças, não haveria vida nem sistemas ecológicos. Enquanto seres humanos, não nos deveríamos esquecer que a civilização é justamente uma das proliferações naturais notáveis que estão dependentes da entrada de corrente contínua da energia concentrada da radiação da luz. Em ecologia, ocupamo-nos fundamentalmente da forma como a luz está relacionada com os sistemas ecológicos, e com o modo como a energia é transformada no interior do sistema. Assim, as relações entre plantas produtoras e animais consumidores, entre predador e presa, para não falar do número e dos tipos de organismos existentes num dado meio, estão limitadas e são regidas todas elas pelas mesmas leis básicas que regem os sistemas não vivos, como os motores eléctricos ou os automóveis.

Continuamente a luz e outras radiações com ela associadas deixam o Sol e passam para o espaço. Uma parte desta radiação chega à Terra, atravessa a camada atmosférica e alcança florestas, pradarias, lagos, oceanos, campos cultivados, desertos, estufas, camadas de gelo e muitas centenas mais de outros tipos de sistemas ecológicos que cobrem a Terra e constituem a biosfera. Quando a luz é absorvida por algum objecto, que como resultado fica mais quente, tal significa que a energia da luz se transformou noutra espécie de energia conhecida como energia térmica. A energia térmica compõe-se das vibrações e dos movimentos das moléculas que formam o objecto. A absorção dos raios solares pela terra e pela água traduz-se em áreas quentes e áreas frias, determinando a corrente de ar capaz de mover os moinhos de vento e de produzir trabalho, como a bombagem da água contra a força da gravidade. Assim, neste caso, a energia da luz converte-se em energia térmica da terra e em energia cinética do ar em movimento, que realiza o trabalho de elevar a água. A energia não é destruída pela elevação da água, convertendo-se sim em *energia potencial*, já que a energia latente inerente ao dispor da água a uma dada cota pode transformar-se novamente noutro tipo deixando que a água volte a baixar até à fonte. Como já se indicou em capítulos anteriores, o alimento resultante da actividade fotossintética das plantas verdes contém energia potencial que se transforma noutros tipos quando o alimento é utilizado pelos organismos. Uma vez que a quantidade de um tipo de energia é sempre equivalente a uma quantidade

determinada do outro tipo no qual se transforma, pode calcular-se uma delas a partir da outra. Por exemplo, sabendo a quantidade de luz absorvida e conhecendo o factor de conversão, pode determinar-se a quantidade de energia térmica que foi adicionada.

A segunda lei da termodinâmica trata da transferência de energia para um estado cada vez menos disponível e mais disperso. No que respeita ao sistema solar, o estado disperso relativamente à energia é aquele em que toda ela se encontra em forma de energia térmica igualmente distribuída. Isto é, quando entregue a si própria, toda a energia tenderá finalmente a ser transformada na forma de energia térmica distribuída a temperatura uniforme, ali onde sofre a alteração. Esta tendência tem sido referida com frequência como «a degradação do sistema solar». Ainda não se sabe se esta tendência para o nivelamento da energia se aplica a todo o universo.

No momento actual a Terra está muito longe de se encontrar num estado de estabilidade quanto à energia, dado haver vasta energia potencial e diferenças de temperatura que são mantidas graças à corrente contínua de energia luminosa vinda do Sol. Porém, é o processo do seu deslocamento na *direcção* do estado estável que ocasiona a sucessão de alterações de energia que constituem os fenómenos naturais da Terra, tal como os conhecemos. É algo que se assemelha ao caso de um homem num moinho de roda de andar; nunca chega ao cimo, mas os seus esforços para isso determinam processos bem definidos. Assim, quando a energia do Sol atinge a Terra, tende a degradar-se em energia térmica. Somente uma porção muito pequena da energia luminosa absorvida pelas plantas verdes é transformada em energia potencial ou energia alimentar; a maior parte dela transforma-se em calor, saindo da planta, do ecossistema e da biosfera. Todo o mundo biológico réstante obtém a sua energia química potencial das substâncias orgânicas produzidas pela fotossíntese vegetal ou pela quimiossíntese microbiana. Um animal, por exemplo, obtém energia potencial química dos alimentos e converte uma grande parte dela em calor, o que permite que uma pequena parte da mesma seja restabelecida em forma de energia potencial química do novo protoplasma. A cada passo da transferência de energia de um organismo para outro, grande parte da energia é degradada em calor.

A segunda lei da termodinâmica, que trata da dispersão de energia, está relacionada com o *princípio da estabilidade*. De acordo com este conceito, qualquer sistema natural isolado, com energia a atravessá-lo, trate-se da própria Terra ou de uma entidade menor, como por exemplo um lago, tende a alterar-se até que se desenvolva um ajustamento estável, com mecanismos de auto-regulação. Estes são mecanismos que provocam um retorno ao estado constante caso se seja compelido a sair dele por acção de uma influência externa transitória, como ficou detalhadamente analisado no Capítulo 2. Quando se alcança um ajustamento estável, as transferências de energia tendem a processar-se pelo padrão de um só sentido e a ritmos característicos, segundo o princípio da estabilidade.



H. T. Odum (1967), baseando-se nos conceitos de A. J. Lotka (1925) e E. Schrödinger (1945), coloca os princípios termodinâmicos no contexto ecológico da forma que se segue.

A manutenção de um estado antitérmico constitui a prioridade número um em qualquer sistema complexo do mundo real. Segundo demonstrou Schrödinger, o trabalho contínuo de esgotar a «desordem» por bombagem é necessário, caso se pretenda manter «ordem» interior em presença de vibrações térmicas, em qualquer sistema de temperatura superior ao zero absoluto. No ecossistema, a razão entre a respiração da comunidade total e a biomassa da comunidade total (R/B) pode considerar-se como a razão entre a manutenção e a estrutura, ou como uma função termodinâmica de ordem. Esta «razão de Schrödinger» é uma renovação ecológica, um conceito introduzido no Capítulo 2. Se R e B forem expressos em calorías (unidades de energia) e divididos pela temperatura absoluta, a proporção R/B converte-se na razão entre o aumento da entropia de conservação (e trabalho relacionado) e a entropia da estrutura ordenada. Quanto maior for a biomassa, maior é o custo da manutenção; porém, se o tamanho das unidades de biomassa (os organismos individuais, por exemplo) é grande (tal como a vegetação numa floresta), a manutenção antitérmica por unidade de biomassa diminui. Uma das questões teóricas presentemente em debate consiste em saber se a natureza maximiza a proporção entre a estrutura e o metabolismo de manutenção (veja-se Margalef, 1968; Morowitz, 1968) ou se é a corrente de energia, ela própria, que é maximizada.

É curioso observar que as duas palavras «economia» e «ecologia» têm a mesma raiz, *oikos* que respeita a «casa». Pode dizer-se que a economia trata da gestão financeira da casa e a ecologia da gestão do respectivo ambiente. Embora a energia possa ser tomada como a «moeda» da ecologia, energia e dinheiro não são a mesma coisa uma vez que correm em direcções opostas (isto é, fazem um intercâmbio), e o dinheiro circula ao passo que a energia não (ver H. T. Odum, 1971).

Nesta altura, seria útil para o leitor rever as unidades de energia e familiarizar-se bem com elas. No Quadro 3-1 estão definidas as unidades básicas, apresentando-se ainda factores de conversão e pontos de referência.

O comportamento da energia nos ecossistemas pode designar-se apropriadamente como a *corrente de energia* porque, segundo vimos, as transformações de energia são «num só sentido», em contraste com o comportamento cíclico dos materiais. Nas secções seguintes deste capítulo será considerada em primeiro lugar a corrente total de energia que constitui o ambiente energético do ecossistema, após o que se tratará do estudo da porção desse fluxo total que passa através dos componentes vivos do ecossistema.

### Quadro 3-1

#### *Unidades de Energia e Algumas Estimativas Ecológicas Úteis*

#### A. UNIDADES BÁSICAS

Caloria-grama (pequena caloria ou cal) = quantidade de calor necessário para elevar de 1°C 1 grama (ou mililitro) de água a 15°C

Kilocaloria (kcal ou Cal) = 1000 cal = quantidade de calor necessário para elevar de 1°C 1 quilograma (ou litro) de água a 15°C

Unidade térmica inglesa (Btu) = quantidade de calor necessário para elevar de 1°F 1 libra de água = 252 calorias-grama = 0,252 kcal

Joule (J) = 0,24 calorias-grama =  $10^7$  ergs = 0,74 libras-pé = 0,1 kilogrametros =  $3,7 \times 10^{-7}$  cavalos vapor-hora

Langley (ly) = 1 caloria-grama/cm<sup>2</sup>

Watt (W) = 1 J/s = 14,3 cal/min =  $13,4 \times 10^{-3}$  cavalos vapor

#### B. VALORES DE REFERÊNCIA (Médios ou Estimados)

Alimentos purificados, kcal/g de peso seco: hidratos de carbono 4; proteínas 5; lípidos 9,2.

Biomassa*	kcal/g Peso Seco	kcal/g Peso Seco sem cinzas
Plantas terrestres (total)	4,5	4,6
apenas sementes	5,2	5,3
Algas	4,9	5,1
Invertebrados (excluindo insectos)	3,0	5,5
Insectos	5,4	5,7
Vertebrados	5,6	6,3

Produção do fitoplâncton: 1 grama de carbono = 2,0 + gramas de matéria seca = 10 kcal.

Necessidades diárias em alimento (a temperaturas não pressionantes).

Homem: 40 kcal/kg de peso vivo = 0,04 kcal/g (cerca de 3000 kcal/dia para um adulto de 70 kg)

Ave ou mamífero pequeno: 1,0 kcal/g de peso vivo

Insecto: 0,5 kcal/g de peso vivo

Troca gasosa — coeficientes calóricos na respiração e fotossíntese.

% de Hidratos de Carbono na Matéria Seca Respirada ou Sintetizada	Oxigênio kcal/litro	Dióxido de Carbono kcal/litro
100	5,0	5,0
66	4,9	5,5
33	4,8	6,0
0 (apenas gordura)	4,7	6,7

\* Uma vez que a maioria dos organismos vivos são formados por 2/3 ou mais de água e minerais, 2 kcal/g de peso vivo (húmido) é uma estimativa muito grosseira para a biomassa em geral. Os valores para os pesos secos constantes deste quadro baseiam-se em Golley, 1961; Odum, Marshall e Marples, 1965; e Cummings, 1967.

## 2. O AMBIENTE ENERGÉTICO

### Enunciado

Os organismos da superfície da Terra, ou próximo dela, estão submersos num ambiente de radiação que consta da radiação solar e da radiação térmica de onda comprida que flui das superfícies vizinhas. Contribuem ambas para o ambiente climático (temperatura, evaporação da água, movimentos do ar e da água, etc.), embora apenas uma pequena porção da radiação solar possa ser convertida através da fotossíntese e proporcionar energia aos componentes bióticos do ecossistema. A luz solar extraterrestre chega à biosfera ao ritmo de 2 cal por  $\text{cm}^2$  e minuto (\*), mas reduz-se exponencialmente à medida que atravessa a atmosfera; quando muito, 67 por cento (1,34 cal por  $\text{cm}^2$  e minuto) pode chegar à superfície da Terra ao meio-dia de um dia claro de Verão (Gates, 1965). A radiação solar sofre redução adicional à medida que atravessa as nuvens, a água e a vegetação, sendo a distribuição espectral da sua energia profundamente alterada. A entrada diária de luz solar na camada autotrófica de um ecossistema varia a maior parte das vezes entre 100 e 800, com um valor médio à volta de 300 a 400 cal por  $\text{cm}^2$  (= 3000 a 4000 kcal por  $\text{m}^2$ ) para uma área da zona temperada, como por exemplo os EUA (Reifsnyder e Lull, 1965). Para um período de 24 horas, o fluxo de energia térmica no interior de um ecossistema (ou a recebida por organismos expostos) pode ser várias vezes superior ou também consideravelmente menor do que a entrada de radiação solar. A variação no total do fluxo da radiação, tanto nos diferentes estratos de um ecossistema, como de uma estação do ano ou de uma zona geográfica da Terra para outra, é enorme, correspondendo-lhe a respectiva distribuição dos organismos individuais.

### Explicação

Na Figura 3-1 compara-se a distribuição espectral da radiação solar extraterrestre, que chega à razão constante de 2 cal por  $\text{cm}^2$  e minuto ( $\pm 3,5$  por cento), com (1) a radiação solar que chega efectivamente ao nível do mar num dia claro, (2) a luz solar que atravessa o céu totalmente encoberto (luz difusa) e (3) a luz transmitida através da vegetação. Cada uma das curvas representa a luz incidente numa superfície horizontal. Para que se tenha um cenário do efeito da estação (altura do Sol) e das inclinações topográficas, veja-se a Figura 5-19. Nas regiões onduladas ou montanhosas as encostas expostas a sul recebem mais radiação solar e as expostas a norte muito menos do que as superfícies horizontais; isto determina diferenças surpreendentes nos climas locais (microclimas) e na vegetação.

(\*) A «constante solar».

A radiação que penetra na atmosfera é atenuada exponencialmente pelos gases e pelo pó da atmosfera, embora em grau variável consoante a frequência ou comprimento de onda. A radiação ultravioleta de onda curta, inferior a  $0,3 \mu$ , é abruptamente detida pela camada de ozono da atmosfera exterior (a cerca de 25 km de altitude), o que é favorável, uma vez que esta radiação é letal para o protoplasma a ela exposto. Por absorção na atmosfera a luz visível é amplamente reduzida e a radiação infravermelha é-o irregularmente. A energia da radiação que chega à superfície da Terra num dia claro é composta aproximadamente por 10 por cento de ultravioleta, 45 por cento de luz visível e 45 por cento de infravermelho (Reifsnnyder e Lull, 1965). A radiação visível é a menos atenuada ao atravessar uma camada densa de nuvens e de água, o que significa que a fotossíntese (limitada ao intervalo visível) pode prosseguir em dias nublados e a certa profundidade em água límpida. A vegetação absorve fortemente os comprimentos de onda visíveis azul e vermelho, menos fortemente o verde, muito fracamente os infravermelhos próximos e fortemente os infravermelhos longínquos (Gates, 1965). A profunda sombra fresca da floresta deve-se, portanto, ao facto de ser absorvida pela folhagem das copas a maior parte da radiação visível e infravermelha longínqua. As bandas de luz azul e vermelha ( $0,4-0,5 \mu$  e  $0,6-0,7 \mu$ , respectivamente) são especialmente absorvidas pela clorofila e a energia térmica infravermelha longínqua é absorvida pela água das folhas e pelo vapor de água que as rodeia. Assim, as plantas verdes absorvem eficazmente a luz azul e vermelha, a de maior utilidade na fotossíntese. Ao rejeitar, por assim dizer, a banda infravermelha próxima a qual contém o essencial da energia calórica solar, as folhas das plantas terrestres evitam temperaturas letais. Além disso, as plantas aquáticas estão, como é óbvio, «arrefecidas pela água». A luz, enquanto factor limitante e condicionante dos organismos, é analisada no Capítulo 5. No Capítulo 18 é feita a revisão do uso das imagens do espectro múltiplo na nova tecnologia da sensibilidade à distância ou detecção remota, e no Capítulo 17 encontra-se discutido o impacto ecológico das radiações ionizantes naturais e das produzidas pelo homem.

O outro componente do ambiente energético, a radiação térmica, provém de qualquer superfície ou objecto que esteja a uma temperatura superior ao zero absoluto. Isto inclui, não só o solo, a água e a vegetação, mas também as nuvens que facultam aos ecossistemas uma quantidade substancial de energia calórica radiada para baixo. O «efeito de estufa» da radiação reflexa já foi mencionado a propósito da teoria do clima do  $\text{CO}_2$ . Como se compreende, as correntes de radiação de onda comprida chegam a todo o momento e vêm de todas as direcções, ao passo que a componente solar é dirigida e apenas está presente durante o período diurno. Assim, durante um dia de Verão um animal ao ar livre ou uma folha de planta poderão ver-se submetidos a uma corrente de radiação térmica total de 24 horas, nos sentidos ascendente e descendente, várias vezes superior à entrada descendente

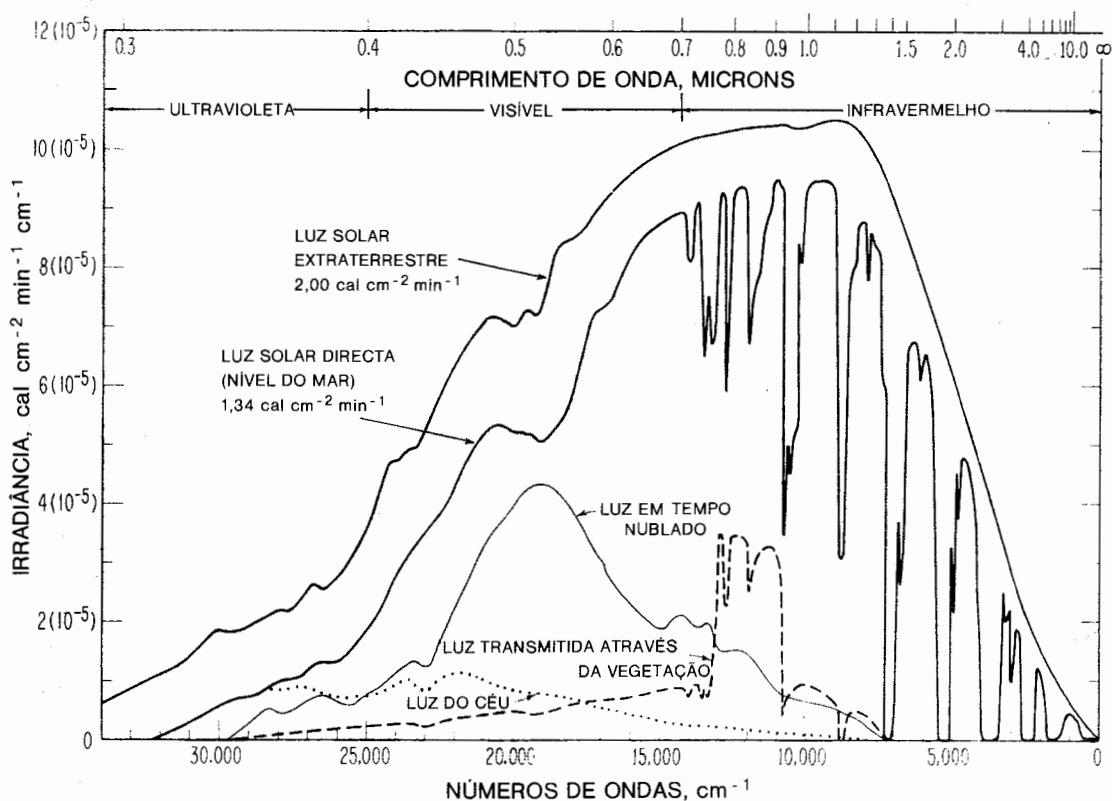


Figura 3-1. Distribuição espectral da radiação solar extraterrestre, da radiação solar ao nível do mar para um dia claro, da luz solar com o céu completamente coberto, e da luz solar que penetra uma massa de vegetação. Cada curva representa a energia incidente numa superfície horizontal. (De Gates, 1965.)

do fluxo de energia solar (1660 cal por  $\text{cm}^2$ , face a 670 cal por  $\text{cm}^2$  num exemplo apresentado por Gates, 1963). Por outro lado, a radiação térmica é absorvida pela biomassa em maior grau do que a radiação solar. A variação diária reveste-se de grande importância ecológica. Em lugares como os desertos ou as tundras alpinas a corrente diurna é várias vezes superior à nocturna, enquanto que na água profunda ou no interior de uma floresta tropical (e também, claro, nas cavernas) a radiação total do ambiente pode ser praticamente constante durante um período de 24 horas. A água e a biomassa tendem, assim, a reduzir as flutuações no ambiente energético e portanto a tornar as condições de vida menos difíceis.

Embora o fluxo de radiação total determine as «condições de existência» a que os organismos têm de adaptar-se, é contudo a radiação solar directa integrada na camada autotrófica — isto é, a energia solar recebida pelas plantas verdes

ao longo dos dias, meses e anos — que assume interesse primordial, dos pontos de vista da produtividade e dos ciclos de nutrientes, no seio do ecossistema. Do Quadro 3-2 consta a radiação solar diária média recebida em cada mês do ano para cinco regiões dos Estados Unidos. Para além da latitude e da estação, a camada de nuvens

### Quadro 3-2

#### *Radiação Solar Recebida por Unidade de Superfície Horizontal em Regiões dos Estados Unidos da América \**

	LANGLEYS (cal/m <sup>2</sup> ), MÉDIA POR DIA				
	Nordeste	Sudeste	Meio Oeste	Noroeste	Sudoeste
Janeiro	125	200	200	150	275
Fevereiro	225	275	275	225	375
Março	300	350	375	350	500
Abril	350	475	450	475	600
Mai	450	550	525	550	675
Junho	525	550	575	600	700
Julho	525	550	600	650	700
Agosto	450	500	525	550	600
Setembro	350	425	425	450	550
Outubro	250	325	325	275	400
Novembro	125	250	225	175	300
Dezembro	125	200	175	125	250
Média — cal/cm <sup>2</sup> /dia	317	388	390	381	494
Média — kcal/cm <sup>2</sup> /dia (em números redondos)	3 200	3 900	3 900	3 800	4 900
kcal /m <sup>2</sup> /ano, estimativa (em números redondos)	1,17 x 10 <sup>6</sup>	1,42 x 10 <sup>6</sup>	1,42 x 10 <sup>6</sup>	1,39 x 10 <sup>6</sup>	1,79 x 10 <sup>6</sup>

\* Segundo Reifsnyder e Lull, 1965.

constitui um factor principal, como pode ver-se ao comparar o sueste húmido e o sudoeste árido. Um intervalo de 100 a 800 cal por cm<sup>2</sup> e por dia abarcará provavelmente a maior parte do mundo durante a maior parte do tempo, com excepção das regiões polares ou dos trópicos áridos, onde as condições são, em qualquer caso, tão extremas que só pode haver uma produção biológica pequena. Portanto, a entrada de energia da radiação é, para a maior parte da biosfera, da ordem das 3000-4000 kcal por m<sup>2</sup> e por dia e de 1,1 a 1,5 milhão de kcal por m<sup>2</sup> e por ano. Nas secções seguintes veremos o que acontece a esta entrada de energia e que parte dela pode ser convertida em alimento para manutenção da comunidade biótica e do homem.

Tem especial interesse a chamada *radiação líquida* à superfície da Terra, ou seja, «a diferença entre todas as correntes de radiação descendente e todas as correntes de radiação ascendente» (Gates, 1962). Entre as latitudes de 40° norte e sul, a

radiação líquida anual é da ordem de um milhão de kcal por m<sup>2</sup> e ano sobre os oceanos e de 0,6 milhões de kcal por m<sup>2</sup> e ano sobre os continentes (Budyko, 1955). Esta enorme quantidade de energia é dissipada na evaporação de água e na formação dos ventos térmicos e eventualmente passa para o espaço como calor, de tal forma que a Terra no seu conjunto pode permanecer num equilíbrio energético aproximado. A diferença do impacto da energia dissipada na evaporação sobre os ecossistemas aquáticos e os terrestres já foi assinalada (ver página 28). Por outro lado, como também já foi salientado, qualquer factor que retarde a saída desta energia determinará a subida das temperaturas da biosfera.

Convém nesta altura uma palavra sobre medidas e unidades. Embora as temperaturas sejam registadas por uma rede mundial de estações meteorológicas, apenas em poucos lugares se têm efectuado medições directas das correntes de energia. Consequentemente, as estimativas que têm vindo a ser apresentadas baseiam-se mais em cálculos do que em medições directas. Apenas nos últimos anos têm sido preparados instrumentos baratos e resistentes que permitem prever a quantificação em grande escala da energia ambiental. A componente solar mede-se usualmente com *piranómetros* ou *solarígrafos*, que utilizam uma pilha térmica, isto é, a união de dois metais que produz uma corrente proporcional à entrada de energia luminosa. Os instrumentos que medem a corrente total de energia em todos os comprimentos de onda designam-se por *pirradiómetros*. O *pirradiómetro líquido*, ou de balanço da radiação, tem duas superfícies, uma dirigida para cima e outra para baixo, registando a diferença nas correntes de energia.

Finalmente, as unidades de energia da irradiação que têm sido utilizadas, isto é, a cal por cm<sup>2</sup> (também chamada *langley*) e a kcal por m<sup>2</sup>, não devem confundir-se com as unidades de iluminação, isto é, a vela-pé (1 vela-pé = 1 lúmen por pé quadrado) ou o lux (1 lux = 1 lúmen por m<sup>2</sup> = aproximadamente 0,1 vela-pé), que se aplicam, unicamente, ao espectro visível. Embora não se possa converter com precisão a intensidade da irradiação em luminiscência, por motivo da variação no brilho de diversas regiões espectrais, uma cal por cm<sup>2</sup> e por minuto de luz solar multiplicada por 6700 dará a luminância aproximada sobre uma superfície horizontal, expressa em velas-pé (Reifsnyder e Lull, 1965).

São interessantes para o ecologista vários dos excelentes resumos de David Gates sobre o ambiente energético em que vivemos (ver Gates, 1962, 1963, 1965 e 1965a).

### 3. CONCEITO DA PRODUTIVIDADE

#### Enunciado

A *produtividade primária* ou básica de um sistema ecológico, de uma comunidade, ou de qualquer parte dela, define-se como a velocidade a que a energia da radiação é armazenada pela actividade fotossintética ou quimiossintética de organismos produtores (principalmente plantas verdes) na forma de substâncias orgânicas susceptíveis de utilização como matéria alimentar. No processo de produção é importante fazer distinção entre os quatro passos sucessivos envolvidos, como se segue: A *produtividade primária bruta* é a velocidade total da fotossíntese, incluindo a matéria orgânica utilizada na respiração durante o período de medição. Esta produtividade também é conhecida por «fotossíntese total» ou «assimilação total». A *produtividade primária líquida* é a velocidade de armazenamento de matéria orgânica nos tecidos vegetais, em excesso relativamente ao consumo na respiração por parte das plantas durante o período de medição. Também se designa esta produtividade por «fotossíntese aparente» ou «assimilação líquida». A quantidade respirada adiciona-se na prática, como regra, às medições da fotossíntese «aparente», a título de correcção, com o objectivo de obter estimativas da produção bruta. A *produtividade líquida da comunidade* é a velocidade de armazenamento de matéria orgânica não utilizada pelos heterotróficos (isto é, a produção primária líquida menos o consumo heterotrófico) durante o período considerado, normalmente o período de crescimento ou um ano. Finalmente, as velocidades de armazenamento de energia ao nível dos consumidores designam-se por *produtividades secundárias*. Uma vez que os consumidores apenas utilizam materiais alimentares já produzidos, com perdas por respiração apropriadas, e os convertem em tecidos diferentes mediante um processo conjunto, a produtividade secundária não deverá ser dividida em quantidades «bruta» e «líquida». A corrente total de energia aos níveis heterotróficos, que é semelhante à produção bruta dos autotróficos, deverá designar-se «assimilação» e não «produção». Em todas estas definições, o termo «produtividade» e a expressão «taxa de produção» podem ser utilizados indistintamente. Mesmo quando o termo «produção» se utiliza para designar a quantidade de matéria orgânica acumulada, considera-se sempre, ou está implícito, um elemento temporal, como por exemplo um ano, quando falamos da produção de uma cultura agrícola. Para evitar confusões, o intervalo de tempo deverá ser sempre mencionado. De acordo com a segunda lei da termodinâmica, como ficou exposto na Secção 1, a corrente de energia diminui a cada passo, dada a perda de calor que acompanha cada transferência de energia de uma forma para outra.

Ocorrem altos níveis de produção, tanto nos ecossistemas naturais como nos cultivados, quando os factores físicos são favoráveis e, especialmente, quando



ocorrem *subsídios de energia* com origem exterior ao sistema que reduzem o custo da manutenção. Estes subsídios de energia poderão tomar a forma de trabalho do vento e da chuva numa floresta tropical húmida, da energia da maré num estuário, ou da energia do combustível fóssil e do trabalho animal ou humano utilizados no cultivo de uma cultura agrícola. Ao avaliar a produtividade de um ecossistema é importante tomar em consideração a natureza e o montante não só das *drenagens de energia* resultantes das acções climáticas, da colheita, da poluição e de outras que desviam energia para fora do ecossistema, mas também dos *subsídios de energia* que reforçam a produtividade por redução da perda de calor por respiração (isto é, por «bombagem contra a desordem») necessária para manter a estrutura biológica.

### Explicação

A palavra chave da definição anterior é a taxa ou intensidade; o elemento tempo tem de ser considerado, isto é, a quantidade de energia fixada durante um certo tempo. A produtividade biológica difere, assim, da «produção» no sentido químico ou industrial. Neste último caso, a reacção termina com a produção de uma quantidade determinada de um dado produto; nas comunidades biológicas o processo é contínuo no tempo, pelo que é necessário designar uma unidade de tempo; por exemplo, a quantidade de alimento elaborado por dia ou por ano. Em termos mais gerais, a produtividade de um ecossistema refere-se à sua «riqueza». Ainda que uma comunidade rica ou produtiva possa ter uma maior quantidade de organismos do que uma comunidade menos produtiva, não acontece sempre assim. *A biomassa permanente ou a existência em pé de uma cultura em qualquer momento não deve ser confundida com a produtividade.* Este ponto foi já discutido anteriormente, porém, não será demais insistir nele novamente, uma vez que os estudantes de ecologia confundem frequentemente estas duas quantidades. Regra geral, não se pode determinar a produtividade primária de um sistema, ou a produção de uma população componente, contando e pesando (isto é, «efectuando o censo») os organismos que se encontram presentes num dado momento, embora se possa obter boas estimativas da produtividade primária líquida dos dados relativos à biomassa da cultura nos casos em que os organismos são grandes e os materiais vivos se acumulam durante um certo período de tempo sem serem utilizados (como, por exemplo, nas culturas agrícolas). Por outro lado, uma vez que os organismos pequenos se «renovam» rapidamente e que organismos de todas as dimensões são com frequência «consumidos» à medida que vão sendo «produzidos», o tamanho e a massa permanente ou a existência podem ter pouca relação directa com a produtividade. Por exemplo, um prado fértil submetido à apascentação do gado terá,

provavelmente, no momento da medição, uma massa permanente de erva muito menor do que um pasto menos produtivo mas não pastoreado. Deve esperar-se que a situação do «prado pastoreado» ocorra numa grande variedade de comunidades naturais em que os heterotróficos estejam presentes e activos, resultando daí que o «consumo» tenha lugar mais ou menos simultaneamente com a «produção». O contraste, quanto a este aspecto, entre a lagoa e o prado foi posto em destaque no Capítulo 2. É importante considerar as relações recíprocas entre a biomassa da cultura, o método da colheita e a produtividade ao avaliar os méritos relativos

### Quadro 3-3

#### *Relações Entre a Entrada de Energia Solar e a Produtividade Primária*

A. TRANSFERÊNCIAS EM PORCENTAGEM				
<i>Passos</i>	1 <i>Energia da Radiação Solar Total</i>	2 <i>Absorvida pelo Estrato Autotrófico</i>	3 <i>Produção Primária Bruta</i>	4 <i>Produção Primária Líquida (Disponível para os Heterótrofos)</i>
Máximo	100	50	5	4
Condição favorável média	100	50	1	0,5
Média para a biosfera	100	< 50	0,2	0,1

B. EFICIÊNCIAS EM PORCENTAGEM			
<i>Passo</i>	<i>Máxima</i>	<i>Média Condições Favoráveis</i>	<i>Média para Toda a Biosfera</i>
1-2	50	50	< 50
1-3	5	1	0,2
2-3	10	2	0,4
3-4	80	50	50
1-4	4	0,5	0,1

C. NUMA BASE DE KCAL/M <sup>2</sup> /ANO (EM NÚMEROS REDONDOS)			
<i>Energia da Radiação</i>		<i>Produção Primária Bruta</i>	<i>Produção Primária Líquida</i>
1 000 000	Máximo	50 000	40 000
	Média nas regiões férteis*	10 000	5 000
	Mar alto e regiões semi-áridas†	1 000	500
	Média para a biosfera‡	2 000	1 000

\* Humidade, nutrientes e temperatura não fortemente limitantes; entrada de energia auxiliar (ver explicação no texto).

† Humidade, nutrientes, ou temperatura fortemente limitantes.

‡ Baseada na estimativa da produtividade bruta de  $10^{18}$  kcal e na área de  $5 \times 10^8$  km<sup>2</sup> de toda a biosfera (ver Quadro 3-7).

do cultivo de algas e do cultivo convencional da terra na produção de alimento para o homem, como adiante se verá.

Quando se fizer o estudo cuidado do Quadro 3-3 tornar-se-ão claros os diversos tipos de produção, a importante distinção entre as produções primárias bruta e líquida, bem como as respectivas relações com a entrada de energia solar. Observe-se que apenas cerca de metade da energia total da radiação (na sua maior parte na porção visível) é absorvida, e que, nas condições mais favoráveis, quando muito 5 por cento (10 por cento da absorvida) pode ser convertida na forma de fotossíntese bruta. Depois, a respiração das plantas reduz numa proporção considerável (pelo menos 20 por cento, mas normalmente 50 por cento) o alimento (produção líquida) disponível para os heterotróficos (homem incluído).

Deve realçar-se que o Quadro 3-3 é um modelo generalizado para as transferências de energia a «longo curso», isto é, durante o ciclo anual ou ainda mais tempo. No auge do período de crescimento e especialmente durante os longos dias

#### Quadro 3-4

*Relações Entre Radiação Solar e as Produções Bruta e Líquida em Produtos de Cultura Intensiva e Numa Base Diária Durante Condições Favoráveis da Estação de Crescimento \**

	KCAL/M <sup>2</sup> /DIA			%	%	%
	Radiação Solar	Produção Bruta	Produção Líquida			
Cana de açúcar, Hawai	4 000	306	190	7,6	4,8	62
Milho irrigado, Israel	6 000	405	190	6,8	3,2	47
Beterraba sacarina, Inglaterra	2 650	202	144	7,7	5,4	72

\* De Montieth, 1965.

estivais do norte, mais de 5 por cento da entrada total de energia solar diária pode converter-se em produção bruta e mais de 50 por cento desta produção poderá permanecer como produção primária líquida durante um período de 24 horas. Pode observar-se uma tal situação no Quadro 3-4. Contudo, mesmo nas condições mais favoráveis, não é possível manter estas altas intensidades diárias durante o ciclo anual ou conseguir produções tão elevadas em grandes extensões dos campos cultivados, como resulta evidente ao compará-las com as produções anuais (em termos de kcal por dia) constantes do Quadro 3-9 (última coluna).

Uma alta produtividade e valores elevados para a proporção produtividade líquida/produtividade bruta nas culturas conseguem-se através de grandes entradas de energia envolvidas no cultivo, na irrigação, na fertilização, na selecção genéti-

ca e no controlo dos insectos. O combustível utilizado para accionar a maquinaria agrícola constitui tanto uma entrada de energia como o é a luz solar, podendo medir-se em calorias ou em cavalos de força transformados em calor na execução do trabalho de manutenção da cultura. De forma análoga, a energia das marés poderá reforçar a produtividade de um ecossistema costeiro natural, substituindo uma parte da energia de respiração que de outra forma teria de ser destinada ao ciclo mineral e ao transporte de alimento e desperdícios. Toda a fonte de energia que reduz o custo da automanutenção interna do ecossistema e, como consequência, aumenta a quantidade de outra energia susceptível de conversão em produção, é designada como uma *corrente auxiliar de energia* ou um *subsídio de energia* (H. T. Odum, 1967, 1967a).

Os três produtos constantes do Quadro 3-4A facultam uma interessante comparação entre eles. A elevada entrada de energia solar no deserto irrigado traduz-se por uma maior produção bruta, mas não por uma produção líquida mais ele-

### Quadro 3-5

*Produção Anual e Respiração, em kcal/m<sup>2</sup>/ano, em Ecossistemas de Tipo-Crescimento e de Estado-Constante*

	CAMPO DE LUZERNA (U.S.A.)*	PLANTACÃO DE PINHEIRO JOVEM (INGLA- TERRA)†	FLORESTA DE CARVALHO E PINHEIRO DE MEIA IDADE (N. YORK)††	MANANCIAL ABUNDANTE (SILVER SPRINGS, FLORIDA)§	FLORESTA TROPICAL HÚMIDA MADURA (PORTO RICO)	SONDA COSTEIRA (LONG ISLAND, N.Y.)§§
Produção primária bruta (PPB)	24 400	12 200	11 500	20 800	45 000	5 700
Respiração autotrófica (R <sub>A</sub> )	9 200	4 700	6 400	12 000	32 000	3 200
Produção primária líquida (PPL)	15 200	7 500	5 000	8 800	13 000	2 500
Respiração heterotrófica (R <sub>H</sub> )	800	4 600	3 000	6 800	13 000	2 500
Produção líquida da comunidade (PLC)	14 400	2 900	2 000	2 000	Muito pequena ou nula	Muito pequena ou nula
Razão PPL/PPB (em percentagem)	62,3	61,5	43,5	42,3	28,9	43,8
Razão PLC/PPB (em percentagem)	59,0	23,8	17,4	9,6	0	0

\* Segundo Thomas e Hill, 1949. Respiração heterotrófica estimada como perda de 5 por cento por intermédio de insectos e organismos patogénicos.

† Segundo Ovington, 1961. Produção anual média, 0-50 anos, de plantação de uma só espécie. PPB estimada a partir da medição das perdas por respiração em pinheiros novos, por Tranquillini, 1959. Parte da PLC extraída (exportada) como madeira pelo homem.

†† Segundo Woodwell e Whittaker, 1968. Regeneração natural de 45 anos, após incêndio; sem extracção de madeira pelo homem.

§ Segundo H. T. Odum, 1957.

|| Segundo H. T. Odum e Pigeon, 1970.

§§ Segundo Riley, 1956.

Nota: Os factores de conversão de matéria seca e carbono em kcal como no Quadro 3-1. Todos os valores arredondados para as 100 kcal mais próximas.

vada do que a alcançada com menos luz numa área mais a norte. Em termos gerais, as temperaturas elevadas (e a pronunciada escassez de água) implicam que a planta gaste na respiração uma maior quantidade da sua energia de produção bruta. Assim, «custa» mais manter a estrutura das plantas nos climas quentes. Esta pode ser uma das razões (a duração do dia pode ser outra) que determinam produções de arroz regularmente menores nas regiões equatoriais do que nas regiões temperadas (ver Best, 1962).

As comunidades naturais que são beneficiadas por subsídios naturais de energia são as que alcançam as mais elevadas produtividades brutas. O papel das marés nos estuários costeiros já foi anteriormente mencionado. A complexa interacção do vento, da chuva e da evaporação numa floresta tropical húmida constitui outro exemplo de subsídio natural de energia que permite às folhas o aproveitamento óptimo da elevada entrada de energia solar do dia tropical. Como pode ver-se no Quadro 3-5, a produtividade primária bruta de uma floresta tropical húmida pode igualar ou exceder a que resulta dos melhores esforços do homem na agricultura. Cabe enunciar, a título de princípio geral, que a produtividade bruta dos ecossistemas cultivados não supera a que pode encontrar-se na natureza. O homem aumenta, certamente, a produtividade proporcionando água e elementos nutritivos nas áreas onde estes são limitantes (como nos desertos e nas pradarias). Contudo, o homem aumenta as produções primária líquida e líquida da comunidade sobretudo através de subsídios de energia que reduzem os consumos, tanto autotrófico como heterotrófico (aumentando desta forma a colheita para si). H. T. Odum (1967) resume este ponto muito importante como se segue:

O sucesso do homem, na adaptação de alguns sistemas naturais para seu uso, resultou essencialmente do processo que consiste em aplicar circuitos auxiliares de trabalho provenientes de fontes tão ricas em energia, como a energia fóssil e atómica, em sistemas animais e vegetais. A agricultura, a silvicultura, a pecuária, a cultura de algas, etc., todas elas implicam importantes fluxos de energia auxiliar que realizam muito do trabalho que nos sistemas anteriores teria de ser realizado à custa própria. É certo que, quando se proporciona apoio auxiliar, as espécies anteriores já não continuam adaptadas, uma vez que os seus programas internos as obrigariam a continuar com duplicação do trabalho prévio sem que houvesse saldos. Por sua vez, as espécies que não possuem mecanismos para o auto-serviço têm vantagens e são seleccionadas, quer pelo homem quer pelo processo natural de sobrevivência. A domesticação levada ao extremo produz «máquinas de matéria orgânica», como as galinhas poedeiras ou as vacas leiteiras que mal se podem pôr de pé. Todo o trabalho de auto-serviço destes organismos é proporcionado por novas vias controladas e dirigidas pelo homem a partir de fontes de energia auxiliar. Na realidade, a energia para as batatas, a carne e as plantas produzidas na agricultura intensiva provém em larga medida dos combustíveis fósseis e não tanto do Sol. Esta lição foi provavelmente esquecida na educação do público em geral. Muitas pessoas crêem que o grande progresso em matéria de agricultura, por exemplo, se deve apenas

ao engenho do homem na produção de novas variedades genéticas, sem embargo do emprego de tais variedades estar ligado a enorme bombagem de energia auxiliar. Aqueles que tentam melhorar a agricultura estrangeira sem proporcionar o trabalho auxiliar proveniente do sistema industrial não compreendem os fenómenos da vida. As recomendações aos países subdesenvolvidos que se baseiam na experiência dos países avançados não podem ser bem sucedidas caso não sejam acompanhadas de acesso a maiores fontes de energia auxiliar...(\*)

Por outras palavras, os que julgam que podemos melhorar a produção dos chamados «países subdesenvolvidos» enviando-lhes simplesmente sementes e alguns «conselheiros agrícolas» são tragicamente ingénuos! As culturas altamente seleccionadas para a agricultura industrializada têm de ser acompanhadas pelos subsídios de combustível fóssil a que estão adaptadas! Para o expressar em termos concretos de energia, calculou-se (ver *The World Food Problem*, editado por I. L. Bennett e H. L. Robinson, Vol. II. pp. 397-398) que a agricultura norte-americana utiliza uma entrada anual de energia mecânica de 1 HP por hectare de terra arável em comparação com cerca de 0,1 HP por hectare na Ásia e África. Os E.U. produzem cerca de três vezes mais alimentos por hectare do que a Ásia e a África (ver Quadro 3-9), mas à custa de um gasto 10 vezes superior de energia auxiliar dispendiosa que, possivelmente, os «países subdesenvolvidos» não podem permitir-se utilizar perante as condições económicas que ali ocorrem! Na Figura 15-2 podem ver-se relações estimadas entre a produção de alimento e correntes de energia auxiliar de trabalho, enquanto que na Figura 10-7C-E são comparados modelos quantitativos de corrente de energia para agriculturas não subsidiadas e subsidiadas.

Há ainda um outro ponto importante a considerar relativamente ao conceito geral de subsídio de energia. Um factor que sob um dado conjunto de condições ambientais actua como um subsídio, no sentido de reforçar a produtividade, pode actuar face a outro conjunto de condições como drenagem de energia que reduz a produtividade. Assim, a evapotranspiração pode constituir nos climas secos uma tensão energética, embora um subsídio de energia nos climas húmidos (ver H. T. Odum e Pigeon, 1970). Os sistemas de água corrente, como o manancial da Florida que figura no Quadro 3-5, tendem a ser mais férteis que os de água parada, não o sendo porém se a corrente for demasiado abrasiva ou irregular. As suaves subida e descida das marés num pântano marinho, num estuário de mangal ou num recife de coral contribuem enormemente para a alta produtividade das respectivas comunidades, porém, as águas que batem contra um litoral rochoso no norte, sujeito ao gelo no Inverno e ao calor no Verão, poderão constituir uma enorme perda de energia. Mesmo na agricultura, as tentativas do homem para ajudar a natureza têm muitas vezes efeitos contraproducentes. Assim, o lavrar a terra ajuda no

---

(\*) De Odum, H. T., 1967, *The Marine Systems of Texas*, em *Pollution and Marine Ecology* (eds. T. A. Olson e F. J. Burgess), p. 143. John Wiley & Sons.

norte embora não no sul, onde a rápida lixiviação de elementos nutritivos e a perda de matéria orgânica daí resultantes podem afectar gravemente as culturas seguintes. É significativo que os agricultores estejam agora a considerar seriamente métodos de cultivo «sem lavar», uma tendência bem-vinda para uma filosofia de «modelo com a natureza e não contra ela». Finalmente, alguns tipos de poluição, tal como esgotos tratados, podem actuar como um subsídio ou como um factor negativo, conforme a velocidade e a periodicidade da respectiva entrada (ver Figura 16-2). Os esgotos tratados lançados num ecossistema a uma velocidade constante, embora moderada, podem aumentar a produtividade, ao passo que um descarregamento maço a intervalos irregulares pode chegar a destruir quase completamente o sistema como entidade biológica. Haverá mais a dizer no Capítulo 9 sobre o conceito de «estabilidade da pulsação».

Do Quadro 3-5 consta uma sequência de ecossistemas seleccionados, de sistemas de rápido crescimento, tipo cultura, de um lado, a sistemas maduros de estado constante, do outro. Esta disposição põe em relevo diversos pontos importantes sobre as relações entre as produções bruta, primária líquida e líquida da comunidade. Os sistemas de rápido crescimento ou de «tipo floração» (isto é, de produção rápida por curtos intervalos de tempo), como o campo de luzerna, tendem a ter uma produção primária líquida elevada e, se estiverem protegidos dos consumidores, uma alta produção líquida da comunidade. Uma respiração heterotrófica reduzida pode resultar, por certo, quer de mecanismos evolucionados de autoprotecção (insecticidas sistémicos naturais ou produção de celulose, por exemplo) ou de ajuda exterior em termos de subsídios de energia, como já foi assinalado. Nas comunidades de estado constante, a produção primária bruta tende a dissipar-se totalmente pela acção combinada das respirações autotrófica e heterotrófica, pelo que há pouca ou nenhuma produção líquida da comunidade no final do ciclo anual. Além disso, as comunidades de grandes biomassas ou «existências em pé», como é o caso da floresta tropical húmida, requerem tanta respiração autotrófica para a sua manutenção que tendem a possuir uma razão PPL/PPB baixa (Quadro 3-5). Na realidade, é difícil, senão impossível, distinguir por medição, e em ecossistemas como as florestas, entre respiração autotrófica e heterotrófica. Assim, o consumo de oxigénio ou a produção de  $\text{CO}_2$  de um grande tronco ou sistema radicular de uma árvore são devidos tanto à respiração de microrganismos associados (muitos dos quais são benéficos para a árvore) como aos tecidos vegetais vivos. Em consequência, as estimativas da respiração autotrófica e, portanto, a estimativa da produção primária líquida, obtida subtraindo  $R_A$  da PPB, apenas constituem, no caso das comunidades terrestres que figuram no Quadro 3-5, aproximações grosseiras com maior valor teórico do que prático. Este ponto precisa ser realçado, já que uma série de trabalhos de síntese sobre produção primária publicados nos anos sessenta (ver, por exemplo, Westlake, 1963 ou Lieth, 1964) comparam todos os tipos de comunidades, desde comunidades

aquáticas de pequena biomassa a matas de biomassa elevada, com base na produção primária líquida quando, na realidade, era a produção líquida da comunidade (isto é, a acumulação de matéria seca na comunidade) o que se estava a comparar.

A relação global entre as produções bruta e líquida pode porventura explicar-se com a ajuda dos modelos gráficos constantes da Figura 3-2. Tais diagramas baseiam-se em estudos sobre culturas, embora se creia que os princípios são igualmente aplicáveis aos ecossistemas naturais. O índice de área foliar, marcado na Figura 3-2A no eixo das abcissas, pode considerar-se como uma medida da biomassa fotossintética. A produção líquida máxima obtém-se quando o índice de área foliar é aproximadamente 4 (isto é, quando a superfície foliar exposta ao sol é igual a 4 vezes a superfície do solo), ao passo que a produção bruta máxima é alcançada quando o índice de área foliar atinge de 8 a 10, o nível que ocorre nas florestas maduras (ver Quadro 14-6, página 602). Nos níveis superiores a produção líquida é reduzida por motivo das perdas por respiração necessárias à manutenção do grande volume de folhas e de tecidos de suporte. Na Figura 3-2B observa-se que a máxima produção de grão ocorre, no período vegetativo, numa fase mais temporã do que o máximo da produção líquida total (acumulação de matéria seca). Em anos recentes, tem-se verificado uma notável melhoria no rendimento das cul-

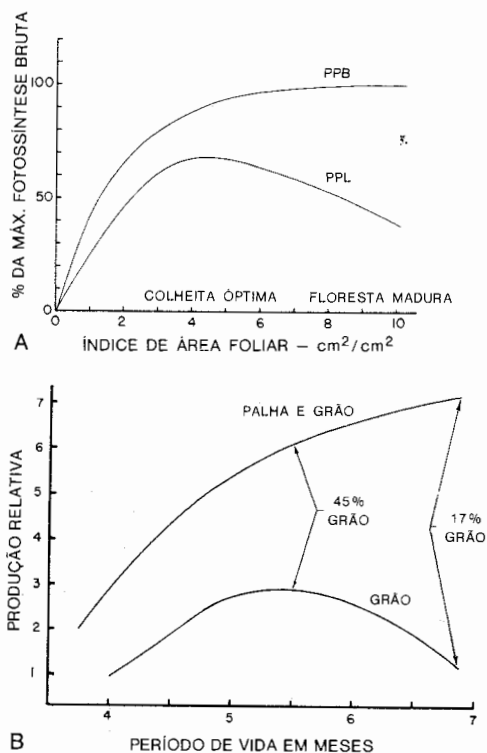


Figura 3-2. Modelos de produtividade para culturas, ilustrando que a produção máxima de partes comestíveis não coincide com a produção total máxima da planta completa. A. Relações entre produção primária bruta (PPB) e produção primária líquida (PPL) com o aumento do índice de área foliar (centímetros quadrados de superfície foliar exposta à luz por centímetro quadrado da superfície do solo). Ver texto para explicação da comparação com a floresta madura. (De Monteith, 1965; segundo Black, 1963.) B. Efeitos da duração do período vegetativo na produção de grão e de matéria seca total (grão e palha) no arroz, acima do solo. (Segundo Best, 1962.)



turas em consequência da atenção dada à «estrutura da colheita», que envolve a selecção de variedades que não só possuem elevadas relações «grão-palha», mas também têm uma rápida foliação até ao índice de área foliar 4 e nele permanecem até à colheita, no preciso momento em que ocorre o máximo armazenamento de alimento (ver Loomis *et al.*, 1967; Army e Greer, 1967). Uma tal selecção artificial não aumenta necessariamente a produção total de matéria seca de toda a planta; redistribui principalmente a produção de tal modo que se converte em grão um maior quantitativo e um menor em folhas, caules e raízes (ver Quadro 8-4).

*Pode dizer-se, em resumo, que a natureza maximiza para a produção bruta, ao passo que o homem maximiza para a produção líquida.* As razões pelas quais as estratégias da natureza e do homem diferem desta maneira e o que isto significa, em termos da teoria do desenvolvimento do ecossistema e uso da terra pelo homem, serão objecto de discussão pormenorizada no Capítulo 9. É possível que a Figura 3-2 venha a ser um dos modelos mais importantes (em termos de significado para o homem) deste livro; deverá por isso ser cuidadosamente considerada!

Chegou-se a um ponto em que se pode relacionar os princípios dos ciclos biogeoquímicos, tal como se encontram delineados no Capítulo 4, com os princípios respeitantes à energia nos ecossistemas. O ponto importante é este: os materiais circulam, ao passo que a energia não o faz. O azoto, fósforo, carbono, água e outros materiais, de que as coisas vivas se compõem, circulam através do sistema de uma maneira variável e complicada. Por outro lado, a energia é utilizada uma só vez por um dado organismo, é convertida em calor, e perde-se para o ecossistema. Assim, há um ciclo do azoto, o que significa que o azoto poderá circular várias vezes entre entidades vivas e não vivas; porém, não há um ciclo de energia. A vida continua o seu curso graças à constante entrada de energia solar vinda do exterior. A produtividade poderá prestar-se em última instância a uma medição caso se possa medir a corrente de energia. Como se verá, isto não é fácil de realizar na prática.

## Exemplos

O percurso da corrente de energia, à maneira de passos, através de um ecossistema é ilustrado pelo modelo hipotético de um ecossistema de cultura de soja apresentado no Quadro 3-6. No modelo supõe-se uma situação de estado constante na qual não há perda nem ganho de matéria orgânica do solo no ciclo anual. As culturas de plantas cultivadas em meios nutritivos líquidos (populações microbianas reduzidas) indicam que para seu próprio uso (isto é, respiração da planta) é necessário um mínimo de 25 por cento do que a mesma elabora. Calcula-se que as bactérias fixadoras de azoto nos nódulos das raízes e os fungos micorrízicos asso-

ciados com a zona de absorção do sistema radicular (ver Capítulo 7, página 371) carecem em adição de pelo menos 5 por cento. É importante salientar que a energia requerida pelos microrganismos benéficos que fixam o azoto e contribuem para o transporte dos elementos nutritivos têm de provir dos hidratos de carbono produzidos pela planta (ver Allison, 1935). Portanto, esta respiração microbiana é tão útil e necessária como a dos tecidos da própria planta. Mesmo com um tratamento intenso contra as pragas e as doenças, outros 5 a 10 por cento da produção bruta perder-se-ão provavelmente para os insectos, nemátodos e microrganismos patogénicos. Isto deixa aproximadamente metade (no máximo 65 por cento) do total fotossintetizado disponível para os macroconsumidores, como o homem e seus animais domésticos. Aproximadamente metade desta produção líquida da comunidade (ou cerca de um terço da produção bruta) está sob forma de energia armazenada nas sementes (grãos) prontamente comestíveis e fáceis de colher. O homem pode, claro está, optar entre colher a «palha» ou deixá-la no campo (como pode ver-se no Quadro 3-6) para conservar a estrutura do solo e proporcionar energia alimentar aos microrganismos que vivem livremente, muitos dos quais podem fixar azoto ou realizar qualquer outro trabalho útil. Se o homem remove a totalidade da produção líquida,

### Quadro 3-6

#### *Canalização da Energia da Produção Bruta num Ecossistema de Cultura de Soja (Glycine max): Balanço Anual Hipotético \**

FLUXO DE ENERGIA	PERCENTAGEM DA PRODUÇÃO BRUTA UTILIZADA	PERCENTAGEM DA PRODUÇÃO BRUTA REMANESCENTE
1. Respiração da planta	25	—
Produção primária líquida teórica	—	75
2. Microrganismos simbióticos (bactérias fixadoras de azoto e fungos micorrízicos †)	5	—
Produção primária líquida deduzindo as necessidades de simbiotes benéficos	—	70
3. Nemátodos das raízes, insectos fitófagos e organismos patogénicos	5 ††	—
Produção líquida da comunidade deduzindo o consumo primário mínimo das «pestilências»	—	65
4. Vagens colhidas pelo homem (exportação)	32	—
Caulos, folhas e raízes que permanecem no campo	—	33
5. Matéria orgânica decomposta no solo e manta morta	33	—
Acréscimo anual	—	0

\* Reproduzido de Gorden, 1969.

† Fungos mutualistas que ajudam a absorção mineral pelas raízes (ver página 368).

†† Percentagem baixa só possível com subsídio de energia facultado pelo homem (combustível fóssil, trabalho humano e/ou animal no cultivo, aplicação de pesticidas, etc.).

isso terá o seu «custo» em termos de trabalho futuro necessário para restabelecer a fertilidade do solo. Igualmente, se o homem se esforça por eliminar todo o consumo dos organismos heterotróficos (excepto o seu próprio consumo) mediante a utilização muito intensa de pesticidas de espectro amplo, corre o risco de promover um «excesso de matança» que destruirá microrganismos tanto benéficos como nocivos (com a consequente perda de produção), e de se envenenar com a contaminação da água e dos alimentos que utiliza.

Em resumo, o modelo do ecossistema de soja ilustra dois pontos importantes. Em primeiro lugar, dado ser difícil traçar uma linha fixa entre a respiração vegetal e a dos microrganismos associados, é difícil distinguir entre produção primária líquida e produção líquida da comunidade. Como já se assinalou na secção anterior, este ponto é particularmente relevante quando se consideram florestas ou outras comunidades de grande biomassa, nas quais uma quantidade proporcionalmente maior de energia vai para a respiração. Em segundo lugar, um consumidor «prudente» como o homem não deverá contar com uma colheita maior do que um terço da produção bruta ou metade da produção líquida, a menos que esteja disposto a pagar pelos substitutos de «mecanismos autónomos» que a natureza desenvolveu e na base dos quais assegura a continuidade a longo prazo da produção primária líquida nesta biosfera.

A Figura 3-3 ilustra a distribuição vertical da produção primária e sua relação com a biomassa. Neste diagrama, a floresta (Figura 3-3A), cujo tempo de renovação (relação da biomassa com a produção) se mede em anos, é comparada com o mar (Figura 3-3B), onde a renovação é medida em dias. Mesmo considerando apenas as folhas verdes, que constituem de 1 a 5 por cento da biomassa vegetal total da floresta (ver Figura 3-8 e também a página 602), como os «produtores» comparáveis ao fitoplâncton, ainda assim, o tempo de substituição seria maior na floresta. Nas águas costeiras mais férteis a produção primária está concentrada mais ou menos nos 30 metros superiores, enquanto que nas águas mais claras mas mais pobres do mar alto a zona de produção primária pode estender-se até 100 metros de profundidade ou mais. Daqui que as águas costeiras se apresentem de cor esverdeada-escura e as do mar alto azuis. Em todas as águas, o ponto máximo de fotossíntese tende a ocorrer imediatamente abaixo da superfície, dado o fitoplâncton circulante estar «adaptado à sombra» e tender a ser inibido pela plena luz solar. Na floresta, onde as unidades fotossintéticas (isto é, as folhas) estão permanentemente fixas no espaço, as folhas das árvores estão adaptadas ao sol, ao passo que as da vegetação dos andares inferiores estão adaptadas à sombra (ver Figura 3-5).

Têm sido feitas várias tentativas para calcular a produtividade primária da biosfera no seu conjunto (ver Riley, 1944; Lieth, 1964). Constam do Quadro 3-7 estimativas conservadoras da produtividade primária bruta dos tipos de ecossistemas principais, estimativas em números redondos das áreas ocupadas por cada tipo e a produtividade

bruta total da superfície terrestre e da água. Quando se observam os valores médios avaliados para grandes áreas, vê-se que a *produtividade varia cerca de duas ordens de grandeza (centuplo)*, de 200 a 20 000 kcal por m<sup>2</sup> e por ano, e que a *produção bruta total da biosfera é da ordem das 10<sup>18</sup> kcal por ano*. O padrão geral de distribuição da produtividade mundial está representado na Figura 3-4.

Uma parte muito grande do globo encontra-se na categoria de baixa produção, uma vez que tanto a água (nos desertos ou pradarias) como os elementos nutritivos (no mar alto) são fortemente limitativos. Ainda que a área terrestre compreenda apenas uma quarta parte da superfície da Terra, provavelmente produz mais do que os mares pela razão de ser essencialmente «deserto» uma grande parte dos oceanos. Se bem que

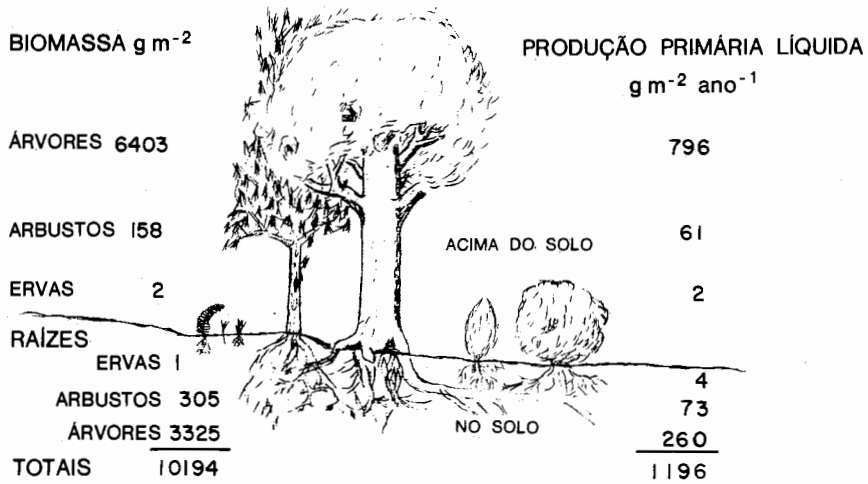
### Quadro 3-7

#### *Produção Primária Bruta Estimada (numa Base Anual) da Biosfera e Respectiva Distribuição Entre os Principais Ecossistemas*

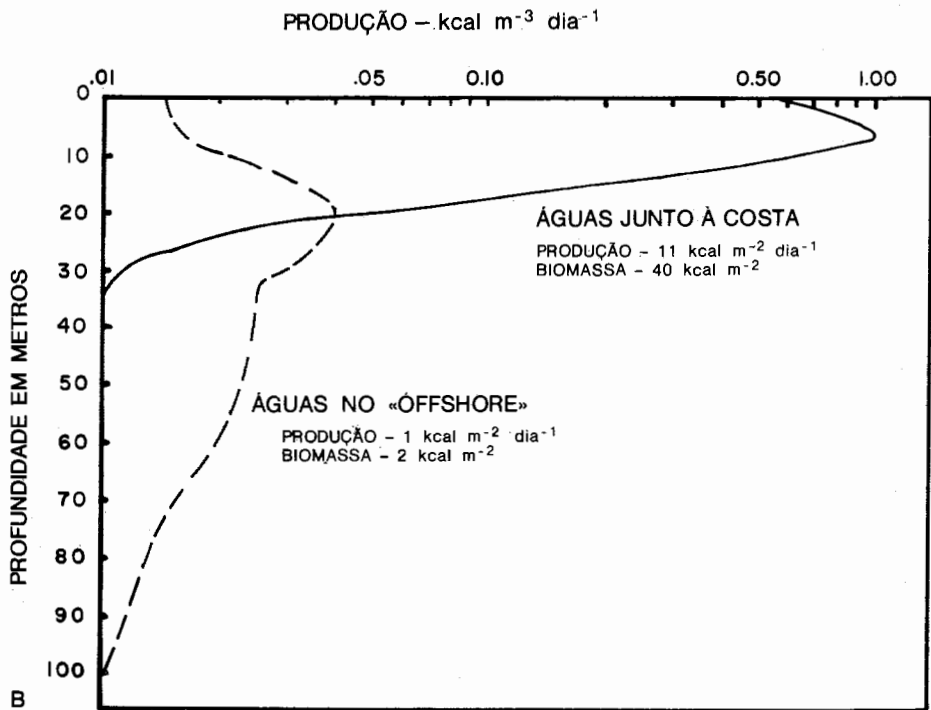
ECOSSISTEMA	ÁREA (10 <sup>6</sup> KM <sup>2</sup> )	PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA BRUTA (KCAL/M <sup>2</sup> /ANO)	PRODUÇÃO BRUTA TOTAL (KCAL/M <sup>2</sup> /ANO)
<b>Marinho *</b>			
Mar aberto	326,0	1 000	32,6
Zonas costeiras	34,0	2 000	6,8
Zonas de maré	0,4	6 000	0,2
Estuários e recifes	2,0	20 000	4,0
Subtotal	362,4	—	43,6
<b>Terrestre †</b>			
Desertos e tundras	40,0	200	0,8
Pradarias e prados	42,0	2 500	10,5
Florestas secas	9,4	2 500	2,4
Florestas boreais de coníferas	10,0	3 000	3,0
Terras cultivadas com pouca ou nenhuma energia subsidiária	10,0	3 000	3,0
Florestas temperadas húmidas	4,9	8 000	3,9
Agricultura subsidiada com combustível (mecanizada)	4,0	12 000	4,8
Florestas tropicais e subtropicais húmidas (sempreverdes de folhosas)	14,7	20 000	29,0
Subtotal	135,0	—	57,4
Total para a biosfera (não incluindo as capas de gelo, e em números redondos)	500,0	2 000	100,0

\* Produtividade marinha estimada multiplicando por 10 os dados de Ryther (1969) da produção líquida de carbono para passar a kcal, duplicando seguidamente os valores assim obtidos para estimar a produção bruta, e adicionando uma estimativa para os estuários (não incluída nos cálculos daquele autor).

† Produtividade terrestre baseada nos dados de produção líquida devidos a Lieth (1963), duplicados para os sistemas de pequena biomassa e triplicados para os de biomassa elevada (que têm respiração alta) para efeitos de estimativa da produtividade bruta. As florestas tropicais foram acrescentadas de acordo com estudos recentes, e a agricultura industrializada (subsidiada com combustíveis) da Europa, América do Norte e Japão foi separada da agricultura de subsistência, característica da maior parte das terras cultivadas do mundo.



A



B

Figura 3-3. Comparação da distribuição vertical da produção primária e da biomassa na floresta (A) e no mar (B). Estes dados também põem em contraste a renovação rápida no mar (a razão  $B/P$  é de 2 a 4 dias nesta ilustração) com a renovação mais lenta na floresta (a razão  $B/P$  é de 9 anos). (A, baseado em dados de Whittaker e Woodwell, 1969, para uma floresta jovem de pinheiro e carvalho; B, baseado em dados de Currie, 1958, para a parte oriental do Atlântico Norte.)

a maricultura (cultivo do mar) seja praticável nos estuários e ao largo das costas, a «cultura» intensiva do mar aberto não é provavelmente viável (e poderia também ser perigosa em termos de equilíbrio atmosférico; ver página 35).

Deverá observar-se que os lugares favoráveis de cada um dos tipos amplos de ecossistema podem produzir o dobro (ou mais) dos valores médios indicados (ver Quadro 3-5). Para todos os fins práticos, um nível de 50 000 kcal por m<sup>2</sup> e ano pode considerar-se como o limite superior da fotossíntese bruta. Até que se possa demonstrar, de um modo concludente, que a conversão fotossintética da energia da luz se pode alterar substancialmente sem colocar em perigo o equilíbrio de outros ciclos dos recursos mais importantes para a vida, o homem deverá planear viver dentro deste limite. A maior parte da agricultura encontra-se, numa base anual, a níveis baixos, uma vez que as culturas anuais só são produtivas durante menos de meio ano. A dupla colheita, isto é, culturas que garantam a produção ao longo do ano, poderá proporcionar produções brutas que se aproximem das mais altas entre as comunidades naturais. Recorde-se que a produção primária líquida andarà em média por metade da produtividade bruta e que a «produção para o homem» das culturas andarà por uma terça parte ou menos da produtividade bruta. Além disso, como já foi assinalado, maximizar a produção poderà na realidade reduzir a produção bruta.

Qualquer estimativa da produtividade total da biosfera feita até 1970 só pode representar uma aproximação muito grosseira, porventura pouco mais do que uma boa conjectura. Não só o número de medições é inadequado, mas também os métodos e as unidades de medida utilizados são tão variáveis que é difícil converter os dados em calorias, a «moeda de energia» comum. Espera-se, uma vez mais, que os estudos estimulados pelo Programa Bfológico Internacional possam mostrar até que ponto a estimativa de 10<sup>18</sup> kcal se aproxima da realidade e até onde poderà o homem aumentar a produtividade total da biosfera sem conspurcar o seu espaço vital.

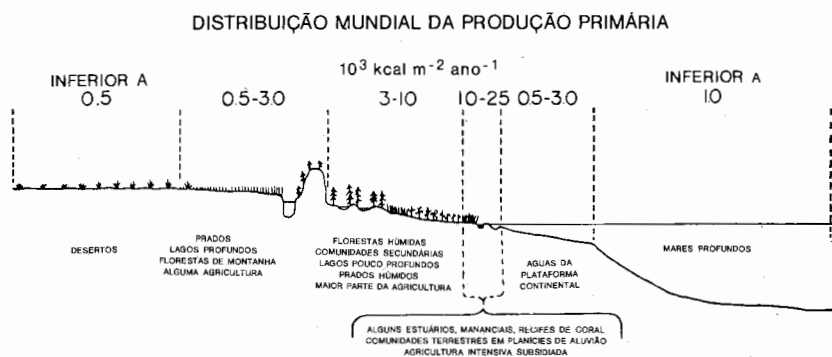


Figura 3-4. A distribuição mundial de produção primária em termos de produção bruta anual (em milhares de quilocalorias por metro quadrado) dos principais tipos de ecossistemas. Apenas uma pequena parte da biosfera é naturalmente fértil. (Segundo E. P. Odum, 1963.)

Na Parte 2 deste livro consideram-se dados adicionais sobre a produtividade de ecossistemas específicos. Podem ser igualmente referenciados os resumos e simpósios bastante completos que se seguem: Produtividade marinha e aquática — Steemann-Nielsen, 1963; Goldman (ed.), 1965; Raymont, 1966; Strickland, 1965; Ryther, 1969. Produtividade terrestre — Lieth, 1962; Westlake, 1963; Newbould, 1963; Woodwell e Whittaker, 1968; Eckart (ed.), 1968. Produtividade das culturas — Hart (ed.), 1962; Evans (ed.), 1963; San Pietro *et al.* (eds.), 1967. Algumas referências básicas sobre a teoria da produção incluem Lindeman, 1942; Ivlev, 1945; Macfadyen, 1949; H. T. Odum, 1956, 1967a e 1971.

Um exemplo final, um balanço energético para um ecossistema de pântano de espadana constante do Quadro 3-8, leva-nos a considerar novamente o ambiente total da energia solar, já considerado na Secção 1 do presente capítulo. Convém destacar uma vez mais que embora 1 por cento da radiação solar convertida pela fotossíntese se revista de interesse ecológico capital, já que suporta directamente a totalidade da vida, a restante percentagem (99 por cento) da energia solar não é «desperdiçada»; realiza o trabalho de propulsionar os ciclos hidrológico e mineral e de manter as temperaturas ambientais dentro dos estreitos intervalos que podem ser tolerados pelo protoplasma. Tais correntes de energia são tão vitais para a sobrevivência como o alimento. Assim, antes de se trabalhar por uma «colheita do sol» substancialmente maior, é preciso não esquecer a primeira lei da termodinâmica (a da conservação da energia). Desviar energia de uma via significa uma redução da corrente em qualquer outra, o que poderá ser ainda mais vital para a sobrevivência do ecossistema.

### **Utilização da Produção Primária pelo Homem**

A produção primária, em termos de alimento para o homem, encontra-se sintetizada nos Quadros 3-9 e 3-10. No Quadro 3-9 comparam-se as produções e as estimativas da produção primária líquida das principais culturas alimentares nos países «desenvolvidos» e «subdesenvolvidos» com as médias mundiais. Um país desenvolvido define-se como aquele que conta com um produto nacional bruto (PNB) per capita de mais de \$600 (\*), normalmente mais de \$1000 (ver Revelle, 1966). Cerca de 30 por cento de todos os seres humanos vivem nesses países, que por outro lado tendem a ter uma baixa taxa de crescimento da população (aproximadamente de 1 por cento ao ano). Em contraste, 65 por cento de toda a humanidade vive em países subdesenvolvidos, que têm um PNB per capita inferior a \$300 (\*), como regra menor do que \$100, bem como

(\*) N.T. Actualizando para 1980 tem-se: países de baixo rendimento (2 174 000 000 pessoas) \$250; conjunto dos países em desenvolvimento (3 328 000 000 pessoas) \$670; países de rendimento médio importadores de petróleo (640 000 000 pessoas) \$1562; países industrializados (715 000 000 pessoas) \$10340.

uma alta taxa de crescimento (mais de 2 por cento ao ano). Como foi já assinalado, os países subdesenvolvidos têm uma produção de alimentos por hectare baixa dado serem demasiado pobres para recorrer a subsídios de energia. A divisão entre estas duas parcelas da humanidade é muito pronunciada (isto é, a distribuição do PNB é fortemente bimodal), já que só 5 por cento da população humana vive no que se poderá designar por «países em transição», com um PNB per capita que oscila entre \$300 e \$600 (\*) (ver Quadro 1 em Revelle, 1966). O facto sério a enfrentar consiste em que a produção mundial média das culturas está muito mais perto do limite inferior do que do superior, e que nos países subdesenvolvidos as produções não aumentam tão depressa como a população. Por outro lado, admite-se agora serem geralmente as proteínas, mais do que as calorias, que tendem a limitar a dieta no mundo subdesenvolvido. Em condições equivalentes, a produção de uma cultura rica em proteína, como a soja, há-de ser sempre necessariamente menor (em termos do total de calorias) do que a de uma cultura de hidratos de carbono, como a cana-de-açúcar (comparar as médias destas duas culturas constantes do Quadro 3-9). Deste ponto de vista, é interessante notar que a cana-de-açúcar é com frequência citada como o «campeão» dos produtores de matéria seca entre as plantas cultivadas. Têm sido registadas produções anuais até 75 toneladas de

### Quadro 3-8

#### *Balanço de Energia para um Pântano de Tabua (Typha)\**

	ANO		PERÍODO VEGETATIVO			
	<i>Radiação Total</i>		<i>Radiação Total</i>		<i>Radiação Visível</i>	
	<i>kcal/m<sup>2</sup></i>	<i>Porcentagem</i>	<i>kcal/m<sup>2</sup></i>	<i>Porcentagem</i>	<i>kcal/m<sup>2</sup></i>	<i>Porcentagem</i>
Radiação Solar	1 292 000	100	760 000	100	379 000	100
Fotossíntese (bruta)	8 400	0,6	8 400	1,1	8 400	2,2
Reflexão	439 000	34,0	167 000	22,0	11 400	3,0
Evapotranspiração	413 000	32,0	292 000	38,4	359 000	94,8
Condução-convecção	431 000	33,4	293 000	38,5		

\* Segundo Bray, 1962.

matéria orgânica por hectare e ano (cerca de 26 000 kcal por m<sup>2</sup> e ano) no Hawaii, onde a cana se cultiva em ciclos de 8 anos, com três cortes antes da replantação (Burr *et al.*, 1957). O crescimento durante o ano inteiro a partir de um rizoma perene é uma das razões de tão altas produções; a baixa qualidade nutritiva do produto é outra. As culturas anuais de alto valor proteico não terão possibilidades de alcançar um tal «montante» de produtividade. Como já foi assinalado, a produção primária líquida diária tende a ser menor nos climas quentes (e o teor de proteína tende a reduzir-se), se bem que a maior duração da estação de crescimento o possa compensar e com vantagem.



Parecerá pois conforme com o «senso comum ecológico» utilizar na agricultura tropical plantas perenes e isto por duas razões: estas plantas podem aproveitar melhor as longas estações e o seu cultivo evita a excessiva lixiviação de nutrientes que ocorre em consequência das frequentes lavras e plantações necessárias ao cultivo nos trópicos das culturas anuais convencionais. As produções sustentadas das culturas anuais

### Quadro 3-9

*Produções Anuais de Alimentos Comestíveis e Produção Primária Líquida Estimada das Principais Culturas de Alimentos a Três Níveis: (1) Agricultura Subsidiada com Combustível (E.U.A., Canadá, Europa ou Japão); (2) Subsídio de Energia Escasso ou Nulo (Índia, Brasil, Indonésia ou Cuba); e (3) Média Mundial*

	PARTES COMESTÍVEIS		PRODUÇÃO PRIMÁRIA LÍQUIDA ESTIMADA	
	<i>Peso da Colheita *</i> (kg/ha)	<i>Conteúdo Calórico †</i> (kcal/m <sup>2</sup> )	<i>Produção de Matéria Seca ††</i> (kcal/m <sup>2</sup> )	<i>Taxa, Período Vegetativo §</i> (kcal/m <sup>2</sup> /dia)
Trigo — Países Baixos	4 400	1 450	4 400	24,4
Índia	900	300	900	5,0
Média mundial	1 300	430	1 300	7,2
Milho — E. U. A.	4 300	1 510	4 500	25,0
Índia	1 000	350	1 100	6,1
Média mundial	2 300	810	2 400	13,3
Arroz — Japão	5 100	1 840	5 500	30,6
Brasil	1 600	580	1 700	9,4
Média mundial	2 100	760	2 300	12,8
Batata — E. U. A.	22 700	2 040	4 100	22,8
Índia	7 700	700	1 400	7,8
Média mundial	12 100	1 090	2 200	12,2
Batata doce e Inhame — Japão	20 000	1 800	3 600	20,0
Indonésia	6 300	570	1 100	6,1
Média mundial	8 300	750	1 500	8,3
Soja — Canadá	2 000	800	2 400	13,3
Indonésia	640	260	780	4,3
Média mundial	1 200	480	1 400	7,8
Açúcar — Hawai de (cana)	11 000	4 070	12 200	67,8
Países Baixos (de beterraba)	6 600	2 440	7 300	40,6
Cuba (de cana)	3 300	1 220	3 700	20,6
Média mundial (todo o açúcar: beterraba e cana)	3 300	1 220	—	—

\* Valor médio de 1962-1966 compilado de «Production Yearbook», Vol. 21 (1966), F.A.O., Nações Unidas.

† Conversão, kcal/g de peso colhido como se segue: Trigo, 3,3; Milho, 3,5; Arroz, 3,6; Soja, 4,0; Batata, 0,9; Açúcar em bruto, 3,7 (ver USDA Agriculture Handbook N.º 8, 1963).

†† Estimada na base de 3x a parte comestível para os grãos, a soja e o açúcar, 2x para a batata (ver explicação no texto).

§ Estimado como sendo seis meses (180 dias) excepto para a cana de açúcar para a qual as produções são calculadas para um período vegetativo de 12 meses (365 dias).

requerem o gasto de uma grande quantidade de energia de trabalho para manter a fertilidade do solo, como o homem aprendeu à custa de experiência na antiga arte de cultivar o arroz.

O Quadro 3-10A representa um modelo mais generalizado (ver também a Figura 15-2, página 656) de produção de alimento aos três níveis que existem actualmente e, também, a um nível teórico que poderia ser obtido com uma cultura de algas suportada por maciços subsídios de energia e dinheiro. A razão pela qual essas altas produções são teoricamente possíveis com algas e não, porventura, com plantas maiores está em que as plantas microscópicas devem requerer, para a sua própria respiração, uma parte mais pequena da produção bruta. Contudo, o custo da maquinaria e do combustível necessários para fazer funcionar um tal sistema de algas é tão elevado que é duvidoso se uma tal agricultura terá qualquer valor líquido, excepto, talvez, em extensão limitada nas áreas urbanas muito populosas; onde não há espaço para as culturas correntes.

Por volta de 1967, a estimativa da população humana mundial era de  $3,5 \times 10^9$  pessoas, requerendo cada uma cerca de  $10^6$  kcal por ano, o que conduz a um total de

### Quadro 3-10

#### *Colheita de Alimento (Produção) para o Homem*

A. PORÇÃO COMESTÍVEL DA PRODUÇÃO PRIMÁRIA LÍQUIDA POR UNIDADE DE ÁREA			
<i>Nível de Agricultura</i>	<i>kg de Matéria Seca/ha/ano</i>	<i>kcal/m<sup>2</sup>/ano</i>	
Cultura de recolha de alimentos	0,4 - 20	0,2 - 10	
Agricultura sem subsídio de energia (combustível)	50 - 2 000	25 - 1 000	
Agricultura de grãos com subsídio de energia*	2 000 - 20 000	1 000 - 10 000	
Cultivo teórico de algas com subsídio de energia	20 000 - 80 000	10 000 - 40 000	
B. TOTAL PARA A BIOSFERA, REFERIDO A 1967 ( $\times 10^{12}$ kcal/ano) †			
	<i>Oceano</i>	<i>Terra</i>	<i>Total</i>
Plantas	0,06	4 200	4 200,06
Animais	59,20	1 094	1 153,20
Totais	59,26	5 294 ††	5 353,26

\* O trabalho do fluxo de energia auxiliar de combustível fóssil (ou qualquer outra entrada proveniente do exterior) iguala, pelo menos, o valor calórico da colheita (ver H. T. Odum, 1967a e Giles, 1967).

† Estimativas baseadas em Emery e Iselin (1967). Os seus «milhões de toneladas de peso húmido» foram convertidos para  $10^{12}$  kcal multiplicando por 2 (1 grama de peso húmido = 2 kcal, aproximadamente; ver Quadro 3-1).

†† Uma vez que aproximadamente 10 por cento de área terrestre da biosfera é terra de cultivo e pastagem, o total de alimento de  $5,3 \times 10^{15}$  kcal provém de um total de  $40 \times 10^{12}$  m<sup>2</sup> de terra agricultada, ou cerca de 140 kcal/m<sup>2</sup>/ano, do qual cerca de um quinto é produção secundária (origem animal).

$3,5 \times 10^{15}$  kcal de energia alimentar necessário para suportar a «biomassa» humana. Do Quadro 3-10B consta a origem das  $5,3 \times 10^{15}$  kcal de alimentos que se calculou haverem sido colhidos para suporte do consumo humano em 1967. Esta colheita representa cerca de 1 por cento da produção primária líquida da biosfera, ou 0,5 por cento da produção primária bruta (como está calculado no Quadro 3-7). Embora possa parecer que o homem ainda não está a provocar uma quebra muito grande na capacidade fotosintética da Terra, há muito mais a considerar para além da mera quantidade de alimento tomado pelo próprio homem. Por exemplo, que dizer das necessidades alimentares da enorme população de animais domésticos (vacas, porcos, cavalos, aves domésticas, ovelhas, etc.), a maioria dos quais são consumidores directos de produção primária, não só das terras agricultadas mas também das áreas «silvestres» (pastagens, florestas, etc.)? Em termos de necessidades alimentares, o armentio mundial vale cerca de cinco vezes a população dos seres humanos (ver Borgstrom, 1965, para uma explicação do conceito de «população equivalente do gado»). Assim, o homem e seus animais domésticos já consomem pelo menos 6 por cento da produção líquida de toda a biosfera, ou pelo menos 12 por cento da que se produz na parte terrestre. O homem também consome enormes quantidades de produção primária na forma de fibras (madeira, papel, algodão, etc.), de modo que na realidade é muito pequena a superfície da Terra da qual o homem não colhe qualquer coisa, nem que seja um peixe ocasional ou uma vara de lenho.

Segundo Borgstrom (1965), a relação entre a «população equivalente» do gado e do homem varia de 43 para 1 na Nova Zelândia a 0,6 para 1 no Japão, onde em grande parte o pescado substitui na dieta a carne terrestre. Será de dizer que a ecologia geral da paisagem, para não mencionar a cultura e a economia, é determinada pela ovelha na Nova Zelândia e pelo peixe no Japão! Em amplas áreas dos EUA a ecologia da paisagem é caracterizada pelo gado bovino!

Considerando o impacto do homem sobre a biosfera por outro prisma, a sua densidade é actualmente de cerca de uma pessoa por 4 hectares (dez acres) de superfície terrestre (isto é, de  $3,5 \times 10^9$  pessoas em  $14,0 \times 10^9$  hectares de terra). Quando se adiciona os animais domésticos, a densidade é de um equivalente de população por cerca de 0,7 hectares (isto é,  $18,2 \times 10^9$  equivalentes de população em  $14,0 \times 10^9$  hectares de terra). Isto representa menos de 0,7 hectares por cada ser humano e por cada animal doméstico consumidor do tamanho de um homem! Se a população duplicar no próximo século e caso se queira continuar a comer e a utilizar animais, então, só haverá aproximadamente 0,4 ha para satisfazer todas as necessidades (água, oxigénio, minerais, fibras, espaço vital, tal como alimento) por cada consumidor de 50 kg, e isto sem incluir os animais de estimação e a vida selvagem que tanto contribuem para a qualidade da vida humana!

A base ecológica da actual crise mundial de alimento e de população voltará a ser considerada na Parte 3, porém, a situação está a tornar-se rapidamente tão crítica que

merece uma apreciação preliminar com base nos princípios e nos dados examinados neste capítulo. Os pontos seguintes merecem uma imediata e séria reflexão:

1. O público, tal como muitos especialistas profissionais, foram induzidos em erro por uma contabilidade agrícola incompleta que não incluiu os subsídios de energia e o custo para a sociedade da poluição ambiental que acompanha forçosamente o emprego em grande escala de maquinaria, fertilizantes, pesticidas, herbicidas e outros produtos químicos potentes (ver Figura 15-2, página 656).

2. Não mais de 24 por cento da terra é verdadeiramente laborável no sentido de que tem condições favoráveis para a agricultura intensiva (ver relatório sobre *The World Food Problem* citado mais abaixo). A irrigação de extensas áreas de terras secas e o cultivo do mar requereriam grandes investimentos e teriam efeitos a prazo sobre os equilíbrios do clima global e da atmosfera, sem garantia de que algum destes efeitos possa não ser desastroso.

3. O impacto global das necessidades dos animais domésticos e do homem em matéria de proteínas animais tem sido subestimado.

4. Como foi assinalado por Ehrlich e Ehrlich (1970), as nações subdesenvolvidas converter-se-ão nas nações que «nunca chegarão a desenvolver-se» a não ser que a taxa de crescimento da população seja grandemente reduzida. Por outro lado, a qualidade de vida vê-se ameaçada nos países desenvolvidos por um excesso de riqueza que conduz à poluição, ao crime e a uma população crescente de gente «subdesenvolvida» e indigente dentro das suas próprias fronteiras. Assim, deverá haver uma estratégia global simultânea, com o objectivo de nivelar o crescimento da população em todo o mundo, embora em especial no mundo subdesenvolvido e, ao mesmo tempo, de nivelar o consumo per capita e encaminharem uma maior parte do PNB para a reciclagem dos recursos e para outras estratégias que mantenham a qualidade do ambiente no mundo desenvolvido.

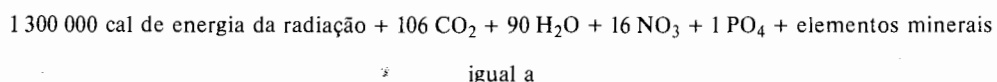
5. Está a tornar-se cada vez mais evidente que a densidade de população óptima para o homem *deverá ajustar-se à qualidade do espaço vital* (isto é, ao «*labenraum*») e não às calorias alimentares. O mundo pode alimentar bastante mais «corpos quentes» do que pode manter seres humanos de qualidade tendo uma oportunidade razoável de liberdade e de procura de felicidade. Kenneth Boulding (1966), um economista, formulou o que se pode considerar um excelente enunciado ecológico da situação, como se segue: «a principal medida de êxito da economia não está na produção e no consumo de qualquer forma, mas sim na natureza, extensão, qualidade e complexidade da existência em capital total, nele incluindo o estado do corpo e da mente humanos compreendidos no sistema». Assim sendo, não deveria o homem, à semelhança da natureza, visar a máxima qualidade e diversidade da «biomassa» em vez da máxima produtividade e consumo como tais?

São especialmente recomendáveis três livros e monografias pela sua profunda análise, de sentido ecológico, da acção real do homem sobre a produtividade da bios-

fera, a saber: *The Hungry Planet*, de Borgstrom (1965); *The World Food Problem*, relatório em três volumes do Painel sobre o Abastecimento Mundial de Alimento, do Comité Científico Assessor do Presidente, Casa Branca (1967) (disponível no Superintendente de Documentos, Washington, D.C.); e *Population Resources and Environment; Issues in Human Ecology* de Ehrlich e Ehrlich (1970).

### Medição da Produtividade Primária

Dada a sua grande importância, deverá prestar-se um pouco de atenção aos métodos de medição da produtividade nos sistemas ecológicos, ainda que o exame detalhado dos métodos saia fora do âmbito deste texto. Como já se indicou, a forma ideal de medir a produtividade consistiria em medir o fluxo da energia através do sistema; porém, isso tem-se revelado difícil de realizar. A maioria das medições tem-se baseado em dada quantidade indirecta, como por exemplo a quantidade de substância produzida, a quantidade de matéria-prima utilizada, ou a quantidade de produto secundário libertado. Um ponto a destacar é o de que nenhum dos diversos métodos seguidamente apresentados mede exactamente o mesmo aspecto do complexo processo do metabolismo autotrófico-heterotrófico. A equação simplificada para a fotossíntese apresentada no Capítulo 1 faculta a reacção conjunta que se processa durante a produção de hidratos de carbono a partir de matérias-primas, como resultado da actuação da energia da luz através da clorofila. Uma vez que a maior parte dos tipos de produção na natureza dão como resultado novo protoplasma, a seguinte equação é uma equação mais ampla da produtividade:



13 000 cal de energia potencial em 3258 g de protoplasma (106 C, 180 H, 46 O, 16 N, 1 P, 815 g de cinza mineral) + 154 O<sub>2</sub> + 1 287 000 cal de energia dispersa em forma de calor (99%).

Esta equação está baseada nas proporções de elementos contidos no protoplasma e no teor de energia do mesmo (Sverdrup *et al.*, 1942; Clarke, 1948). É evidente que a produtividade pode ser medida, pelo menos teoricamente, determinando a quantidade de qualquer dos elementos indicados durante o período de tempo em que a medição está a ser executada. As equações deste tipo podem servir para converter (e comprovar uma com a outra) as medições de produtividade em unidades de utilização de energia, de dióxido de carbono, utilização de nitrato ou fosfato, peso de protoplasma (ou a quantidade de carbono posta em forma de

alimento) e da quantidade de oxigénio empregada. Isto é a teoria; vejamos agora a prática da medição.

Uma das maiores dificuldades na determinação da produtividade de um dado sistema ecológico consiste em saber se o sistema se encontra ou não em equilíbrio dinâmico ou num *estado estável*. Num «estado estável», as entradas compensam as saídas de matéria e energia. A taxa de produção está em equilíbrio com o abastecimento ou o ritmo de entrada do constituinte limitante mínimo (noutros termos, aplica-se a lei do mínimo; ver Capítulo 5). Por exemplo, admita-se que o dióxido de carbono era, num lago, o principal factor limitante, e que a produtividade estava portanto em equilíbrio com a taxa de abastecimento de dióxido de carbono proveniente da decomposição da matéria orgânica. Deverá supor-se que a luz, o azoto, o fósforo, etc., estavam disponíveis, neste equilíbrio de estado constante, em quantidades superiores às necessárias (e não constituíam por isso e no momento factores limitantes). Se uma tempestade trazer ao lago mais dióxido de carbono, a intensidade de produção poderá mudar, e tornar-se dependente também de outros factores. Enquanto ocorre alteração no ritmo não há estado estável nem constituinte mínimo; em vez disso, a reacção depende da concentração de *todos* os constituintes presentes, que neste período transitório variam de acordo com a taxa à qual vai sendo adicionado o menos abundante. A taxa de produção poderá alterar-se rapidamente à medida que diversos constituintes vão sendo utilizados até que algum deles, porventura novamente o dióxido de carbono, se torne limitante, e o sistema possa voltar a funcionar a uma taxa regida pela lei do mínimo. Na maior parte dos sistemas naturais o ritmo de produção passa de um equilíbrio de estado estável temporário a outro, em consequência das alterações impostas ao sistema do exterior.

Alguns dos métodos efectivos utilizados para medir a produtividade podem ser sumariamente resumidos como se segue:

1. O MÉTODO DA COLHEITA. Em situações em que os animais herbívoros não são importantes e em que o estado estável nunca é alcançado, pode utilizar-se o método da colheita. Esta é a situação corrente no caso das culturas agrícolas que envolvem espécies anuais, uma vez que se fazem esforços para evitar que insectos ou outros animais removam material, e em que o ritmo de produção parte de zero, na altura da sementeira, e atinge o máximo no momento da colheita. Pesar o material (crescimento) produzido pelas plantas cultivadas e determinar o valor calórico da colheita constitui um método directo; a produtividade das colheitas, tal como se indica no Quadro 3-9, foi determinada desta forma. O método da colheita pode também utilizar-se em situações terrestres não cultivadas em que predominam as plantas anuais, como num campo de ambrósia, ou noutras fases iniciais do desenvolvimento da nova vegetação nos campos agrícolas abandonados, ou onde as plantas são sujeitas a consumo pequeno até ao completo crescimento. Nestes casos, é preferível colher amostras das culturas intervaladas ao longo da estação de crescimento do que contar apenas com o

resultado da colheita final, dado haver, como regra, uma sucessão de espécies anuais a alcançar a maturidade e a morrer ao longo da estação (ver Penfound, 1956; E. P. Odum, 1960). Pode recorrer-se a colheitas únicas para se chegar à produção líquida em florestas novas ou em plantações florestais industriais (ver Ovington, 1957, 1962). Os métodos de colheita não poderão ser utilizados onde o alimento produzido vá sendo removido à medida que é produzido, como acontece em muitas comunidades naturais. Se os consumidores são animais grandes, de ciclo de vida longo, pode determinar-se a produtividade em tais casos colhendo os consumidores, que vão removendo o alimento a ritmo constante, e procedendo depois à estimativa da produtividade primária a partir da produtividade secundária. Um método desta natureza é, certamente, utilizado com frequência pelos criadores de gado ou pelos que procedem ao ordenamento do pastoreio. A produtividade de uma pastagem invernal do Oeste americano poderá ser expressa em termos do número de cabeças de gado susceptível de ser mantido por tantos hectares (ou o número de hectares por «unidade animal»). Já foram assinaladas as possíveis causas de erro ligadas a este método. Uma vez que o alimento utilizado pelas próprias plantas, e microrganismos e animais associados, não é incluído, o método da colheita mede sempre a *produção líquida da comunidade*. Se o consumo pelos animais puder ser calculado, então, é possível obter uma estimativa da *produção primária líquida* adicionando uma correcção (ver Woodwell e Whittaker, 1968).

2. MEDIÇÃO DO OXIGÉNIO. Dado existir uma equivalência definida entre o oxigénio e o alimento produzido, a produção de oxigénio pode constituir uma base para determinar a produtividade. Contudo, na maior parte das situações os animais e as bactérias (tal como as próprias plantas) utilizam rapidamente o oxigénio; e há, frequentemente, uma troca de gás com outros ambientes. O método de medição, em situações aquáticas, da produção de oxigénio das «garrafas clara e escura», e de avaliar deste modo a produção primária, já foi descrito no Capítulo 2 (ver página 19). A soma de oxigénio produzido na garrafa clara e do oxigénio gasto na garrafa escura constitui a produção total de oxigénio, proporcionando assim uma estimativa da produção primária com uma conversão apropriada para calorías (ver Quadro 3-1). Caso a respiração, tanto das plantas como das bactérias, possa diferir à luz e na obscuridade, será introduzida uma causa de erro, já que se supõe que a respiração na garrafa escura é igual à respiração na garrafa clara (onde, na verdade, não é possível distinguir entre a respiração e a produção). Adicionando um isótopo pesado de oxigénio, que se pode distinguir do oxigénio vulgar, Brown (1953) descobriu que o isótopo pesado era utilizado à mesma velocidade, pelo menos durante um certo número de horas, tanto na obscuridade como à luz, indicando portanto que a respiração era a mesma nas garrafas clara e escura durante experiências de pouca duração. Contudo, pesquisas mais recentes têm mostrado que para muitas plantas a respiração não é a mesma na ausência e na presença da luz. Não obstante, o «método das garrafas clara e escura», de que Gaarder e Gran foram os pioneiros em 1927, é largamente utilizado em meios tanto

marítimos como de água doce. O oxigénio dissolvido é medido por titulação pelo método de Winkler, ou electronicamente por um dos diversos tipos de eléctrodos de oxigénio, estando uma dada experiência limitada a um ciclo de 24 horas ou menos. A combinação das garrafas clara e escura mede a *produção primária bruta* e a garrafa clara mede a *produção líquida da comunidade* de qualquer *parte da comunidade* que se encontre na garrafa. O método não mede, obviamente, o metabolismo da parte da comunidade que se encontra no fundo; por outro lado, os efeitos de fechar a comunidade numa garrafa não foram claramente delimitados. O emprego de grandes esferas de plástico, em vez de pequenas garrafas de vidro, reduz a razão da superfície interior com o volume e presume-se que reduz o efeito do desenvolvimento bacteriano na superfície (ver Antia, McAllister, Parsons e Strickland, 1963).

A produção de oxigénio também pode medir-se em certos ecossistemas aquáticos pelo «método da curva diurna». Nestes casos as medições do oxigénio dissolvido na água livre efectuam-se a intervalos durante o dia e a noite, pelo que a produção do oxigénio durante o dia e o seu consumo durante a noite podem ser estimados determinando a área sob as curvas diurnas. Este método aplica-se particularmente aos sistemas de água corrente, como os rios ou estuários (H. T. Odum, 1956), e é especialmente útil quando se trata de águas poluídas (Copeland e Dorris, 1962, 1964; H. T. Odum, 1960). Se o oxigénio se difunde a uma velocidade apreciável para fora da massa de água ou da atmosfera para esta, introduz-se um factor de erro; contudo, podem ser feitas correcções razoáveis uma vez que a difusão depende de leis físicas bem definidas. O «método da curva diurna» mede a *produção primária bruta*, já que o oxigénio consumido durante a noite se adiciona ao produzido durante o dia (incluindo assim automaticamente a respiração de toda a comunidade). Encontram-se instruções para a análise das curvas diurnas de oxigénio em H. T. Odum e Hoskins (1958) e H. T. Odum (1960).

Em situações particulares, como a dos lagos profundos temperados, a produtividade tem sido medida por uma espécie de procedimento inverso, isto é, por medição da velocidade de desaparecimento do oxigénio nas águas profundas (hipolimnion), que não produzem oxigénio nem estão em circulação com as águas superiores durante a maior parte da estação (Verão) de produção (ver Capítulo 11). Assim, quanto maior é a produção nas águas superiores, águas iluminadas (epilimnion), maior quantidade de células, corpos, excrementos e outra matéria morta cai no fundo, onde é decomposta por acção das bactérias e dos fungos com a utilização de oxigénio. A intensidade da redução de oxigénio é, assim, proporcional à produtividade. Uma vez que a decomposição tanto das plantas como dos animais consome oxigénio, o «método hipolimnético» mede a *produção líquida de toda a comunidade* (isto é, tanto a produção primária como a secundária) do epilimnion. Edmondson e seus colaboradores (1968) utilizaram largamente este método no acompanhamento das alterações de produtividade que ocorreram durante um período de anos no Lago Washington, um lago grande no centro da cidade de Seattle. Este lago é examinado detalhadamente no Capítulo 16



como um caso clássico de eutroficação cultural. Espécies de peixes que requerem um ambiente de água fria como, por exemplo, o «cisco» da região dos Grandes Lagos, apenas podem viver em lagos relativamente improdutivos onde as águas frias do fundo não ficam exauridas de oxigénio durante o Verão.

3. MÉTODOS DO DIÓXIDO DE CARBONO. Nas situações terrestres é mais prático medir as alterações de  $\text{CO}_2$  do que as de  $\text{O}_2$ . Os fisiologistas das plantas utilizam de há muito a absorção de  $\text{CO}_2$  para medir a fotossíntese em folhas ou plantas isoladas, ao passo que cientistas dedicados às culturas agrícolas e ecologistas têm feito diversas tentativas para medir a produção em comunidades inteiras, intactas, fechando-as numa câmara transparente, a começar pelas experiências pioneiras de Transeau (1926). Coloca-se sobre a comunidade um jarro grande de campânula ou uma caixa ou tenda de plástico (ver Figura 2-5B, página 26); extrai-se o ar através do invólucro e mede-se a concentração de  $\text{CO}_2$ , no ar que entra e sai, com um analisador de gás a infravermelhos (ou, no método mais antigo, mediante absorção numa coluna de KOH). Pode ver-se a descrição de um invólucro portátil deste tipo em Musgrave e Moss (1961). Tal como no método aquático das «garrafas clara e escura», a produção bruta menos a respiração ou *produção líquida da comunidade* é medida durante o dia e a respiração da comunidade durante a noite (ou num invólucro escuro). Pode obter-se uma estimativa da *produção primária bruta* se forem usados tanto invólucros claros como escuros.

Com o método do invólucro a dificuldade provém do facto das câmaras terrestres, ao contrário do que acontece com as aquáticas, actuarem como uma estufa, que aquece rapidamente a menos que se mantenha uma forte corrente de ar; isto pode, por sua vez, alterar fortemente a taxa da fotossíntese relativamente à que ocorre fora do invólucro. Caso se pretenda realizar as medições ao longo de um apreciável período de tempo, torna-se necessário muitas vezes refrigerar a câmara ou utilizar ar condicionado. Por outro lado, a própria dimensão e a complexidade estrutural de muitas comunidades terrestres tornam-nas difíceis de envolver em espaços confinados. Alguns ecologistas obtiveram certo êxito na estimativa do metabolismo total de uma floresta integrando medições simultâneas efectuadas em câmaras separadas incluindo porções de ramos, troncos, arbustos, solo, etc. (ver Woodwell e Whittaker, 1968).

Sem dúvida, o processo mais promissor para futuras medições da produtividade terrestre é o que pode ser designado por *método aerodinâmico*, análogo ao «método da curva diurna» aquático atrás descrito, no qual a comunidade não é artificialmente encerrada. Em princípio, a corrente de  $\text{CO}_2$  acima e dentro de uma comunidade pode ser avaliada a partir de medições periódicas do gradiente vertical da concentração de gás e de um coeficiente de transferência apropriado, sem mais distúrbios para a comunidade que a colocação vertical de um mastro, no qual se colocou uma série de sensores de  $\text{CO}_2$  dispostos verticalmente, desde bastante acima dos copados até ao nível do solo. No

perfil assim obtido durante o período diurno, a concentração de  $\text{CO}_2$  na zona autotrófica, quando comparada com a do ar acima da comunidade, terá sofrido uma redução proporcional à fotossíntese líquida, enquanto que a concentração de  $\text{CO}_2$  ao nível do solo terá aumentado proporcionalmente à respiração do solo e da folhada. O gradiente nocturno pode utilizar-se (como para o invólucro «escuro») para avaliar a respiração total da comunidade. Tal como no método da curva diurna, a exactidão do método aerodinâmico depende da precisão das correcções que devem ser efectuadas para atender aos movimentos das massas de ar e à evolução do gás do solo que poderá conter  $\text{CO}_2$  que não seja produto do metabolismo durante o período da medição. O método aerodinâmico foi iniciado por Huber (1952) na Alemanha e posteriormente aperfeiçoado por Monteith (1960, 1962) na Inglaterra, Lemon (1960, 1967) nos Estados Unidos e Inoue (1958, 1965) no Japão. Até ao momento o método tem sido principalmente aplicado em culturas, pastagens e outras comunidades estruturalmente simples, porém Woodwell e Dykeman (1966) puderam avaliar a respiração de uma floresta completa medindo a acumulação de  $\text{CO}_2$  no gradiente vertical durante um período de inversão de temperatura que produziu um «isolamento» temporário, isto é, os movimentos de ar horizontal e vertical foram mínimos. H. T. Odum e Pigeon (1970) recorreram a um compromisso entre os sistemas fechado e aberto cercando uma pequena área de floresta com uma grande tenda aberta, em cima e em baixo, e equipada com um ventilador na parte inferior para produzir um movimento de ar no sentido ascendente através do copado. Em semelhante instalação o fluxo líquido de  $\text{CO}_2$  pode ser avaliado pela medição da concentração no topo e na base e da velocidade da corrente de ar.

O futuro sucesso dos métodos aerodinâmicos dependerá do aperfeiçoamento nas técnicas de detecção remota e de controlo contínuo (ver Capítulo 18), não apenas para o  $\text{CO}_2$  mas também relativamente ao vapor de água, ao movimento do ar, à transferência de calor e a outros factores que afectam o complexo processo da produção.

4. O MÉTODO DO pH. Nos ecossistemas aquáticos o pH da água é uma função do teor do dióxido de carbono dissolvido, o qual, por seu turno, diminui com a fotossíntese e aumenta com a respiração. Porém, para utilizar o pH como índice de produtividade o investigador tem de preparar primeiro uma curva de calibragem para a água no sistema particular a estudar, porque (1) o pH e o teor de  $\text{CO}_2$  não estão linearmente relacionados e (2) o grau de alteração do pH por unidade de alteração do  $\text{CO}_2$  depende da capacidade amortecedora da água (assim, por exemplo, uma unidade de  $\text{CO}_2$  removida pela fotossíntese produzirá um maior aumento de pH na água sem sais de uma corrente de montanha do que na água do mar bem tamponizada). Beyers *et al.*, 1963 e Beyers, 1964, facultam instruções detalhadas para a preparação de gráficos de calibragem. O método do pH tem sido particularmente útil no estudo de microssistemas de laboratório, como os que estão representados na Figura 2-7A, já que com um eléctrodo de pH e um registador se pode obter um registo contínuo da fotossíntese diurna líquida e da respiração nocturna (a partir dos quais é possível avaliar a produção bruta), sem remover

nada ou sem perturbar a comunidade de qualquer outra forma (ver McConnell, 1962; Beyers, 1963, 1965; Cooke, 1967 e Gorden *et al.*, 1969). Deste ponto de vista, o uso do método do pH em ecossistemas naturais tem algumas das mesmas vantagens e dificuldades que apresenta a aplicação do método aerodinâmico.

5. DESAPARECIMENTO DE MATÉRIAS-PRIMAS. Como a equação anteriormente apresentada o indica, a produtividade pode ser medida, não só pela velocidade de formação de materiais (alimentos, protoplasma, minerais) e medindo a troca gasosa, mas também pela velocidade do consumo de matérias-primas minerais. Contudo, num estudo de equilíbrio estável, a quantidade consumida pode ser compensada pela quantidade libertada ou pela que penetra no sistema, e não haverá forma de determinar o ritmo real de consumo pelos organismos. Ali onde constituintes como o azoto ou o fósforo não são fornecidos continuamente, mas sim, porventura, uma só vez por ano ou a intervalos de tempo, a taxa a que a sua concentração decresce proporciona uma medida muito boa da produtividade durante o período em questão. Este método tem sido utilizado em determinadas situações marinhas, nas quais o fósforo e o azoto se acumulam na água durante o Inverno e a velocidade do consumo pode ser medida durante o período de desenvolvimento do fitoplâncton na Primavera. Este método deve ser utilizado com precaução dado que forças inertes também podem causar o desaparecimento de materiais. O método do desaparecimento mede a *produção líquida de toda a comunidade*.

6. DETERMINAÇÕES DA PRODUTIVIDADE COM MATERIAIS RADIOACTIVOS. Como acontece com muitos outros domínios da ciência, a utilização em ecologia de traçadores radioactivos abre novas possibilidades na determinação da produtividade. Com uma certa quantidade de «material marcado», identificável pelas suas radiações, é possível seguir o ritmo de transferência, mesmo no sistema de estado constante atrás mencionado, com a vantagem adicional de um menor distúrbio do sistema.

Um dos métodos mais sensíveis e profusamente utilizados para medir a produção das plantas aquáticas processa-se em garrafas com carbono radioactivo ( $^{14}\text{C}$ ) adicionado em forma de carbonato. Depois de um curto período de tempo, o plâncton ou outras plantas são separadas da água por filtragem, secas, e colocadas num aparelho de contagem. Com cálculos apropriados e uma correcção que atenda à «absorção escura» (adsorção do  $^{14}\text{C}$  numa garrafa escura), pode determinar-se a quantidade de dióxido de carbono fixada na fotossíntese a partir das contagens radioactivas efectuadas. Quando Steeman-Nielsen (1952), o primeiro a desenvolver o método, efectuou uma série de medições nos mares tropicais do globo, encontrou cifras mais baixas do que as facultadas por muitos estudos anteriores baseados em alterações de oxigénio em água engarrafada (método das garrafas clara e escura). Ryther (1954a) e outros mostraram, desde então, que o método do carbono radioactivo mede a *produção líquida* e não a bruta, tal como o método do  $\text{O}_2$ , ou que mede pelo menos uma quantidade mais próxima da líquida

do que da bruta. A absorção do traçador radioactivo mede, aparentemente, aquele excesso de matéria orgânica que é armazenada sobre e para além das necessidades simultâneas relativas à respiração. As águas tropicais têm uma alta intensidade respiratória (recorde-se a análise anterior relativa à elevada respiração nas plantas cultivadas tropicais e nas comunidades tropicais em geral), o que se traduz numa produção líquida muito pequena e explica os baixos valores obtidos por Steeman-Nielsen. As estimativas da produtividade total dos oceanos, constantes do Quadro 3-7, baseiam-se no método do  $^{14}\text{C}$ . São facultadas instruções detalhadas para a utilização deste método por Strickland e Parsons (1968), tendo Thomas (1964) proporcionado uma avaliação crítica do método.

Quando ficou disponível o fósforo radioactivo, ou  $^{32}\text{P}$ , para utilização generalizada, pareceu ficar-se de posse de um instrumento promissor para a aplicação do método do «desaparecimento» a comunidades em estado estável. Embora se tenha aprendido muito sobre as taxas de renovação no ciclo do fósforo, como será descrito no Capítulo 4, o  $^{32}\text{P}$  não se revelou muito satisfatório na medição da produtividade a curto prazo, dado que o fósforo é facilmente «adsorvido» sob qualquer forma pelos sedimentos e pelos organismos sem ser imediatamente incorporado no protoplasma. Assim, embora o  $^{32}\text{P}$  adicionado num lago possa ser removido da água a uma taxa porventura proporcional à produtividade primária, tem sido difícil distinguir entre a assimilação biológica e a «apreensão» física. Contudo, a taxa da apreensão a curto prazo poderá revelar-se como um bom índice da produtividade potencial, uma vez que parece ser proporcional à área da superfície do ecossistema (ver E. P. Odum *et al.*, 1958).

Os traçadores radionuclidos distintos do  $^{14}\text{C}$  e do  $^{32}\text{P}$  oferecem muitas possibilidades que ainda estão por investigar. Como se indica no Capítulo 17, a bio-eliminação de uma diversidade de traçadores radionuclidos faculta um meio de medição da corrente de energia ao nível da população de consumidores (ver também E. P. Odum e Golley, 1963).

7. O MÉTODO DA CLOROFILA. As possibilidades de utilizar o teor de clorofila de comunidades naturais inteiras como uma medida da produtividade tem sido investigada activamente. À primeira vista, poderá parecer que a clorofila deveria ser uma melhor medida da existência permanente das plantas cultivadas do que da produtividade, porém, com uma calibração adequada, o teor em clorofila baseado na superfície de uma comunidade inteira pode facultar um índice da sua produtividade. Gessner efectuou, em 1949, a notável observação de que a clorofila, que na realidade se desenvolve numa base de «por metro quadrado», tende a ser semelhante em diversas comunidades, sugerindo assim fortemente que o teor do pigmento verde em comunidades completas é mais uniforme do que em plantas individuais ou partes de planta. Aqui está, manifestamente, outro exemplo notável da «homeostasia da comunidade», no qual o todo não é somente diferente das partes como também

não pode ser apenas por elas explicado. Em comunidades intactas, várias plantas novas e velhas, de luz e de sombra, estão realmente integradas e ajustadas, tão completamente quanto o permitem os factores limitantes locais, à energia solar entrada, a qual, como se compreende, incide sobre o ecossistema numa base de «por metro quadrado».

A Figura 3-5 mostra o montante de clorofila por metro quadrado a esperar em quatro tipos de ecossistemas que cobrem a gama das situações que se encontram na natureza. No diagrama, os pontos indicam a concentração relativa de clorofila por célula (ou por biomassa). A relação da clorofila total para a velocidade fotossintética é indicada pela *razão de assimilação*, ou taxa de produção por grama de clorofila, apresentada como gramas de O<sub>2</sub> por hora e por grama de clorofila na última linha de números colocados por baixo dos diagramas da Figura 3-5.

As plantas ou partes de planta adaptadas à sombra tendem a possuir uma concentração de clorofila mais alta do que as plantas ou partes de planta adaptadas à luz; esta propriedade permite-lhes apanhar e converter o maior número possível dos escassos fotões de luz. Consequentemente, a eficiência da utilização da luz é alta nos sistemas ensombrados, embora a produção fotossintética e a taxa de assimilação sejam baixas. As culturas de algas crescendo no laboratório sob luz fraca tornam-se adaptadas à sombra. A alta eficiência de tais sistemas de sombra tem sido algumas vezes erroneamente projectada para condições de plena luz solar pelos que estão entusiasmados com as possibilidades de alimentar a humanidade a partir de culturas maciças de algas; quando se aumenta a entrada de luz com o objectivo de obter uma boa produção, a eficiência decresce, tal como acontece em qualquer outro tipo de planta.

A clorofila atinge valores mais altos em comunidades estratificadas, como sejam as florestas, e é geralmente mais elevada na terra do que na água. Num dado sistema adaptado à luz a clorofila na zona autotrófica ajusta-se espontaneamente aos elementos nutritivos e a outros factores limitantes. Consequentemente, se a razão de assimilação e a luz disponível forem conhecidas, pode avaliar-se a produção bruta pelo processo relativamente simples de extrair pigmentos e de medir, depois disso, a concentração de clorofila com um espectrofotómetro. O método da clorofila foi utilizado pela primeira vez no estudo do mar e de outras grandes massas de água, onde a extracção de clorofila das amostras de água e a medição da radiação incidente são mais baratas e levam menos tempo em cotejo com os métodos do <sup>14</sup>C ou do O<sub>2</sub>. Por exemplo, Ryther e Yentsch (1957) verificaram que o fitoplâncton marinho tem à luz de saturação um ritmo de assimilação constante de 3,7 g de carbono assimilado por hora e por grama de clorofila. As intensidades de produção calculadas com base nesta razão e em medições de luz-clorofila foram muito semelhantes às obtidas pela utilização simultânea do método do oxigénio das garrafas claras e escuras. Recentemente, ecologistas japoneses fizeram uma extensa

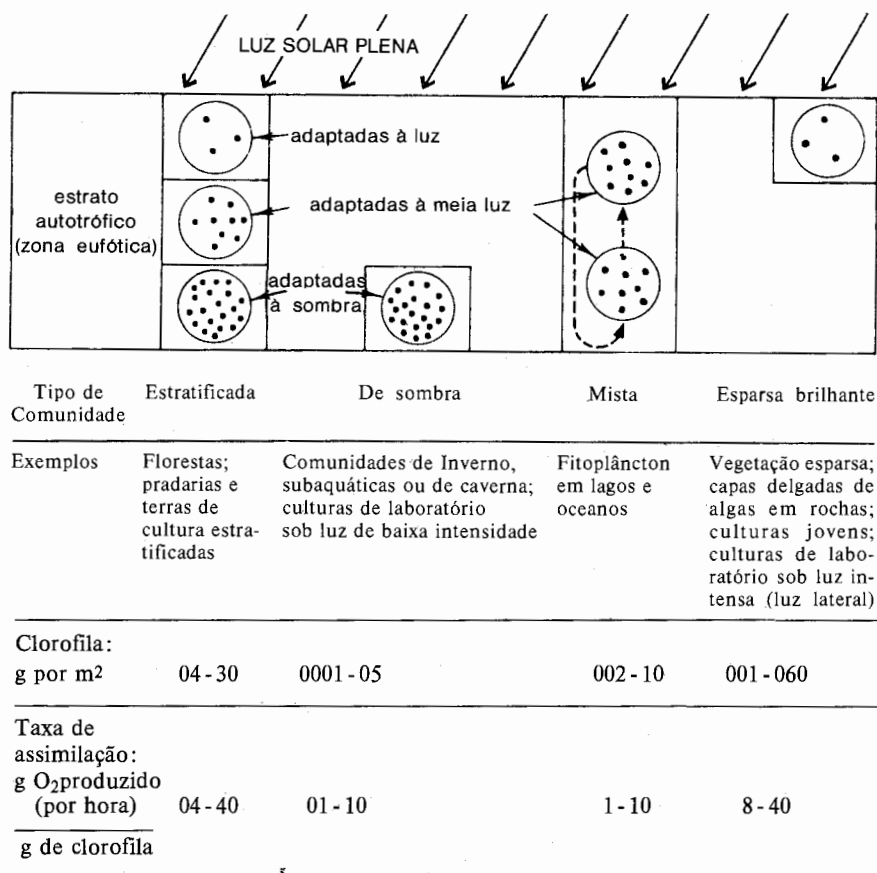


Figura 3-5. A quantidade de clorofila a ser esperada num metro quadrado de quatro tipos de comunidades. A relação existente entre a clorofila baseada na superfície e a taxa fotossintética é também indicada pela razão entre a clorofila e a produção de oxigênio. (De E. P. Odum, 1963, segundo H. T. Odum, McConnell e Abbott, 1958.)

investigação em comunidades terrestres sobre as relações entre a clorofila, baseada na área, e a produção de matéria seca (ver Aruga e Monsi, 1963). A clorofila como um índice da função da comunidade está analisada em profundidade por H. T. Odum, McConnell e Abbott (1958).

Tem especial interesse a possibilidade, agora em estudo, de que a razão entre carotenóides amarelos e a clorofila verde possa servir como um índice útil da proporção entre os metabolismos heterotrófico e autotrófico na comunidade considerada no seu conjunto. Quando na comunidade a fotossíntese excede a respiração, a clorofila predomina, ao passo que os carotenóides tendem a aumentar quando a respiração da comunidade aumenta. Isto observa-se facilmente quando de avião se contempla uma paisagem; as culturas ou as florestas novas em rápido crescimento aparecem com uma cor verde brilhante, em contraste com a cor

verde-amarelada das florestas mais velhas ou das culturas em fase de maturação. Margalef (1961, 1967) verificou que a razão da densidade óptica de extractos de acetona de pigmentos, a comprimentos de onda de 430 m $\mu$  até 650 m $\mu$ , proporciona um índice «amarelo-verde» simples que está inversamente correlacionado com a razão P/R em culturas e em comunidades de plâncton. Assim, a razão amarelo-verde é em geral baixa (valores entre 1 e 2, por exemplo) em culturas novas, ou durante a «floração» primaveril nas águas naturais quando a respiração é baixa, e alta (talvez de 3 a 5) nas culturas em vias de maturação ou nas condições de fins de Verão em comunidades de plâncton quando a respiração é relativamente alta.

Os aperfeiçoamentos na fotografia multiespectral e noutras técnicas de detecção remota a partir de aviões e satélites abrem possibilidades excelentes para a utilização da cor da vegetação como índice do seu metabolismo. Não passarão provavelmente muitos anos sem que a razão produção/consumo e o seu efeito no balanço vital O<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub> possam ser monitorizados em extensas áreas da superfície terrestre. Contudo, a quantificação feita de cima depende de uma calibragem cuidada, por sua vez dependente do aperfeiçoamento das medições do pigmento e da produtividade realizadas em baixo no solo (isto é, «verdade de campo», ver Capítulo 18).

#### 4. CADEIAS ALIMENTARES, TEIAS ALIMENTARES E NÍVEIS TRÓFICOS

##### Enunciado

A transferência da energia alimentar, desde a fonte nas plantas, através de uma série de organismos com a repetição dos fenómenos de comer e ser comido, é designada por *cadeia alimentar*. A cada transferência uma larga proporção, de 80 a 90 por cento, da energia é perdida em forma de calor. Portanto, o número de passos ou «elos» numa sequência é limitado, usualmente a quatro ou cinco. Quanto mais curta for a cadeia (ou quanto mais perto o organismo estiver do seu início) maior será a energia disponível. As cadeias alimentares são de dois tipos básicos: a *cadeia alimentar de pastoreio*, que, partindo de uma planta verde base, passa pelos herbívoros de pastoreio (isto é, organismos que comem plantas vivas) e continua pelos carnívoros (isto é, comedores de animais); e a *cadeia alimentar de detritos*, que vai da matéria orgânica morta, passa para os microrganismos e depois para os organismos que se alimentam de detritos (detritívoros) e seus predadores. As cadeias alimentares não são sequências isoladas, mas encontram-se interligadas entre si. Este padrão entrelaçado é com frequência designado por *teia alimentar*. Em comunidades naturais complexas os organismos cujo alimento é obtido das plantas pelo mesmo número de passos dizem-se pertencentes ao mesmo *nível trófico*.

Assim, as plantas verdes (o nível produtor) ocupam o primeiro nível trófico, os comedores de plantas, o segundo nível (o nível dos consumidores primários), os carnívoros que comem os herbívoros, o terceiro nível (o nível dos consumidores secundários), e os carnívoros secundários o quarto nível (o nível dos consumidores terciários). Deverá destacar-se que *esta classificação trófica é uma classificação de função e não de espécies como tais*; a população de uma dada espécie pode ocupar um ou mais do que um nível trófico de acordo com a fonte de energia realmente assimilada. A *corrente de energia* através de um nível trófico é igual à assimilação total (A) a esse nível, a qual, por seu turno, iguala a produção (P) da biomassa mais a respiração (R).

### Explicação

As cadeias alimentares são mais ou menos conhecidas de toda a gente, pelo menos de uma forma vaga, uma vez que o próprio homem ocupa um lugar no fim ou perto do final da cadeia dos produtos alimentares. Por exemplo, o homem pode comer o peixe grande que come o peixe pequeno que come o zooplâncton que come o fitoplâncton que fixa a energia solar; ou pode comer a rês que come a erva que fixa a energia da luz; ou pode utilizar uma cadeia alimentar muito mais curta, comendo os grãos que fixam a energia solar; ou, como normalmente acontece, o homem pode ocupar uma posição trófica intermédia entre os consumidores primários e secundários quando a sua alimentação se compõe de misturas de produtos vegetais e animais. Contudo, o leigo geralmente não se dá conta de que em cada transferência de alimentos se perde energia potencial e que, como ficou exposto em anteriores secções, somente uma porção muito pequena de energia solar disponível foi fixada pela planta em primeiro lugar. Por conseguinte, o número de consumidores, como por exemplo as pessoas, que podem ser sustentadas por uma determinada produção primária, depende em larga medida da extensão da cadeia alimentar; cada elo desta reduz a energia disponível em cerca de uma ordem de grandeza (ordem de 10), significando isto que menos pessoas podem ser sustentadas, caso façam parte da dieta grandes quantidades de carne. Ou, colocando o caso de uma forma mais realista, a carne desaparecerá da dieta humana, ou será muito reduzida, se o homem não tomar a opção de controlar o crescimento da sua própria população.

Os princípios das cadeias alimentares e a intervenção das duas leis da termodinâmica podem ser clarificadas por intermédio de diagramas de corrente como se ilustra nas Figuras 3-6, 3-7 e 3-8. Nestes diagramas, as «caixas» representam níveis tróficos e os «tubos» descrevem a corrente de energia que entra em cada nível e dele sai. As entradas de energia equilibram as saídas como determina a pri-



meira lei da termodinâmica, e cada transferência de energia é acompanhada pela dispersão de energia em forma de calor não disponível (isto é, respiração) de acordo com a segunda lei.

A Figura 3-6 constitui um modelo muito simplificado de corrente de energia de três níveis tróficos. Este diagrama introduz notações padronizadas para diferentes correntes, que serão descritas com maior detalhe mais adiante nesta seção, e ilus-

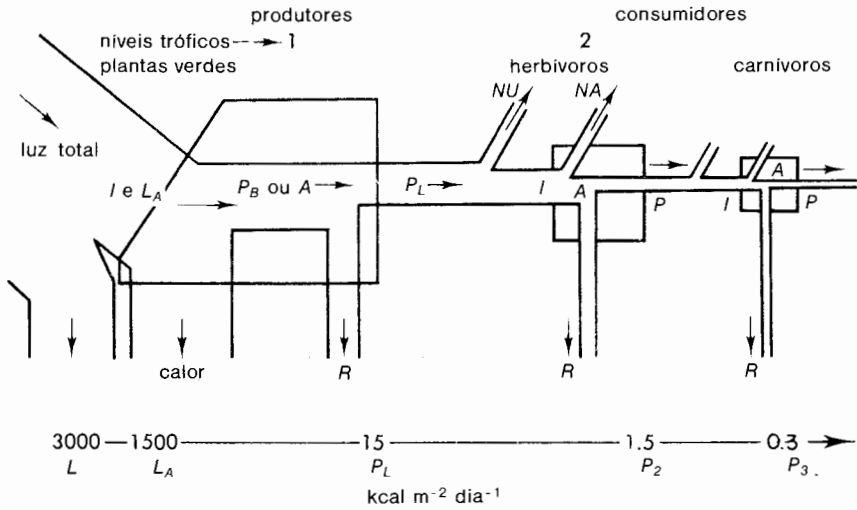


Figura 3-6. Um diagrama simplificado de corrente de energia descrevendo três níveis tróficos (caixas numeradas 1, 2, 3) numa cadeia alimentar linear. As notações padrão para as sucessivas correntes de energia são as seguintes:  $I$  = entrada total de energia;  $L_A$  = luz absorvida pelo coberto vegetal;  $P_B$  = produção primária bruta;  $A$  = assimilação total;  $P_L$  = produção primária líquida;  $P$  = produção secundária (consumidor);  $NU$  = energia não utilizada (armazenada ou exportada);  $NA$  = energia não assimilada pelos consumidores (excretada);  $R$  = respiração. A linha na parte inferior do diagrama ilustra a ordem de grandeza das perdas de energia esperadas nos principais pontos de transferência, começando com uma entrada solar de 3000 kcal por metro quadrado e por dia. (Segundo E. P. Odum, 1963.)

tra como a corrente de energia é fortemente reduzida a cada nível sucessivo, independentemente de se considerar a corrente total ( $I$  e  $A$ ) ou as componentes  $P$  e  $R$ . São igualmente ilustrados o «duplo metabolismo» dos produtores (isto é, as produções bruta e líquida) e os cerca de 50 por cento de absorção; 1 por cento da conversão da luz no primeiro nível trófico, como se viu na seção anterior (comparar com o Quadro 3-3, página 67). A produtividade secundária ( $P_2$  e  $P_3$  no diagrama) tende a ser cerca de 10 por cento em níveis tróficos consumidores sucessivos, embora a eficiência possa ser mais elevada, digamos 20 por cento, ao nível dos carnívoros, como naquela figura se ilustra.

A Figura 3-7 representa um dos primeiros modelos de corrente de energia publicados na forma preconizada por H. T. Odum em 1956. Neste modelo figu-

ra-se um limite da comunidade e, em adição às correntes de luz e de calor, também são incluídos a importação, a exportação e o armazenamento de matéria orgânica. Os organismos decompositores estão colocados em caixas separadas como uma maneira de separar parcialmente as cadeias alimentares de pastoreio e de detritos. Tal como foi salientado no Capítulo 2, os «decompositores» são realmente um grupo misto em termos de níveis de energia. Para fins de modelação, podem utilizar-se para marcar limites à volta dos ecossistemas aspectos naturais salientes, como a margem de um lago ou a bordadura de uma floresta, ou limites puramente arbitrários, como um caminho em redor de um quilómetro quadrado de terra arável, ou pode fixar-se uma unidade administrativa como um município, caso seja conveniente, para a obtenção dos dados necessários. Sempre que as importações e as exportações forem consideradas, a energética de qualquer área pode ser descrita em termos de um modelo de corrente de energia. Claro que quanto menor for a área maior será a importância das trocas com as áreas envolventes.

Na Figura 3-8 as cadeias alimentares de pastoreio e de detritos estão estritamente separadas num diagrama de correntes de energia em forma de Y ou de dois canais, constituindo um modelo de trabalho mais prático do que o modelo de um só canal, dado que (1) está conforme com a estrutura estratificada básica dos ecossistemas (ver página 11), (2) o consumo directo de plantas vivas e a utilização da matéria orgânica morta são usualmente separados, tanto no tempo como no espaço, e (3) os macroconsumidores (animais fagotróficos) e os microconsumidores (bactérias e fungos saprotróficos) diferem grandemente nas relações entre tamanho e metabolismo e nas técnicas necessárias para o seu estudo (ver página 13). A Figura 3-8 também põe em contraste as relações entre biomassa e corrente de energia no mar e na floresta, como foi analisado no Capítulo 2. Na comunidade marinha a corrente de energia apresenta-se maior através da cadeia alimentar de pastoreio do que pela via dos detritos. Uma tal diferença não é necessariamente inerente aos sistemas aquáticos e terrestres. Numa pastagem ou numa pradaria fortemente pastoreada, 50 por cento ou mais da produção líquida pode passar pela via do pastoreio, ao passo que há muitos sistemas aquáticos, especialmente os de água pouco profunda, que, como as florestas maduras, funcionam em grande parte como sistemas de detritos. Uma vez que nem todo o alimento comido pelos animais que pastam é na realidade assimilado, parte dele (o material não digerido das fezes, por exemplo) é desviado para a via de detritos; assim, o impacto dos animais de pastoreio sobre a comunidade depende tanto da velocidade da remoção do material vegetal vivo como da quantidade de energia contida no alimento que é assimilada. O zooplâncton marinho normalmente «pasta» mais fitoplâncton do que aquele que pode assimilar, sendo o excedente excretado para a cadeia alimentar de detritos (ver Cushing, 1964). Como já foi discutido na secção sobre a produtividade primária, a remoção directa de mais de 30 a 50 por cento do crescimento anual das plantas pelos animais

terrestres de pastoreio ou pelo homem pode reduzir a capacidade do sistema para resistir a futuras pressões.

Fica-se impressionado com a quantidade de mecanismos da natureza que controlam ou reduzem o pastoreio, tal como se não fica impressionado com a passada capacidade do homem para controlar os seus próprios animais de pastoreio, dado que se está tornando cada vez mais evidente que o sobrepastoreio contribuiu para o declínio de passadas civilizações. Como se compreende, é preciso ser cuidadoso nesta matéria com a escolha das palavras. Por definição o «sobrepastoreio» é prejudicial, embora aquilo que constitui sobrepastoreio em diferentes tipos de ecossistemas apenas esteja agora a ser definido em termos energéticos bem como em termos económicos a longo prazo. O «modelo de pastagem pastoreada» apresentado no Quadro 15-2 da página 668 baseia-se em estudos a longo prazo na região das Great Plains e constitui um exemplo do tipo de modelo que é preciso ser posto em prática. O «subpastoreio» também pode ser prejudicial. Na ausência completa de consumo directo de plantas

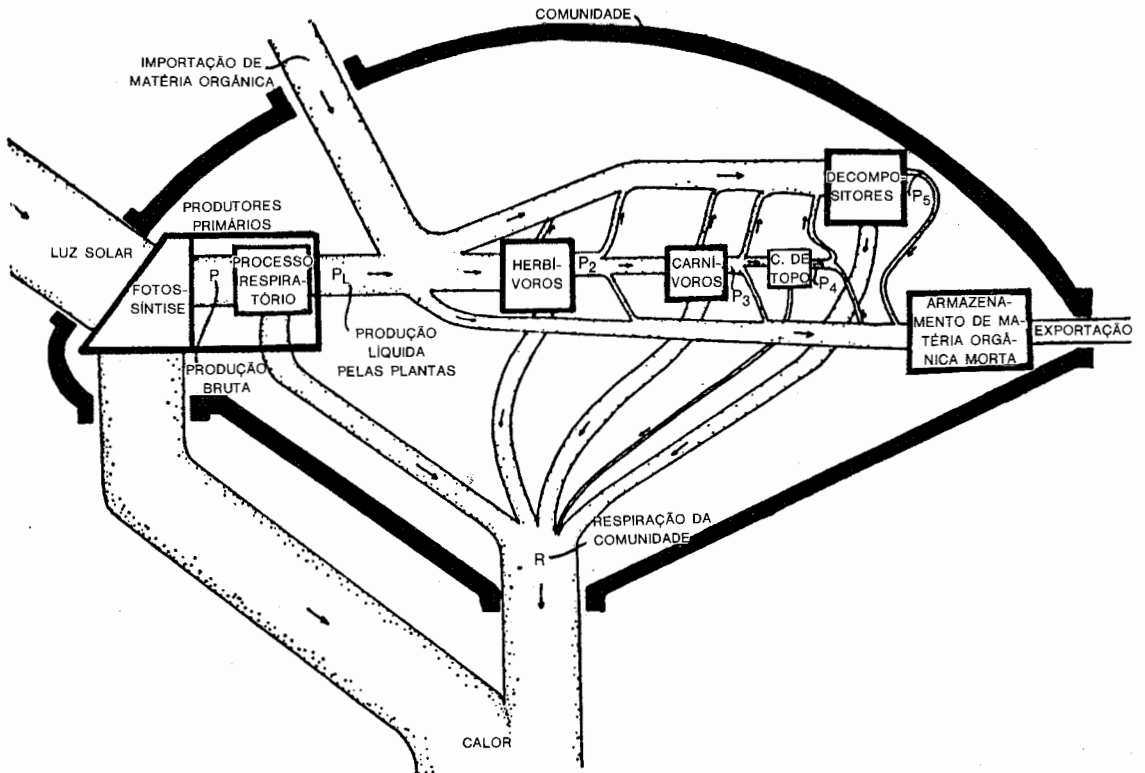


Figura 3-7. Diagrama de corrente de energia de uma comunidade com uma grande importação de matéria orgânica e uma exportação mais pequena, ilustrando a fixação e a transferência sucessivas pelos componentes e as grandes perdas respiratórias em cada transferência. P = produção primária bruta,  $P_L$  = produção primária líquida, e  $P_2$ ,  $P_3$ ,  $P_4$  e  $P_5$  = produção secundária aos níveis indicados. (Reproduzido de H. T. Odum, 1956.)

vivas, o detrito pode acumular-se a uma taxa maior do que aquela a que os microrganismos o podem decompor, retardando deste modo a reciclagem dos minerais e porventura tornando o sistema vulnerável a fogos destrutivos.

Nesta altura será indicado examinar em detalhe a componente básica de um modelo de corrente de energia. A Figura 3-9 apresenta aquilo que poderá designar-se por modelo «universal», isto é, um modelo aplicável a qualquer componente vivo, quer se trate de planta, animal, microrganismo, população ou grupo trófico individual. Reunidos, estes modelos gráficos podem representar cadeias alimentares, como já se ilustrou, ou mesmo a bioenergética de um ecossistema inteiro. Na Figura 3-9, a caixa sombreada referenciada por «B» representa a estrutura viva ou «biomassa» da componente. Embora a biomassa seja usualmente medida como um tipo de peso (peso vivo [húmido], peso seco, ou peso livre de cinzas) é conveniente exprimir a biomassa em termos de calorias, de forma a que possam ser estabelecidas relações entre as taxas da corrente de energia e a biomassa instantânea ou média do estado permanente. A entrada ou absorção total de energia é indicada na Figura 3-9 por «I». Para os autotróficos estritos tal energia é a luz e para os heterotróficos estritos é o alimento orgânico. Como já ficou analisado no Capítulo 2, algumas espécies de algas e de bactérias podem utilizar ambas as fontes de energia e muitas podem necessitar de ambas em certas proporções. Uma situação semelhante ocorre com animais invertebrados e líquenes, que contêm algas mutualistas. Em tais casos, a corrente de entrada no diagrama de corrente de energia pode, conseqüentemente, ser subdividida para mostrar as diferentes fontes de energia, ou a biomassa pode ser subdividida em caixas separadas, caso se pretenda manter na mesma caixa tudo o que respeita ao mesmo nível de energia (isto é, ao mesmo nível trófico).

Uma tal flexibilidade na utilização poderá parecer confusa ao principiante. É importante salientar novamente que o *conceito de nível trófico não tem como primeiro objectivo classificar as espécies em categorias*. A energia flui através da comunidade de um modo gradual de acordo com a segunda lei da termodinâmica, embora uma dada população ou espécie possa estar (e está com frequência) envolvida em mais do que um passo ou nível trófico. Portanto, o modelo universal de corrente de energia ilustrado na Figura 3-9 pode ser usado de duas maneiras. O modelo pode representar a população de uma espécie, caso em que as entradas apropriadas de energia e as uniões com outras espécies deveriam ser apresentadas por um diagrama convencional de teia alimentar orientado segundo a espécie (ver Figura 3-10); ou o modelo pode representar um dado nível de energia, caso em que a biomassa e os canais de energia representam total ou parcialmente as muitas populações suportadas pela mesma fonte de energia. Por exemplo, as raposas obtêm usualmente parte do seu alimento comendo plantas (frutos, etc.) e parte comendo animais herbívoros (coelhos, ratos de campo, etc.). Poderá utilizar-se um diagrama de uma só caixa para representar toda a população de raposas caso o objectivo seja destacar a energética no interior da população. Por outro lado,

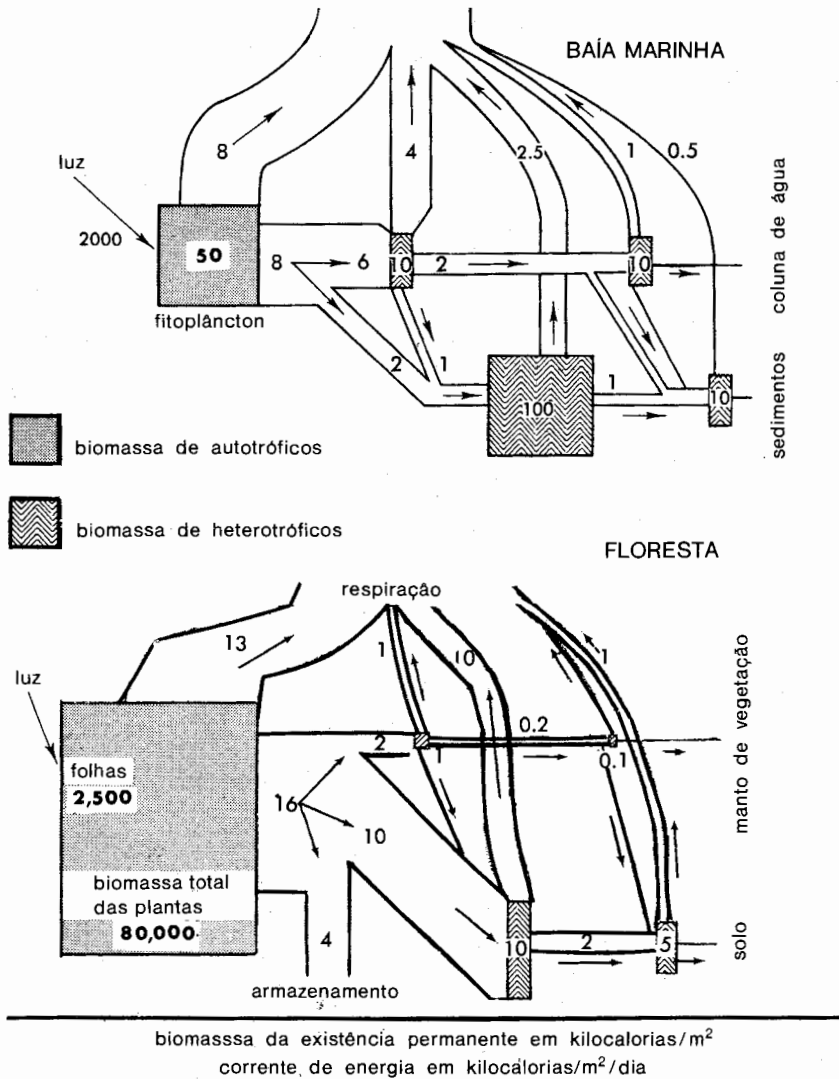


Figura 3-8. Diagrama de corrente de energia em forma de Y ou de 2 canais que separa uma cadeia alimentar de pastoreio (coluna de água ou manto de vegetação) de uma cadeia alimentar de detritos (sedimentos e no solo). As estimativas das existências permanentes (caixas sombreadas) e das correntes de energia comparam um ecossistema marinho costeiro hipotético (diagrama superior) com uma floresta hipotética (diagrama inferior). (Segundo E. P. Odum, 1963, com modificações.)

poderão ser utilizadas duas ou mais caixas (tal como se encontra ilustrado na parte direita inferior da Figura 3-9), caso se deseje repartir o metabolismo da população de raposas por dois níveis tróficos, de acordo com a proporção de alimento vegetal e animal consumido. Desta forma pode colocar-se a população de raposas no esquema geral da corrente de energia no seio da comunidade. Quando se modela uma comu-

nidade inteira não se podem misturar estas duas utilizações, a menos que todas as espécies pertençam a níveis tróficos singulares (isto é, um ecossistema erva-rês-homem altamente simplificado).

As considerações anteriores respeitam ao problema da fonte da entrada de energia. Nem toda a entrada proporcionada à biomassa é transformada; parte dela pode simplesmente passar através da estrutura biológica, tal como ocorre quando o alimento é evacuado do tubo digestivo sem ter sido metabolizado, ou quando a luz passa através da vegetação sem ter sido fixada. Este componente de energia é indicada por «NU» («não utilizado»). Aquela porção que é utilizada ou assimilada é indicada no diagrama por «A». A razão entre estes dois componentes, isto é, a eficiência da assimilação, varia grandemente. Pode ser muito baixa, como acontece na fixação da luz pelas plantas ou na assimilação de alimentos dos animais que se nutrem de detritos, ou muito alta, como no caso de animais ou de bactérias que se nutrem de alimentos de alta energia como sejam açúcares e aminoácidos. Mais adiante voltar-se-á a tratar das eficiências.

Nos autotróficos a energia assimilada «A» é, como se compreende, «produção bruta» ou «fotossíntese bruta». Historicamente, o termo «produção bruta» tem sido utilizado por alguns autores para o componente análogo nos heterotróficos, porém, como já foi salientado (ver página 65) o componente «A» nos heterotróficos representa alimento já «produzido» algures. Portanto, o termo «produção bruta» deverá limitar-se à produção primária ou autotrófica. Nos animais superiores o termo «energia metabolizada» é com frequência utilizado para designar o componente «A» (ver Kleiber e Dougherty, 1934; Kendeigh, 1949).

Um aspecto chave do modelo consiste na divisão da energia assimilada nos componentes «P» e «R». A parte da energia fixada («A») que é queimada e perdida sob a forma de calor é designada por respiração («R»), e aquela que é transformada em matéria orgânica nova ou distinta designa-se por produção («P»). Esta é nas plantas «produção líquida» e nos animais «produção secundária». É importante destacar que o componente «P» é energia disponível para o nível trófico seguinte, em oposição ao componente «NU» que ainda fica disponível para o mesmo nível trófico.

A razão entre «P» e «R» e entre «B» e «R» varia grandemente e tem um grande significado ecológico, do ponto de vista termodinâmico, como foi explicado na Secção 1 deste capítulo e também no Capítulo 2 (por exemplo, páginas 27 e 36). Em geral, a proporção da energia que vai para a respiração, isto é para a manutenção, é grande nas populações de organismos grandes, tais como o homem e as árvores, e nas comunidades maduras (isto é, «clímax»). Como já foi assinalado, «R» sobe quando o sistema entra em tensão. Inversamente, o componente «P» é relativamente grande nas populações activas de organismos pequenos, como sejam bactérias e algas, bem como nos estados novos ou de «floração» da sucessão ecológica e nos sistemas que beneficiam de subsídios de energia. A importância das razões P/R na produção de alimento para o homem foi mencionada na Secção 3 deste capítulo e voltará a sê-lo no Capítulo 9.

A produção pode tomar um certo número de formas. Apresentam-se três subdivisões na Figura 3-9. «G» refere-se ao crescimento ou às adições de biomassa. «E» refere-se à matéria orgânica assimilada que é excretada ou secretada (por ex., açúcares simples, aminoácidos, ureia, mucos, etc.). Esta «perda» de matéria orgânica, com frequência em forma dissolvida ou gasosa, pode ser apreciável embora seja frequentemente ignorada, dado ser de difícil medição. Finalmente, «S» refere-se ao «armazenamento», como na acumulação de gordura, susceptível de ser reassimilada posteriormente em qualquer momento. A corrente «S» inversa, ilustrada na Figura 3-9,

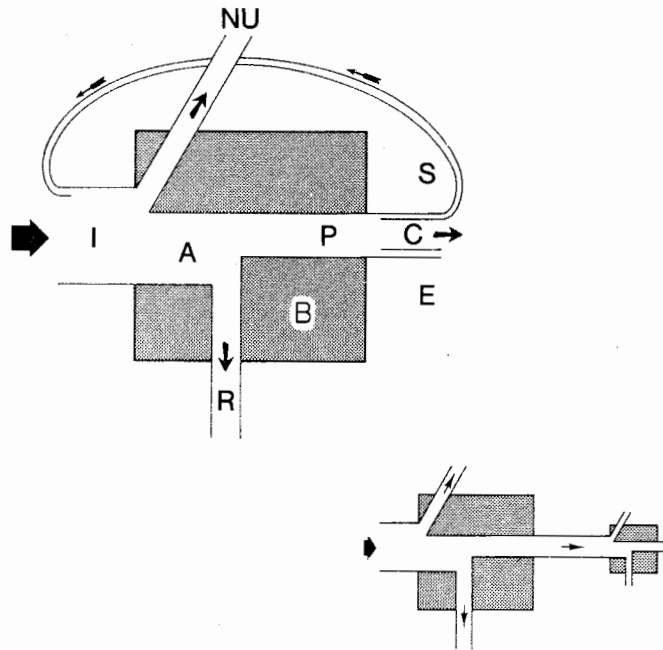


Figura 3-9. Componentes para um modelo «universal» de corrente de energia ecológica. I = entrada ou energia ingerida; NU = não utilizada; A = energia assimilada; P = produção; R = respiração; B = biomassa; C = crescimento; S = energia armazenada; E = energia excretada. Ver texto para efeitos de explicação. (Segundo E. P. Odum, 1968.)

pode também ser considerada como uma «curva de trabalho», uma vez que representa aquela porção da produção que é necessária para assegurar um futuro aparecimento de nova energia (por exemplo, energia de reserva utilizada por um predador em busca da presa). Como já foi assinalado, a selecção artificial para a domesticação de plantas e animais traduz-se com frequência na remoção da curva de trabalho «autoprotectora», com o resultado de ser o próprio homem que terá de proporcionar uma entrada de energia exterior para a manutenção.

A Figura 3-9 apresenta apenas algumas das subdivisões úteis em ecologia do esquema básico da corrente de energia. Na prática, fica-se com frequência embaraçado com as dificuldades de medição, especialmente em situações de campo. Um dos objectivos básicos do modelo é, certamente, o de definir os componentes que se pretendem medir com o propósito de estimular a investigação sobre a metodologia. Ainda que se não esteja em condições de representar graficamente todas as correntes, as medições das entradas e das saídas brutas podem ser, só por si, reveladoras. Dado que em última instância a energia é o factor limitador, as quantidades disponíveis e efectivamente utilizadas devem ser conhecidas caso se queira avaliar da importância de outros factores potencialmente limitativos ou reguladores. Muitas das controvérsias acerca da limitação quanto a alimento, estado do tempo, competição e controlo biológico poderiam ser resolvidas caso se dispusesse de dados precisos sobre a utilização da energia pelas populações em questão.

Os modelos gráficos de «caixas e tubos» podem ser transformados facilmente em *modelos de compartimento*, nos quais a corrente de energia entre compartimentos é expressa como coeficientes de transferência, ou em *modelos de circuito*, nos quais cada estrutura e função é indicada por um módulo simbólico ligado por uma rede de circuitos de energia. Esses modelos prestam-se especialmente ao tratamento digital ou analógico em computador. Serão apresentados posteriormente neste capítulo e novamente no Capítulo 10 exemplos, quer de modelos de compartimento, quer de modelos de circuito.

## Exemplos

Muita gente apresenta o ártico como sendo uma região improdutiva sem interesse ou valor para o homem. Independentemente do resultado dos esforços actuais do homem para utilizar o ártico, esta vasta região tem um interesse muito grande, até pela simples razão de ter uma ecologia simplificada. Pelo facto da temperatura exercer efeito limitador muito forte, apenas um número relativamente pequeno de tipos de organismos se foram adaptando com sucesso às condições do extremo norte. Assim, toda a parte viva do ecossistema está construída à volta de um número relativamente pequeno de espécies. Os estudos realizados no ártico ajudam a compreender situações mais complicadas existentes noutras partes, uma vez que as relações básicas, como as cadeias alimentares, as teias alimentares e os níveis tróficos, ali se encontram simplificados e são fáceis de compreender. Charles Elton deu-se, precocemente, conta disso e passou muito tempo nos anos vinte e trinta a estudar a ecologia das terras do ártico, com o resultado de ter sido um dos primeiros a clarificar os princípios e conceitos atrás referidos. Consequentemente, deve-se olhar para o ártico ao apresentar os primeiros exemplos de cadeias alimentares.

A região compreendida entre o limite das árvores e o gelo perpétuo é geralmente



conhecida por tundra. Um dos grupos importantes de plantas da tundra é o dos líquenes das renas (ou «musgo»), *Cladonia*, que representa uma associação entre algas e fungos, sendo as primeiras, claro está, os produtores (ver Figura 7-39). Estas plantas, juntamente com as ervas, os juncos e os salgueiros anões, formam a dieta do caribu da tundra da América do Norte e do seu paralelo ecológico, a rena da tundra do Velho Mundo. Estes animais são por sua vez presas dos lobos e do homem. As plantas da tundra são igualmente comidas pelos lemingues — peludos ratos campestres de cauda curta e com aspecto de urso — e pelo lagópode branco. Durante o prolongado Inverno, tal como durante o curto Verão, a raposa branca do ártico e o bufo-nival podem ter que depender, em grande parte, dos lemingues e demais roedores que lhe estão aparentados. Em cada um destes casos a cadeia alimentar é relativamente curta e qualquer mudança numérica radical em qualquer dos três níveis tróficos tem repercussões violentas nos outros níveis, dado ser com frequência muito reduzida a escolha alternativa de alimento. Como se verá mais adiante, pode ser esta uma causa, pelo menos, das violentas flutuações que experimentam, quanto a número, alguns grupos de organismos árticos, passando por toda a escala, desde a superabundância até à quase extinção. É por certo interessante observar, de passagem, que o mesmo aconteceu com frequência às civilizações humanas primitivas que dependiam de um ou de relativamente poucos bens alimentares locais (recorde-se a crise irlandesa da batata). No Alasca, o homem provocou inadvertidamente graves oscilações ao introduzir a rena doméstica da Lapónia. Ao contrário do caribu nativo, a rena não migra. Na Lapónia, as renas são conduzidas em manadas de um lugar para outro para evitar o sobrepastoreio, porém, o agrupamento para pastoreio não faz parte dos costumes dos índios do Alasca e dos esquimós (uma vez que o caribu o fazia por si). Como consequência, as renas submeteram muitas áreas a sobrepastoreio, reduzindo ao mesmo tempo a capacidade de sustentação para o caribu. Isto constitui um bom exemplo dos casos em que apenas se introduziu uma parte do «sistema» adoptado. Haverá muitas oportunidades de observar que os animais introduzidos se convertem, frequentemente, em pestes sérias quando os seus mecanismos de controlo naturais ou produzidos pelo homem não são simultaneamente introduzidos na mesma área.

Durante o breve Verão ártico, emergem insectos e as aves migratórias podem abundar localmente. As cadeias alimentares tornam-se mais extensas e desenvolvem-se teias alimentares definidas, como as de regiões mais meridionais. Summerhayes e Elton (1923) descrevem a interessante situação da ilha de Spitsbergen onde não há lemingues. Aqui as raposas, que no Verão estão em condições de se alimentar de aves, insectos ou plantas, vêm-se obrigadas a passar fora o Inverno sobre o gelo, alimentando-se dos restos de focas mortas pelos ursos polares e dos seus excrementos.

As raposas convertem-se, deste modo, em parte da teia alimentar do mar, que nas regiões árticas pode ser mais produtivo que a parte terrestre.

Na Figura 3-10 apresenta-se uma teia alimentar que foi gizada para pequenos organismos da comunidade de um rio. Este diagrama ilustra não só o carácter entrelaçado das cadeias alimentares e três níveis tróficos, mas destaca também que alguns organismos ocupam uma posição intermédia entre os referidos níveis. Assim, o tricóptero do género *Hydropsyche* alimenta-se tanto de material vegetal como animal e encontra-se, portanto, numa situação intermédia entre os níveis consumidores primário e secundário.

Uma lagoa de herdade ordenada para a pesca desportiva — constituíram-se milhares nos E.U.A. — proporciona um excelente exemplo de cadeias alimentares em condições bastante simplificadas. Dado que o objectivo de uma lagoa de pesca consiste em proporcionar o maior número possível de peixes de espécie e tamanho determinados, os métodos de ordenamento são projectados para canalizar a maior parte possível da energia disponível para o produto final. Isto consegue-se reduzindo o número de cadeias alimentares mediante restrição dos produtores a um só grupo, o das algas flutuantes ou fitoplâncton (impedindo-se o desenvolvimento de outras

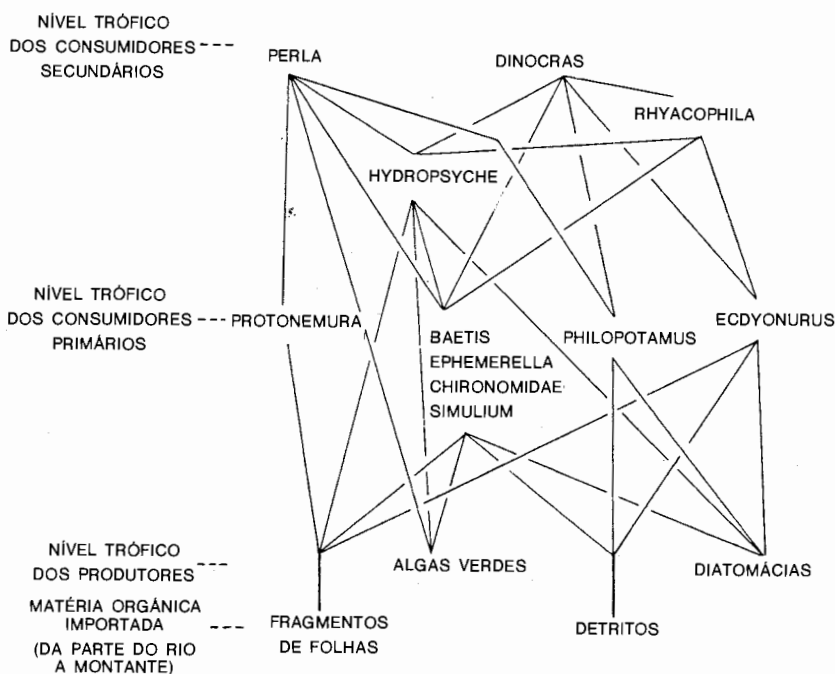


Figura 3-10. Uma fracção de uma teia alimentar num pequeno curso de água em South Wales. O diagrama ilustra: (1) o entrosamento de cadeias alimentares formando a teia alimentar, (2) três níveis tróficos, (3) o facto de certos organismos, como por exemplo a *Hydropsyche*, poderem ocupar uma posição intermédia entre níveis tróficos principais, e (4) um sistema «aberto» em que parte do alimento básico é «importado» de fora do rio. (Adaptado de Jones, 1949.)

plantas verdes como as aquáticas enraizadas e as algas filamentosas). A Figura 3-11 é um modelo de compartimento de uma lagoa de pesca desportiva em que as transferências em cada elo da cadeia alimentar estão quantificadas em termos de kcal por m<sup>2</sup> e por ano. Neste modelo só se apresentam as entradas sucessivas de energia ingerida em função do tempo,  $i(t)$ ; não se ilustram as perdas durante a respiração e a assimilação. Como pode ver-se, o fitoplâncton serve de alimento na coluna de água aos crustáceos do zooplâncton, e os detritos do plâncton são apreendidos por certos invertebrados bentónicos, especialmente por quironomídeos que constituem o alimento preferido da perca; estes peixes servem depois de alimento ao achigã. O equilíbrio entre os dois últimos grupos da cadeia alimentar (isto é, a perca e o achigã) é muito importante no que se refere à captura feita pelo homem. Assim, uma lagoa que quanto a peixes apenas tenha a perca poderá realmente produzir um maior peso total ou biomassa de peixe do que outra que tenha ambas as espécies, porém, as percas seriam na sua maior parte de pequenas dimensões em virtude da elevada taxa de reprodução e da competição pelo alimento disponível. A pesca com cana e linha não tardaria a dar um resultado modesto. Uma vez que o homem pretende peixe com boas dimensões, e não do tamanho de «sardinhas», é necessário o predador final, caso se pretenda uma lagoa para pesca desportiva (ver página 663).

As lagoas para peixes são lugares apropriados para demonstrar como a produtividade secundária está relacionada com (1) o comprimento da cadeia alimentar, (2) a produtividade primária e (3) a natureza e a extensão dos abastecimentos de energia vindos do exterior do sistema lagoa. Como se ilustra no Quadro 3-11, os lagos grandes e o mar produzem menos peixe, por acre ou m<sup>2</sup>, do que as lagoas pequenas fertilizadas e intensivamente administradas, não apenas porque a produtividade primária é menor e as cadeias alimentares mais longas, mas também porque nas grandes extensões de água o homem apenas captura uma parte da população consumidora. De forma análoga, as produções são várias vezes maiores quando se criam herbívoros, como a carpa, do que quando se capturam carnívoros, como o achigã; este último requer, naturalmente, uma cadeia alimentar mais longa. As elevadas produções constantes da Secção IV do Quadro 3-11 obtêm-se adicionando ao ecossistema alimento vindo do exterior, isto é, produtos vegetais ou animais que representam energia fixada algures noutra parte. Na realidade, tais produções não deveriam ser expressas numa base de área, a menos que se ajuste a área por forma a incluir o local onde foi obtido o suplemento de alimento. Muitas pessoas interpretam erradamente as elevadas produções no Oriente, pensando que poderiam ser comparadas directamente com as produções de peixe nas lagoas dos E.U.A. onde, geralmente, não se proporciona alimento vindo do exterior. Como seria de esperar, a piscicultura depende da densidade da população humana. Onde esta população é densa e passa fome, as lagoas são ordenadas com o objectivo de produzir herbívoros ou consumidores de detritos; são facilmente obtíveis produções de 1100 a 1700 kg por hectare sem alimentação suplementar. Nos locais onde os homens se não

encontram amontoados nem passam fome, pretendem-se peixes para desporto; uma vez que estes peixes são usualmente carnívoros produzidos no termo de uma longa cadeia alimentar, as produções são muito menores – 110 a 560 kg por hectare. Final-

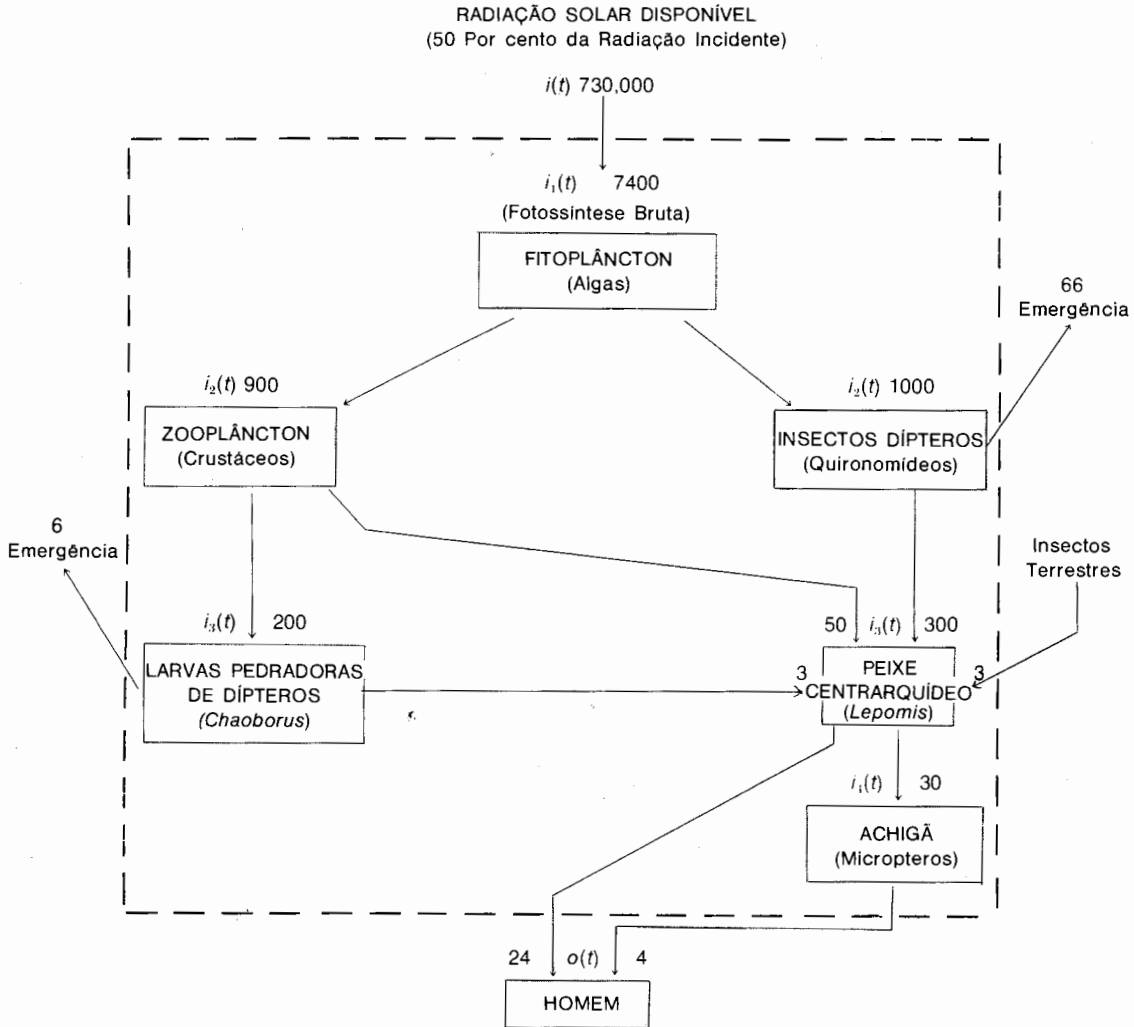


Figura 3-11. Modelo de compartimento das principais cadeias alimentares numa lagoa da Geórgia ordenada para a pesca desportiva. As entradas de energia estimadas ( $i$ ) respeitantes ao tempo ( $t$ ) estão em quilocalorias por metro quadrado por ano;  $i_1(t)$ ,  $i_2(t)$ ,  $i_3(t)$  e  $i_4(t)$  representam energia alimentar ingerida a níveis tróficos sucessivos; as perdas durante a assimilação e a respiração não se encontram representadas;  $o(t)$  é a «saída» facultada pela lagoa em termos de valor calórico de peixe capturado pelo homem. O modelo sugere uma interessante possibilidade de aumento da produção de peixe, caso a «cadeia alimentar lateral», através de *Chaoborus*, venha a ser eliminada, embora seja também de considerar a possibilidade desta cadeia lateral reforçar a estabilidade do sistema. (Dados de Welch, 1967, com a sua estimativa de energia assimilada ao nível  $i_2$  alterada para energia ingerida, estimada na base de uma eficiência de assimilação de 60 por cento para o zooplâncton e de 40 por cento para as larvas de quironomídeos.)

mente, a produção de 300 kcal por m<sup>2</sup> e ano de peixe a partir das águas naturais mais férteis ou das lagoas ordenadas para cadeias alimentares curtas, aproxima-se de uma conversão de 10 por cento da produção primária líquida em produção de consumidores primários (comparar os Quadros 3-3C e 3-7 com o Quadro 3-11), como é sugerido pelo modelo generalizado da Figura 3-6.

Para além da actuação da segunda lei da termodinâmica, o tamanho do alimento

### Quadro 3-11

#### *Produtividade Secundária Medida na Produção de Peixe*

ECOSSISTEMA E NÍVEL TRÓFICO	CAPTURA PELO HOMEM	
	<i>lbs/acre/ano</i>	<i>kcal/m<sup>2</sup>/ano</i>
I. Águas Naturais não Fertilizadas		
Carnívoros em geral (Populações Naturais)		
Pesca marinha mundial (média) *	1,5	0,3
Mar do Norte †	27,0	5,0
Grandes Lagos ††	1-7	0,2-1,6
Lagos africanos §	2-225	0,4-50
Pequenos lagos dos E.U.A.	2-160	0,4-36
Carnívoros Criados		
Lagos para pesca nos E.U.A. (pesca desportiva) §	40-150	9-34
Herbívoros Criados		
Lagoas de pesca na Alemanha (carpa) ¿	100-350	22-80
II. Áreas de Upwelling da Current do Peru (anchovas)		
Forte fertilização natural §§	1 500	335
III. Áreas Fertilizadas Artificialmente		
Carnívoros Criados		
Lagoas de pesca nos E.U.A. (pesca desportiva) **	200-500	45-112
Herbívoros Criados		
Lagoas marinhas nas Filipinas (milkfish) §	500-1 000	112-202
Lagoas de pesca na Alemanha (carpa) ¿	1 000-1 500	202-336
IV. Águas Fertilizadas - <i>Adição de Alimentos do Exterior</i>		
Carnívoros		
Lagoa de um acre nos E.U.A. ¿	2 000	450
Herbívoros		
Hong Kong §	2 000-4 000	450-900
China do Sul §	1 000-13 500	202-3 024
Malásia §	3 500	785

\* Uma captura de  $60 \times 10^6$  toneladas métricas (Prod. Handb., F.A.O., 1967) para uma superfície total de  $360 \times 10^6$  km<sup>2</sup> de oceano.

† Estatísticas da FAO.

†† Rawson, 1952.

§ Hickling, 1948.

|| Rounsefell, 1946.

¿ Viosca, 1936.

§§ Pesqueiro natural mais produtivo do mundo,  $10^7$  toneladas métricas para  $6 \times 10^{10}$  m<sup>2</sup> (Ryther, 1969).

\*\* Swingle e Smith, 1947.

é uma das principais razões subjacentes à existência das cadeias alimentares, como assinalou Elton (1927). Isto é assim por motivo de haver, usualmente, limites superiores e inferiores relativamente definidos para o tamanho do alimento que um dado tipo de animal pode suportar com eficácia. A questão da dimensão está envolvida, também, na diferença entre a cadeia de um predador e a cadeia de um parasita; na última, os organismos dos níveis sucessivos são cada vez mais pequenos em vez de serem, geralmente, cada vez maiores. Assim as raízes das culturas hortícolas são parasitadas por nemátodos que podem ser atacados por bactérias ou outros organismos mais pequenos. Os mamíferos e as aves são usualmente parasitados por moscas que, por sua vez, têm parasitas do género *Leptomonas*, para citar um outro exemplo. Contudo, do ponto de vista energético não há diferença fundamental entre as cadeias de predador e de parasita, uma vez que tanto os parasitas como os predadores são «consumidores». Por esta razão não tem sido feita distinção nos diagramas de corrente de energia; o parasita de uma planta verde deverá ter neste diagrama a mesma posição que um herbívoro, ao passo que os animais parasitas cairão nas várias categorias de carnívoros. Teoricamente, as cadeias de parasitas serão em média mais pequenas do que as cadeias de predadores, uma vez que o metabolismo por grama aumenta rapidamente à medida que diminui o tamanho dos organismos, o que se traduz numa rápida diminuição da biomassa que pode ser suportada, como se terá ocasião de ver na secção seguinte deste capítulo.

Um bom exemplo de uma cadeia alimentar de detritos é a que se baseia nas folhas das árvores de mangal como foi detalhadamente desenvolvida por Heald (1969) e W. E. Odum (1970). Na zona salobra do sul da Florida, as folhas das árvores da espécie mangue vermelha (*Rhizophore mangle*) caem nas águas cálidas e pouco profundas a um ritmo anual de 9 toneladas métricas por hectare (cerca de 2,5 g ou 11 kcal por m<sup>2</sup> e por dia) nas áreas ocupadas por povoamentos de árvores do mangal. Dado que se verificou que apenas 5 por cento do material foliar tinha sido removido pelos insectos de pastoreio antes da abscisão da folha, a maior parte da produção líquida anual foi largamente dispersada pelas correntes de maré e sazonais ao longo de vários quilómetros quadrados de baías e estuários. Como se ilustra na Figura 3-12A, um grupo chave de pequenos animais, compreendendo um pequeno número de espécies, embora números muito grandes de indivíduos, ingerem grandes quantidades de detritos das plantas vasculares juntamente com microrganismos associados — e também pequenas quantidades de algas. As partículas ingeridas pelos consumidores de detritos (detritívoros e saprótrofos) vão desde fragmentos de folhas com tamanho considerável até finas partículas de argila em que ficou incluída matéria orgânica. Estas partículas passam sucessivamente pelos intestinos de muitos indivíduos e espécies (isto é, o processo da coprofagia; ver página 49), do que resulta um processo repetido de remoção e de novo crescimento de populações microbianas (ou extracções e reabsorções repetidas de matéria orgânica) até ficar esgotado o substracto. Verificou-se a ocorrência de um

enriquecimento em proteínas, como foi já anteriormente descrito (ver Figura 2-10, página 47) à medida que as folhas mortas do mangal eram convertidas em detritos. Durante o estudo examinou-se detalhadamente o conteúdo do estômago de mais de 100 espécies de peixes. Quase sem excepção, observou-se que os peixes pequenos se alimentavam dos consumidores de detritos, ao passo que os peixes de pesca maiores se alimentavam, por sua vez, dos peixes mais pequenos (Figura 3-12A). O estudo demonstrou que os mangais, que têm sido considerados, de um modo geral, como tendo pouco valor económico, dão na realidade uma contribuição substancial para a cadeia de alimentos que suporta as actividades de pesca que são importantes para a economia do sul da Florida (Heald e Odum, 1970). De forma análoga, detritos de ervas marinhas, ervas de pântano marinho e algas marinhas (algas grandes) sustentam pescarias noutras áreas de estuário (Darnell, 1958, 1967; E. P. Odum e de la Cruz, 1967; Wood *et al.*, 1970). Teal (1962) construiu um diagrama detalhado da corrente de energia do estuário de pântano marinho da Geórgia, baseado nos estudos coordenados de um certo número de investigadores. A ligação principal entre a produção primária e a produção de peixes é, neste ecossistema, um grupo de consumidores de detritos de algas que compreende pequenos caranguejos, nemátodos, poliquetas, uma espécie de camarão e caracóis. Como acontece com tanta frequência, a verdadeira natureza da ecologia de um sistema complexo não resulta evidente de um exame superficial!

Assim, vê-se que a cadeia dos detritos termina de forma semelhante à da via de pastoreio (o peixe grande come, por assim dizer, o pequeno), porém, a maneira como as duas vias se iniciam é totalmente distinta. Como se vê no modelo mais detalhado do sistema de mangal, Figura 3-12B, os consumidores de detritos são, em contraste com os herbívoros que pastam, um grupo misto em termos de níveis tróficos. Enquanto grupo, os detritívoros obtêm alguma da sua energia directamente do material planta, a maior parte dela secundariamente de microrganismos e mais alguma por via terciária através de carnívoros (por exemplo, comendo protozoários ou pequenos invertebrados que se haviam alimentado de bactérias que tinham digerido material de plantas). Uma vez que os comedores de detritos podem assimilar apenas uma pequena porção dos materiais massudos e quimicamente complexos que ingerem, o delimitar a contribuição das fontes de energia utilizadas representa um problema técnico difícil, ainda não resolvido. Contudo, uma tal informação não é necessária para modelar o sistema, uma vez que se pode considerar todo o grupo como uma «caixa negra» adequada. Pelo que se conhece até agora, o modelo da Figura 3-12B pode servir igualmente bem para uma floresta ou uma pastagem, tal como para um estuário: será de esperar que os padrões de corrente sejam os mesmos; apenas as espécies serão diferentes.

A distribuição de energia não é, por certo, apenas quantitativamente influenciada pelos fenómenos da cadeia alimentar, como se tornará óbvio em capítulos

seguintes. Nesta altura apenas é preciso destacar que algumas substâncias se concentram em cada escalão da cadeia em vez de se dispersarem. Aquilo que passou a conhecer-se como *concentração da cadeia alimentar*, ou em linguagem de informação corrente como *amplificação biológica*, é dramaticamente ilustrado por certos radio-nuclidos e pesticidas persistentes. No Capítulo 17, dão-se exemplos de acumulação de resíduos radioactivos ao longo das cadeias alimentares e no Quadro 3-12 ilustra-se um exemplo semelhante de acumulação de DDT. Em Long Island, para combater mosquitos foi espalhado DDT nos pântanos durante muitos anos. Os especialistas do controlo de insectos tiveram o cuidado de utilizar na pulverização concentrações que não eram directamente letais para os peixes e outra vida selvagem, embora hajam falhado por não terem levado em conta os processos ecológicos, nem o facto dos resíduos de DDT continuarem tóxicos durante longos períodos de tempo. Em vez de serem arrastados pela água para o mar, como alguns previam, os resíduos venenosos adsorvidos nos detritos concentraram-se nos tecidos dos comedores de detritos e dos peixes pequenos, voltando a concentrar-se nos predadores superiores, como as aves comedoras de peixe. No caso que se ilustra no Quadro 3-12 o factor de concentração (a razão de ppm no organismo para as ppm na água) é de cerca de meio milhão para os comedores de peixe. Retrospectivamente, o estudo de um modelo de cadeia alimentar de detritos, como se ilustra na Figura 3-12, viria a indicar que tudo aquilo que penetra facilmente nos detritos e nas partículas de solo e se dissolve nos intestinos se concentraria pelo processo de ingestão e re-ingestão que tem lugar no princípio da cadeia de detritos. Uma

### Quadro 3-12

*Um Exemplo de Concentração de um Pesticida Persistente, DDT, na Cadeia Alimentar\**

PPM †  
RESÍDUOS DE DDT

Água	0,00005
Plâncton	0,04
Sargo Prateado	0,23
Sargo Cabeça de Carneiro	0,94
Lúcio Americano (peixe predador)	1,33
Peixe Agulha (peixe predador)	2,07
Garça (alimenta-se de animais pequenos)	3,57
Andorinha do Mar (alimenta-se de animais pequenos)	3,91
Gaivota Argêntea (alimenta-se de carniça)	6,00
Ovo de Águia Pesqueira (Osprey)	13,8
Merganso Grande (pato comedor de peixe)	22,8
Corvo Marinho de Faces Brancas (alimenta-se de peixe maior)	26,4

\* Dados de Woodwell, Wurster and Isaacson, 1967.

† Partes por milhão (ppm) de resíduos totais, DDT + DDD + DDE (todos eles tóxicos), numa base de peso húmido de todo o organismo.



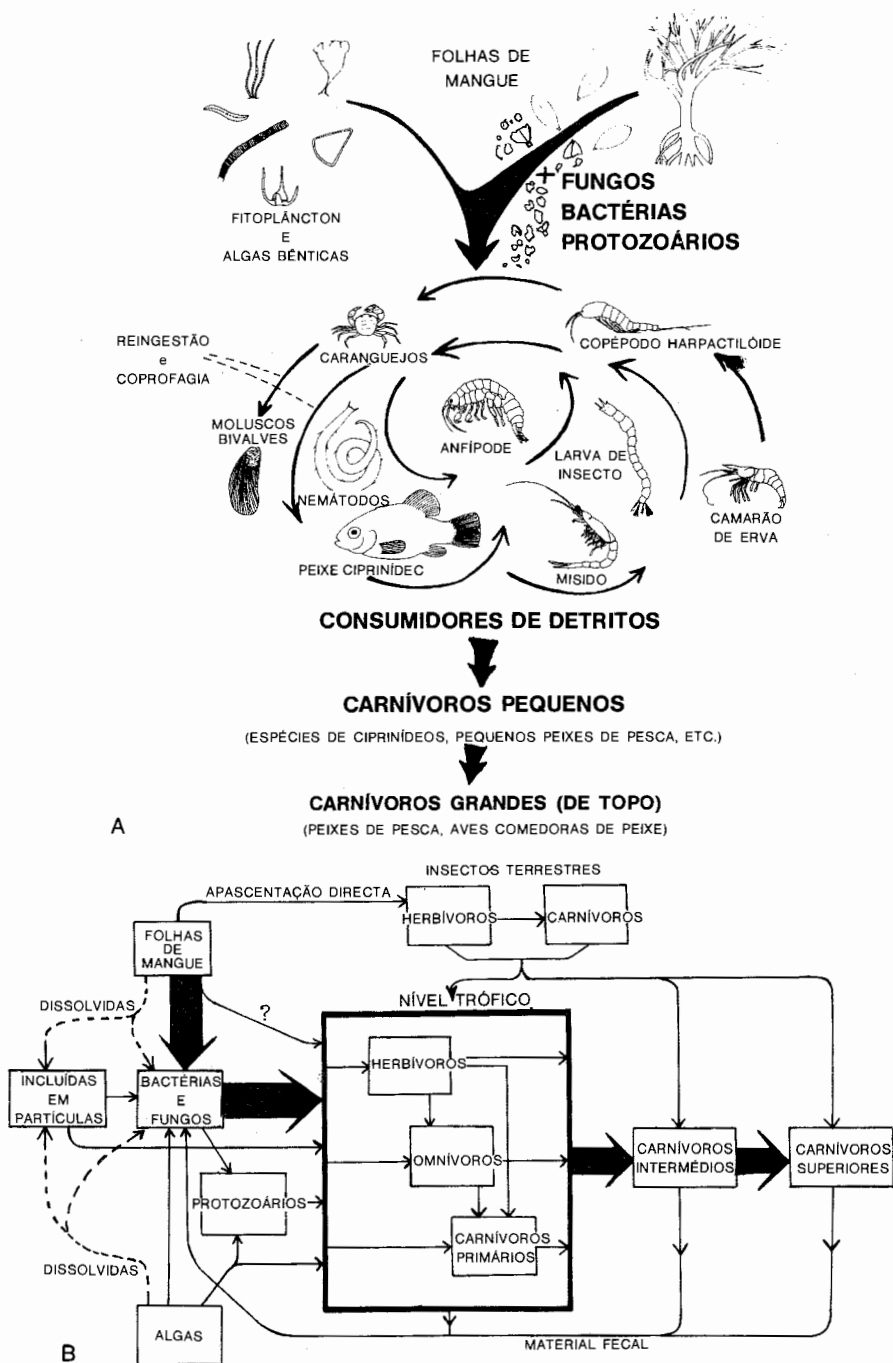


Figura 3-12. Uma cadeia alimentar de detritos baseada em folhas de mangue que caem em águas pouco fundas de um estuário do sul da Florida. Os fragmentos de folhas atacados por saprófitos e colonizados por algas são comidos e voltados a comer (coprofagia) por um grupo chave de pequenos consumidores de detritos os quais proporcionam, por sua vez, o principal alimento para os peixes de pesca, garças, cegonhas e íbis. Em A apresenta-se um «modelo figurativo» da cadeia alimentar (diagrama superior) e em B (diagrama inferior) um «modelo de compartimentos». (Reproduzido de W. E. Odum, 1970.)

tal acumulação de DDT nos detritos foi documentada por W. E. Odum, Woodwell e Wurster (1969). A amplificação é formada nos peixes e nas aves por um amplo depósito de gordura no qual os resíduos de DDT se acumulam. O uso em grande quantidade de DDT trouxe como consequência final que populações inteiras de aves predadoras, como o açor comedor de peixe (águia pescadora), e comedores de detritos, como os caranguejos do género *Uca*, estão a desaparecer. Foi demonstrado que as aves são especialmente vulneráveis ao envenenamento por DDT por motivo deste (bem como outros insecticidas organoclorados) interferir com a formação da casca do ovo por distúrbio nas hormonas esteróides (ver Peakall, 1967; Hickey e Anderson, 1968), do que resultam ovos frágeis que se partem antes da cria poder completar o seu desenvolvimento. Assim, quantitativos muito pequenos que não eram letais para o indivíduo tornam-se letais para a população! Foi a documentação científica deste tipo de acumulação assustadora (assustadora porque o homem é também um «carnívoro superior»!) e dos seus efeitos fisiológicos não antecipáveis que mobilizou, finalmente, a opinião pública para a limitação do uso do DDT e de outros pesticidas semelhantes. Como se verá no Capítulo 16, há outras alternativas, e melhores, para o controlo dos insectos que não requerem o envenenamento de toda uma cadeia alimentar para combater uma dada espécie de praga!

O princípio da amplificação biológica (ver resumo da autoria de Woodwell, 1967) deve ser considerado em toda a estratégia de ordenamento de resíduos. Deverá ser salientado, contudo, que muitos factores não biológicos podem, também, reduzir ou aumentar o factor de concentração. Assim, o homem ingere menos DDT do que a águia pescadora, em parte porque o processamento dos alimentos e o facto de serem cozinhados elimina uma fracção dos materiais. Por outro lado, os peixes estão expostos a um duplo perigo, dado poderem contaminar-se por absorção directa do meio através das guelras ou pele bem como através do respectivo alimento.

Embora a acumulação de resíduos radionuclidos ou de precipitação radioactiva nas cadeias alimentares seja matéria a ter em conta, a utilização experimental de traçadores radionuclidos revelou-se de grande utilidade na representação gráfica detalhada de teias alimentares complexas de ecossistemas intactos. Marcando uma dada fonte de energia ou a população de uma espécie, a porção da teia alimentar suportada por essa fonte pode ser «traçada» ou «isolada», por assim dizer, seguindo a transferência do material radioactivo ao longo de todo o sistema intacto sem grande distúrbio no funcionamento deste (E. P. Odum e Kuenzler, 1963; Wiegert, Odum e Schnell, 1968; Wiegert e Odum, 1969). Encontram-se descritos no Capítulo 17 exemplos de tais estudos (ver especialmente Figura 17-6, página 733).

## Eficiências Ecológicas

As razões entre a corrente de energia em diferentes pontos ao longo da cadeia alimentar têm interesse ecológico considerável. Tais razões, quando expressas como percentagem, são com frequência designadas por «eficiências ecológicas». No Quadro 3-13 encontram-se listadas algumas dessas razões, bem como definidas em termos de diagrama de corrente de energia. Na sua maior parte, estas proporções têm significado tanto relativamente às populações componentes como aos níveis tróficos tomados no seu conjunto. Uma vez que os diversos tipos de eficiências são com frequência confundidos, é importante definir exactamente qual a relação

### Quadro 3-13

#### Vários Tipos de Eficiências Ecológicas

Os símbolos são os seguintes (ver Figura 3-6):  $L$  - luz (total);  $L_A$  - luz absorvida;  $P_B$  - fotossíntese total (produção bruta);  $P$  - produção de biomassa;  $I$  - absorção de energia;  $R$  - respiração;  $A$  - assimilação;  $NA$  - ingerida mas não assimilada;  $NU$  - não utilizada pelo nível trófico indicado;  $t$  - nível trófico;  $t-1$  - nível trófico precedente.

RAZÃO	DESIGNAÇÃO E EXPLICAÇÃO
<i>A. Razões Entre Níveis Tróficos</i>	
$\frac{I_t}{I_{t-1}}$	Eficiência de absorção de energia do nível trófico (ou eficiência de Lindeman). Para o primeiro nível tem-se
	$\frac{P_B}{L}$ ou $\frac{P_B}{L_A}$
$\frac{A_t}{A_{t-1}}$	Eficiência de assimilação do nível trófico
$\frac{P_t}{P_{t-1}}$	Eficiência de produção do nível trófico
	Para o nível primário $P$ e $A$ podem ser expressos em termos de $L$ ou $L_A$ , como acima se indica; $A_t/A_{t-1} = I_t/I_{t-1}$ para o nível primário, embora não para os níveis secundários.
$\frac{I_t}{P_t}$ ou $\frac{A_t}{P_{t-1}}$	Eficiências de utilização
<i>B. Razões Dentro dos Níveis Tróficos</i>	
$\frac{P_t}{A_t}$	Eficiência em crescimento de tecido
$\frac{P_t}{I_t}$	Eficiência em crescimento ecológico
$\frac{A_t}{I_t}$	Eficiência de assimilação

envolvida; o diagrama de corrente de energia (Figuras 3-6 e 3-9) dá uma boa contribuição para esta clarificação.

É da maior importância salientar que nas comparações as razões de eficiência apenas têm significado quando são adimensionais, isto é, quando o numerador e o denominador de cada razão são expressos na mesma unidade. Doutro modo, os enunciados sobre as eficiências podem ser muito enganadores. Por exemplo, os avicultores podem falar numa eficiência de 40 por cento na conversão do alimento para frangos em frangos (no Quadro 3-13, a razão  $P_f/I_f$ ), porém, esta mostrou ser uma relação do frango «húmido» (de um valor de cerca de 2 kcal por g) para o alimento seco (valendo mais de 4 kcal por g). A verdadeira eficiência de crescimento em termos de kcal/kcal neste caso é mais da ordem dos 20 por cento. Sempre que possível, as eficiências ecológicas devem ser expressas em «moeda de energia» (isto é, calorias por caloria).

A natureza geral das eficiências de transferência entre níveis tróficos já foi analisada, isto é, as eficiências de produção  $P_g/L$  de 1 a 5 por cento,  $P_g/L_A$  de 2 a 10 por cento, e de 10 a 20 por cento para as eficiências de produção entre níveis tróficos secundários. As eficiências de assimilação e de crescimento (razões no interior dos níveis tróficos) são com frequência da ordem dos 10 a 50 por cento, embora possam ser muito maiores. Os organismos que vivem de alimentos de grande valor nutritivo poderão levar a assimilação até 100 por cento daquilo que ingerem. Noutros casos, uma grande percentagem da energia assimilada pode converter-se em crescimento se as exigências de manutenção «antitérmica» imposta pelo ambiente forem fortemente reduzidas e se os organismos forem pequenos. Na natureza, existe uma tendência para ocorrer nos animais uma relação inversa entre a eficiência de crescimento de tecido e a eficiência de assimilação, como se ilustra na Figura 3-13 (ver E. P. Odum e A. L. Smalley, 1957; Welch, 1968). Em contraste, a eficiência de crescimento ecológico tende a permanecer mais constante, à volta de 20 por cento (Slobodkin, 1961, 1962). É necessário efectuar mais estudos para determinar o significado destas tendências, em especial desde que a literatura deu conta de excepções manifestas ao modelo.

As eficiências primárias muito baixas que são características dos sistemas naturais intactos deixaram muitas pessoas desconcertadas face às eficiências relativamente altas obtidas nos motores eléctricos e em outros sistemas mecânicos. Isto conduziu muitos, de um modo perfeitamente natural, a pensar seriamente na possibilidade de aumentar a eficiência da natureza. Na realidade, os ecossistemas de grande escala e de longo prazo não são directamente comparáveis, deste ponto de vista, com sistemas mecânicos de curto prazo. Para começar, uma parte considerável do combustível aplica-se nos sistemas vivos na reparação e na manutenção, ao passo que no cálculo das eficiências do combustível nos motores não se inclui a depreciação e a reparação. Por outras palavras, requiere-se uma considerável quantidade

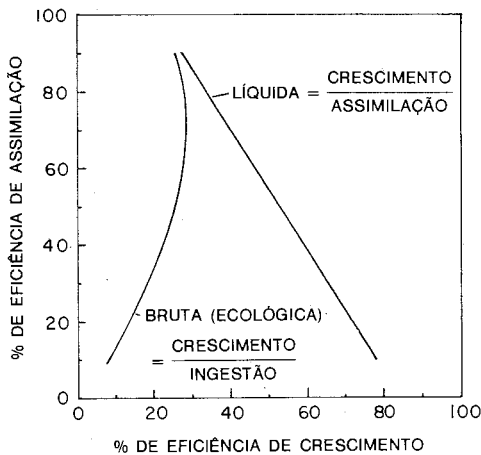


Fig. 3-13. Relações entre eficiência de crescimento de tecido, eficiência de crescimento ecológico e eficiência de assimilação em populações animais. (Segundo Welch, 1968.)

de energia (humana ou outra) distinta do combustível para conservar as máquinas em estado de funcionamento, as reparar e substituir; não é lícito comparar motores com sistemas biológicos a menos que se tenha isto em consideração, porque os últimos se reparam e se perpetuam eles próprios. Em segundo lugar, é provável que um crescimento mais rápido por unidade de tempo tenha um valor de sobrevivência maior do que a máxima eficiência no emprego de combustível. Assim, para nos servimos de uma simples analogia, poderia ser mais importante chegar rapidamente a um destino a cinquenta milhas por hora do que conseguir a máxima eficiência no consumo de combustível conduzindo lentamente! É para os engenheiros importante compreender que todo o aumento na eficiência de um sistema biológico será obtido à custa da manutenção. Chega sempre um momento em que um ganho proveniente do aumento da eficiência se perderá na forma de um custo aumentado, para já não falar do perigo de uma perturbação acrescida que possa resultar das oscilações.

Com vista a uma análise mais aprofundada da ideia de que a baixa eficiência é necessária para uma produção máxima de energia, veja-se Odum e Pinkerton (1955) e também H. T. Odum (1971).

## 5. METABOLISMO E TAMANHO DOS INDIVÍDUOS

### Enunciado

A biomassa da existência permanente (expressa como peso seco total ou o teor calórico total dos organismos presentes em qualquer momento) que pode ser suportada numa cadeia alimentar por uma corrente de energia constante depende, em parte considerável, da dimensão dos organismos individuais. Quanto mais pequenos

são os organismos, maior é o seu metabolismo por grama (ou por caloria) de biomassa. Em consequência, quanto mais pequeno é o organismo, mais pequena é a biomassa que pode ser suportada no ecossistema a um dado nível trófico. Inversamente, quanto maior for o organismo, tanto maior será a biomassa da existência do conjunto. Assim, o volume das bactérias presentes em qualquer momento será muito menor do que a «existência» de peixes ou de mamíferos, mesmo que seja a mesma a utilização de energia por ambos os grupos.

### **Explicação e Exemplos**

O metabolismo por grama de biomassa de plantas e de animais pequenos, como algas, bactérias e protozoários, é imensamente maior do que a taxa metabólica de organismos grandes, como as árvores e os vertebrados. Isto aplica-se tanto à fotossíntese como à respiração. Em muitos casos, as partes metabolicamente importantes da comunidade não são os pouco numerosos organismos notáveis mas sim os inúmeros organismos diminutos, muitas vezes invisíveis a olho nu. Deste modo, as diminutas algas (fitoplâncton), representando num lago e em qualquer momento poucas centenas de gramas por hectare, podem ter um metabolismo tão grande como um volume muito maior de árvores numa floresta ou de forragem numa pastagem. Da mesma forma, algumas centenas de gramas de pequenos crustáceos (zooplâncton) que «se apascentam» de algas podem ter uma respiração total igual a muitos quilos de vacas numa pastagem.

O ritmo do metabolismo dos organismos ou de associações de organismos calcula-se, frequentemente, medindo a taxa a que o oxigénio é consumido (ou produzido, no caso da fotossíntese). Existe uma clara tendência geral nos animais para o aumento da taxa metabólica por organismo à medida que aumenta o volume (ou o peso) para cima dos dois terços da respectiva capacidade, ou para redução da taxa metabólica por grama de biomassa inversamente ao comprimento (Zeuthen, 1953; Bertalanffy, 1957; Kleiber, 1961). Parece existir nas plantas uma relação semelhante, embora as diferenças estruturais entre plantas e animais (ver mais adiante) tornem difíceis as comparações em termos de volume e de comprimento. Estas relações são ilustradas na Figura 3-14 pelas linhas contínuas que indicam, de uma forma aproximada, as relações entre tamanho e metabolismo. Várias teorias propostas para explicar estas tendências centraram-se à volta dos processos de difusão; os organismos maiores têm uma menor área de superfície por grama através da qual podem ocorrer os processos de difusão. Contudo, ainda não há acordo quanto à explicação real para a relação entre o tamanho e o metabolismo. Como se compreende, as comparações deverão ser feitas às mesmas temperaturas, uma vez que as taxas metabólicas são usualmente maiores a temperaturas mais eleva-

das do que a temperaturas mais baixas (excepto no caso de adaptação térmica; ver página 173).

Deverá de facto salientar-se que quando se comparam organismos da mesma ordem de grandeza, quanto a dimensão, a relação linear ilustrada na Figura 3-14 nem sempre é válida. Isto seria de esperar, uma vez que há muitos factores, além da dimensão, que afectam também o ritmo do metabolismo. Por exemplo, é bem sabido que os vertebrados de sangue quente têm uma maior taxa respiratória do que os vertebrados de sangue frio do mesmo tamanho. Porém, a diferença é de facto realmente pequena quando comparada com a diferença entre um vertebrado e uma bactéria. Assim, dada uma mesma quantidade de energia alimentar disponível, a existência permanente de peixes herbívoros de sangue frio numa lagoa poderá ser da mesma ordem de grandeza que a de mamíferos herbívoros de sangue quente na terra. Porém, tal como já foi salientado no Capítulo 2, o oxigénio está menos disponível na água do que no ar e é portanto mais provável que seja limitante na água. Em geral, os animais aquáticos parecem ter uma relação entre a taxa respiratória específica e o peso mais pequena que os animais terrestres do mesmo tamanho. É muito possível que semelhante adaptação afecte a estrutura trófica (ver Misra *et al.*, 1968).

No estudo da relação entre a dimensão e o metabolismo nas plantas, é frequentemente difícil decidir o que constitui um «indivíduo». Assim, pode-se, como é uso, considerar uma grande árvore como um indivíduo, porém, as folhas podem na realidade, actuar como «indivíduos funcionais» no que diz respeito às relações área da superfície-tamanho (relembrar o conceito de índice de área foliar, Figura 3-2). Num estudo de várias espécies de algas marinhas (algas grandes multicelulares) verificou-se (ver Figura 3-14) que as espécies com «ramos» delgados ou estreitos (e, conseqüentemente com uma alta proporção superfície-volume) tinham, por grama de biomassa, uma maior velocidade de produção de alimento, de respiração e de absorção de fósforo radioactivo proveniente da água do que as espécies com ramos grossos (E. P. Odum, Kuenzler e Blunt, 1958). Assim, os «ramos» ou mesmo as células individuais eram, neste caso, «indivíduos funcionais» e não toda a «planta», que poderia incluir numerosos «ramos» fixados ao substrato por um só suporte.

A relação inversa entre o tamanho e o metabolismo também pode ser observada na ontogenia de uma dada espécie. Os ovos, por exemplo, apresentam usualmente uma maior taxa metabólica por grama do que os adultos, maiores. Segundo dados publicados por Hunter e Vernberg (1955), verificou-se que o metabolismo por grama de tremátodos parasitas era 10 vezes menor do que o dos pequenos cercários.

Para evitar confusão, é preciso repetir ser a relação taxa metabólica específica-peso que diminui com o aumento do tamanho, não o metabolismo total do indivíduo. Assim, um indivíduo adulto requer mais alimento total do que uma criança, embora menos alimento por quilograma de peso do respectivo corpo.

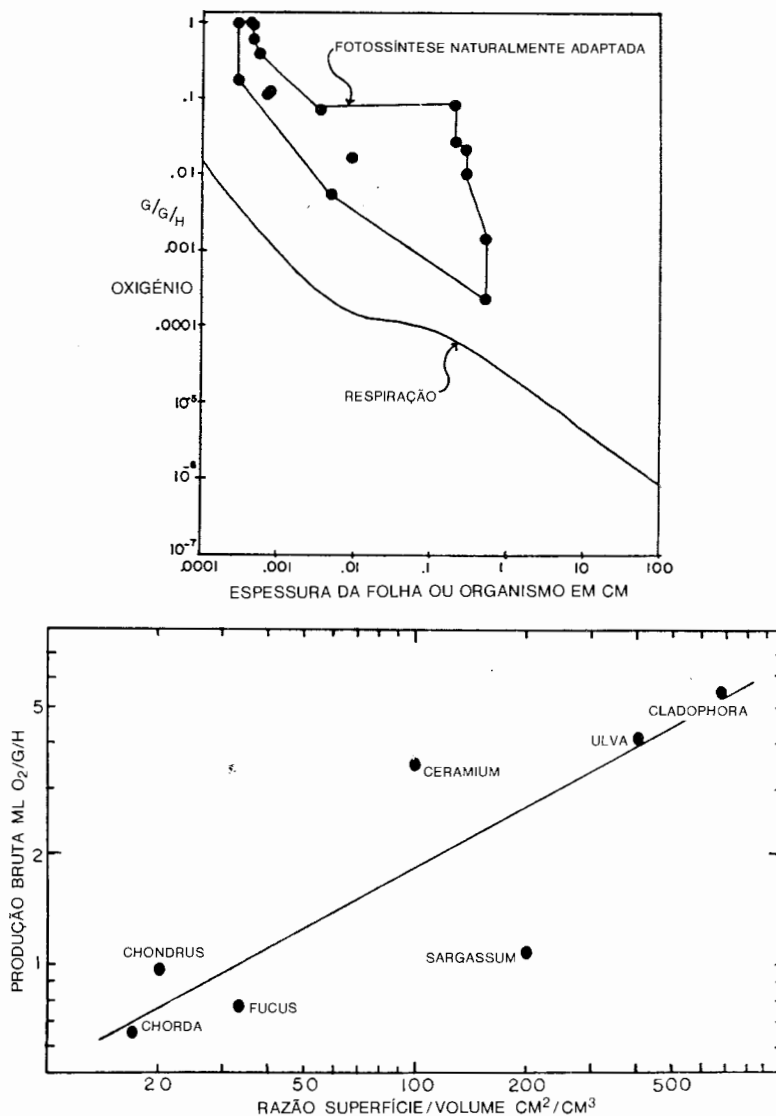
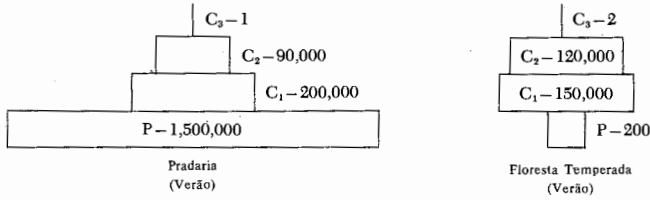


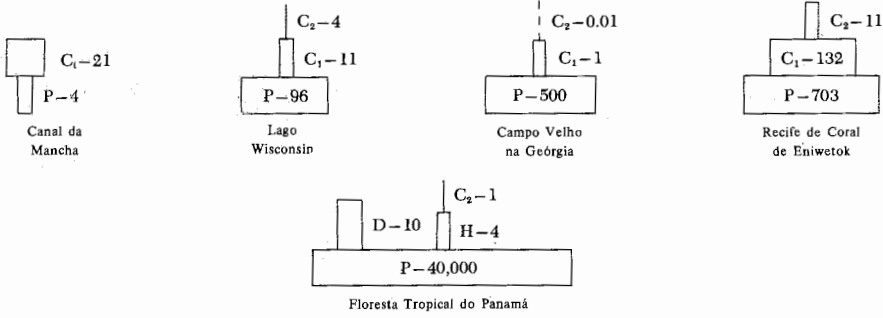
Figura 3-14. Metabolismo por grama de biomassa como uma função da dimensão dos organismos. De cima para baixo, as curvas representam: a taxa fotossintética por grama de biomassa em diversas algas e plantas de folhas em relação com o comprimento ou a espessura da folha; a respiração por grama de biomassa em organismos heterotróficos (animais e bactérias) em relação com o comprimento do organismo; e a produção bruta de várias espécies de algas marinhas grandes em relação com a proporção entre superfície e volume. Em cada caso, os organismos pequenos ou delgados, com uma razão alta entre superfície e volume, têm taxas mais elevadas de metabolismo por grama do que os organismos grandes ou espessos. O gráfico superior segundo H. T. Odum (1956a) com base em dados de Verduin e Zeuthen. O gráfico inferior segundo E. P. Odum *et al.* (1958).



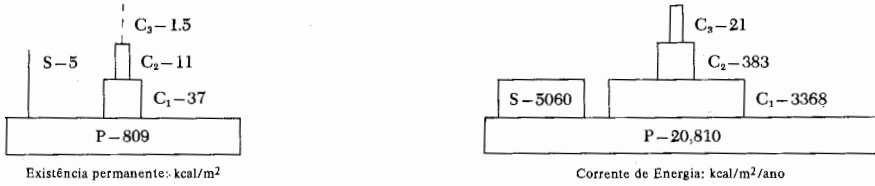
A. PIRÂMIDE DE NÚMEROS. Indivíduos (excluindo microrganismos e animais do solo) por 0,1 hectare



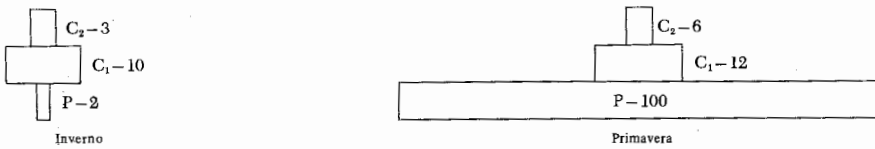
B. PIRÂMIDE DE BIOMASSA. Gramas de peso seco por metro quadrado



C. COMPARAÇÃO DA EXISTÊNCIA PERMANENTE E DAS PIRÂMIDES DE CORRENTE DE ENERGIA PARA SILVER SPRINGS, FLORIDA



D. ALTERAÇÃO ESTACIONAL NA PIRÂMIDE DE BIOMASSA NA COLUNA DE ÁGUA (APENAS PLÂNCTON LÍQUIDO) DE UM LAGO ITALIANO. Miligramas de peso seco por metro cúbico



E. «SUBPIRÂMIDES» DE NÚMEROS, BIOMASSA E ENERGIA RESPIRATÓRIA PARA ARTRÓPODOS DO SOLO NUM CAMPO VELHO DE MICHIGAN

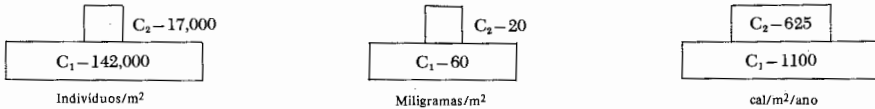


Figure 3-15. See opposite page for legend.

Figura 3-15. Pirâmides ecológicas de números, biomassa e energia em diversos ecossistemas, desde o tipo mar alto a grandes florestas. P=produtores; C<sub>1</sub>=consumidores primários; C<sub>2</sub>=consumidores secundários; C<sub>3</sub>=consumidores terciários (carnívoros de topo); S=saprótrofos (bactérias e fungos); D=«decompositores» (bactérias, fungos + detritívoros). As pirâmides estão um tanto generalizadas, embora cada qual esteja baseada em estudos específicos, como se segue: A. Os dados sobre as plantas de pradaria são de Evans e Cain, 1952; dados relativos a animais, de Wolcott, 1937; a floresta temperada baseia-se nos bosques de Wytham, próximo de Oxford, Inglaterra, segundo foram resumidos por Elton, 1966, e Varley, 1970. B. Canal da Mancha, Harvey, 1950; lago de Wisconsin (Weber Lake), Juday, 1942; campo velho da Geórgia, E. P. Odum, 1957; recife de coral, Odum e Odum, 1955; floresta do Panamá, F. B. Golley e G. Child (não publicado). C. Silver Springs, H. T. Odum, 1957. D. Lago italiano (Lago Maggiore), Ravera, 1969. E. Artrópodos do solo, Engelmann, 1968.

## 6. ESTRUTURA TRÓFICA E PIRÂMIDES ECOLÓGICAS

### Enunciado

A interação dos fenômenos da cadeia alimentar (perda de energia em cada transferência) e a relação entre o tamanho e o metabolismo traduzem-se em comunidades possuindo uma *estrutura trófica* definida, frequentemente característica de um dado tipo de ecossistema (lago, floresta, recife de coral, pastagem, etc.). A estrutura trófica pode medir-se e descrever-se, tanto em termos de existência permanente por unidade de área, como em termos da energia fixada por unidade de área e por unidade de tempo a níveis tróficos sucessivos. A estrutura trófica e também a função trófica podem ilustrar-se graficamente por meio de *pirâmides ecológicas*, nas quais o primeiro nível ou nível produtor forma a base e os níveis sucessivos formam camadas até ao ápice. As pirâmides ecológicas podem ser de três tipos gerais: (1) a *pirâmide de números* na qual é representado o número dos organismos individuais; (2) a *pirâmide de biomassa* baseada no peso seco total, no valor calórico ou noutra medida da quantidade total de material vivo; e (3) a *pirâmide de energia* na qual se apresenta a velocidade da corrente de energia e/ou a «produtividade» a níveis tróficos sucessivos. As pirâmides de números e de biomassa podem ser invertidas (pelo menos em parte), quer isto dizer, a base poderá ser mais pequena do que um ou mais dos andares superiores, caso os organismos produtores sejam em média e quanto a tamanho individual mais pequenos do que os consumidores. Por outro lado, a pirâmide da energia tem de apresentar sempre a verdadeira forma de uma pirâmide erecta, desde que se considerem no sistema todas as fontes de energia alimentar.

### Explicação e Exemplos

Na Figura 3-15 apresentam-se pirâmides ecológicas, e na Figura 3-16 comparam-se os três tipos num modelo hipotético.

A pirâmide de números é na realidade o resultado de três fenômenos que operam, como regra, simultaneamente. Um desses fenômenos é o facto, geometricamente familiar, de ser necessário um grande número de pequenas unidades para igualar a massa de uma unidade grande, independentemente dessas unidades serem organismos ou blocos de construção. Deste modo, mesmo que o peso dos organismos grandes fosse igual ao dos mais pequenos, ainda assim, o número dos organismos menores seria muito maior do que o daqueles. Portanto, por causa da geometria, a existência de uma pirâmide de números válida num grupo natural de organismos não significa, necessariamente, que haja um número menor dos organismos maiores numa base de peso.

O segundo fenómeno que contribui para o padrão de muitos organismos pequenos e poucos grandes é a cadeia alimentar. Como foi assinalado na Secção 2, perde-se sempre (na forma de calor) energia útil na transferência que ocorre, a cada passo, ao longo da cadeia alimentar. Consequentemente, excepto onde ocorrem importações de matéria orgânica (como no Quadro 3-11, IV), há muito menos energia disponível para os níveis tróficos mais altos. O terceiro factor envolvido na pirâmide de números é a relação inversa taxa metabólica-dimensão discutida na secção anterior.

Realmente a pirâmide de números não é muito essencial ou instrutiva como esquema ilustrativo, uma vez que os efeitos relativos dos factores «geometria», «cadeia alimentar» e «tamanho» não são revelados. A forma da pirâmide de números varia muito de comunidade para comunidade, consoante os indivíduos produtores são pequenos (fitoplâncton, erva) ou grandes (carvalho). Do mesmo modo, os números variam tão largamente que é difícil apresentar toda a comunidade na mesma escala numérica. Isto não significa que o número de indivíduos presentes não tenha interesse, mas sim que provavelmente a forma mais adequada de os apresentar é a tabular.

A pirâmide de biomassa tem um interesse mais fundamental, uma vez que o factor «geométrico» é eliminado e as relações quantitativas da «existência permanente» são bem ilustradas. Em geral, a pirâmide de biomassa faculta um quadro grosseiro do efeito geral das relações da cadeia alimentar para o grupo ecológico tomado como um todo. Quando se representa graficamente o peso total dos indivíduos nos sucessivos níveis tróficos, deve esperar-se uma pirâmide de declive gradual caso o tamanho dos organismos não difira consideravelmente. Contudo, se os organismos dos níveis inferiores são em média bastante mais pequenos do que os dos níveis superiores, a pirâmide de biomassa pode ser invertida. Por exemplo, onde o tamanho dos produtores é muito pequeno e o dos consumidores muito grande, o peso total dos últimos pode ser maior em qualquer momento. Em tais casos, embora vá passando mais energia através do nível trófico produtor do que através dos níveis consumidores (o que acontecerá sempre), os rápidos metabolismo e renovação dos pequenos organismos produtores realizam uma produção maior com uma menor biomassa permanente. Apresentam-se na Figura 3-15B,D exemplos de pirâmides de biomassa invertidas. Em lagos e no mar as plantas (fitoplâncton) costumam pesar mais que os seus consumidores (zooplâncton) durante os períodos de elevada produtividade primária, como durante a «floração» primaveril, embora noutras alturas, como no Inverno, se possa verificar o contrário, como ilustra o exemplo obtido num lago italiano (ver também Pennak, 1955; Fleming e Laevastu, 1956).

Caso se assuma, de momento, que os exemplos constantes da Figura 3-15 são representativos da amplitude de situações a esperar, podem fazer-se as seguintes generalizações: (1) Nos ecossistemas terrestres e de águas superficiais, onde os produtores são grandes e de vida relativamente longa, deve esperar-se uma pirâmide de base larga e relativamente estável. Como é ilustrado na Figura 3-15B pela comparação entre a pirâ-

mide do «campo agrícola abandonado» com a do recife de coral, as comunidades novas ou de estabelecimento recente tendem a ter um menor número de consumidores proporcionalmente aos produtores (isto é, o ápice da pirâmide de biomassa será pequeno). Em termos gerais, nas comunidades terrestres e de águas superficiais os animais consumidores têm biológicas e exigências de habitat (albergue especializado, etc.) mais complicadas que as plantas verdes; assim, as populações animais podem requerer um período de tempo mais longo para alcançar o máximo desenvolvimento. (2) Em situações de água aberta ou profunda onde os produtores são pequenos e de vida curta, a situação da existência pode ser, em qualquer momento, grandemente variável e a pirâmide de biomassa poderá ser invertida. Também, o tamanho global da existência total permanente será, provavelmente, mais pequeno (como é indicado graficamente pela área da pirâmide de biomassa) do que o das comunidades terrestres ou de águas superficiais, mesmo se a energia total fixada anualmente for a mesma. Finalmente, (3) deve esperar-se que os lagos e as lagoas, onde tanto as grandes plantas enraizadas como as algas finas são importantes, apresentem um arranjo intermédio de unidades de existência permanente (como fica ilustrado pelo lago de Wisconsin, Figura 3-15B).

Dos três tipos de pirâmides ecológicas, a pirâmide de energia facultativa, de longe, o melhor cenário conjunto da natureza funcional das comunidades, uma vez que o número e o peso dos organismos que podem ser suportados a qualquer nível e em qualquer situação dependem, não da quantidade de energia fixada presente em qualquer momento no nível imediatamente inferior, mas sim da *taxa* à qual o alimento está a ser produzido. Em contraste com as pirâmides de números e de biomassa, que são representações dos estados existentes, isto é, dos organismos presentes em qualquer momento, a pirâmide de energia é a representação dos ritmos de passagem da massa de alimento através da cadeia alimentar. A sua forma não é afectada pelas variações na dimensão e na intensidade metabólica dos indivíduos, e, se forem consideradas todas as fontes de energia, terá sempre de apresentar o «lado certo para cima» em virtude da segunda lei da termodinâmica.

A comparação entre as pirâmides de biomassa e de energia (ver Figura 3-15) para os ricos e belos Silver Springs, na Florida, que são visitados anualmente por milhares de turistas, é especialmente interessante, uma vez que se apresenta uma estimativa de toda a comunidade, incluindo os decompositores. Leitões de erva de água doce (*Sagittaria*) e algas aderentes constituem o essencial da existência permanente dos produtores neste manancial, no qual numerosos insectos aquáticos, caracóis, peixes herbívoros e tartarugas fazem parte dos consumidores primários. Outros peixes e invertebrados formam a «existência» menor dos consumidores secundários, sendo os «carnívoros de topo» o achigã e o «gar» (peixe da família dos Lepisosteideos). Os animais parasitas foram incluídos no último nível. Uma vez que os decompositores, ou sapróvoros, se ocupam principalmente com a decomposição da grande massa das plantas, embora também decomponham todos os demais níveis, é lógico apresentar este com-

ponente como uma barra alta que assenta no nível trófico primário mas se estende até ao topo da pirâmide. Na realidade, a biomassa de bactérias e fungos é muito pequena em relação à sua importância na corrente de energia da comunidade. Assim, a pirâmide de números avalia grandemente por excesso os sapróvoros microscópicos e a pirâmide de biomassa subestima-os grandemente. Nem os números nem os pesos têm, por eles próprios, muito significado na determinação do papel desempenhado na dinâmica das comunidades pelos microrganismos decompositores; apenas as medições da real utilização de energia, como fica demonstrado na pirâmide de energia, poderão colocar os microconsumidores numa posição verdadeira, face aos componentes macroscópicos.

O conceito de corrente de energia facultá não apenas um meio de comparar sistemas uns com os outros, mas é também um modo de avaliar a importância relativa das populações. O Quadro 3-14 apresenta uma lista de estimativas de densidade, de biomassa e de velocidade de corrente de energia para seis populações que diferem grandemente na dimensão dos indivíduos e no habitat. Nesta série, os números variam 17 ordens de grandeza ( $10^{17}$ ) e a biomassa cerca de cinco ordens ( $10^5$ ), ao passo que a corrente de energia varia apenas cerca de cinco vezes. A semelhança na corrente de energia indica que todas as seis populações estão a funcionar aproximadamente ao mesmo nível (consumidores primários), pese embora que nem os números nem a

### Quadro 3-14

#### *Densidade, Biomassa e Fluxo de Energia de Cinco Populações de Consumidores Primários Que Diferem Quanto ao Tamanho dos Indivíduos \**

	DENSIDADE APROXIMADA (M <sup>2</sup> )	BIOMASSA (G/M <sup>2</sup> )	FLUXO DE ENERGIA (KCAL/M <sup>2</sup> /DIA)
Bactérias do solo	$10^{12}$	0,001	1,0
Copépodes marinhos ( <i>Acartia</i> )	$10^5$	2,0	2,5
Caracóis da zona intercotidal ( <i>Litorina</i> )	200	10,0	1,0
Gafanhotos de sapal ( <i>Orchelimum</i> )	10	1,0	0,4
Ratos de campo ( <i>Microtus</i> )	$10^{-2}$	0,6	0,7
Veado ( <i>Odocoileus</i> )	$10^{-5}$	1,1	0,5

\* Segundo E. P. Odum, 1968.

biomassa dêem indicações disso. Pode estabelecer-se uma espécie de «regra ecológica» mais ou menos desta forma: *Os números sobrestimam a importância dos organismos pequenos e a biomassa sobrestima a importância dos organismos grandes*; assim, não se pode utilizar nem aqueles nem esta como um critério seguro para comparar o papel funcional de populações que diferem grandemente nas relações tamanho-metabolismo, embora dos dois a biomassa seja geralmente mais segura do que os números. *Contudo,*

a corrente de energia (isto é, P+R) faculta um índice mais apropriado para comparar qual-quer e todos os componentes de um ecossistema.

Os dados constantes do Quadro 3-15 facultam uma ilustração adicional de como as actividades dos decompositores e de outros organismos pequenos podem ter uma relação muito pequena com os números totais ou a biomassa que se encontram presentes em cada momento. Observa-se que um aumento de quinze vezes na energia dissipada, resultante da adição de matéria orgânica, foi acompanhado por um aumento no número de bactérias e fungos inferior a duas vezes. Por outras palavras, estes organismos pequenos limitam-se a realizar uma «renovação mais rápida» quando se tornam mais activos, e não aumentam a biomassa da sua existência permanente proporcionalmente, como fazem os grandes organismos. Os protozoários, sendo um tanto maiores do que as bactérias, apresentaram um aumento em número um tanto maior.

### Quadro 3-15

*Comparação do Metabolismo Total e da Densidade da População de Microrganismos do Solo Sob Condições de Pouca e de Muita Matéria Orgânica \**

	SEM ADIÇÃO DE ESTRUME AO SOLO	COM ADIÇÃO DE ESTRUME AO SOLO
Energia Dissipada:		
Kilocalorias x 10 <sup>6</sup> /acre/ano	1	15
Densidade Média da População:		
Número/Grama de Solo		
Bactérias, x 10 <sup>8</sup>	1,6	2,9
Micélio de fungos, x 10 <sup>6</sup>	0,85	1,01
Protozoários, x 10 <sup>3</sup>	17	72

\* Dados de Russell e Russell, 1950.

Na Figura 3-16, os dados de uma cadeia alimentar hipotética de luzerna-rês-  
-rapaz estão dispostos na forma dos três tipos de pirâmides. Na pirâmide de energia a respiração não está incluída, apenas estando a produção de nova biomassa. Embora como regra os bovinos não se alimentem inteiramente de luzerna, nem os rapazes inteiramente da carne, estes diagramas são *modelos* realísticos do tipo de ecossistema em que o homem não é meramente um observador interessado (como no caso de Silver Springs), mas sim ele próprio uma parte vital. Assim, a maior parte dos animais domésticos que facultam alimento para o homem são herbívoros, e o homem pode satisfazer as suas necessidades nutritivas com uma dieta de carne (especialmente se consumir várias partes do animal e não apenas o tecido muscular). O homem poderia, de igual modo, ter uma vida saudável como vegetariano e assumir o papel da rês,

caso em que poderia manter-se mais gente com a mesma fixação primária básica de energia. Na realidade, o homem costuma ocupar, naturalmente, uma posição intermediária variável entre o herbívoro e o carnívoro. O diagrama da Figura 3-16 indica também a situação geral a esperar naqueles comunidades terrestres em que os produtores e os consumidores são de tamanho individual relativamente grande.

Como modelos gráficos, as pirâmides ecológicas também podem ser utilizadas para ilustrar relações quantitativas em partes específicas de ecossistemas em que se possa ter um interesse especial, por exemplo, nos grupos predador-presa ou hóspede-parasita. Como já se indicou, uma «pirâmide de números de parasitas» será geralmente invertida em contraste com as pirâmides de biomassa e de energia. Infelizmente, apenas têm sido feitas raras medições em populações inteiras de parasitas e hiperparasitas

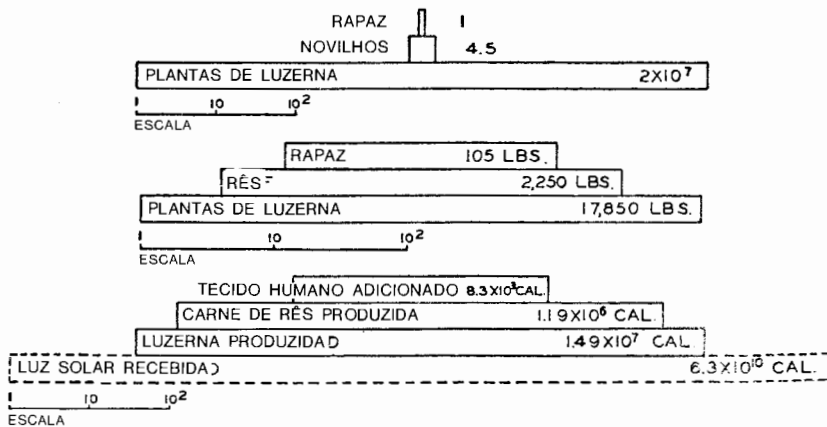


Figura 3-16. Três tipos de pirâmides ecológicas ilustradas para uma cadeia alimentar luzerna-novilhão-rapaz hipotética, com cômputo na base de 10 acres e um ano e com representação em escala logarítmica. Compilação de dados obtidos como se segue: Luz solar: Haurwitz e Austin (1944), «Climatology». Luzerna: «USDA Statistics, 1951»; «USDA Yearbook 1948»; Morrison (1947), «Feeds and Feeding». Novilhão de carne: Brody (1945), «Bioenergetics and Growth». Crescimento de rapaz: Fulton (1950), «Physiology»; Dearborn and Rothney (1941), «Predicting the Child's Development».

(parasitas que vivem sobre ou dentro de outros parasitas). Contudo, uma coisa parece certa: não se pode tomar à letra a célebre rima de Jonathan Swift, ou o caprichoso diagrama (\*) de Hegner:

As grandes pulgas têm pulgas pequenas  
nas suas costas para as picar  
e as pulgas pequenas têm pulgas mais pequenas  
e assim por diante, *ad infinitum*.

(\*) Reproduzido de «Big Fleas Have Little Fleas, or Who's Who among the Protozoa», por Robert Hegner, Williams & Wilkins Co., 1938.

O número de níveis ou passos numa cadeia ou pirâmide de parasitas não é «ad infinitum», mas sim absolutamente limitado, tanto pelas relações de tamanho como pela nossa amiga, a segunda lei da termodinâmica!

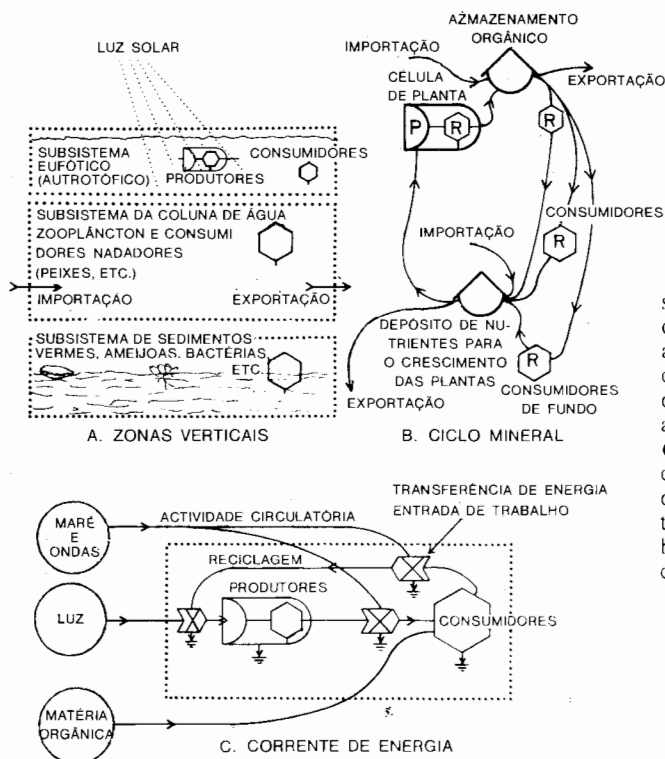


Figura 3-17. Três aspectos de um ecossistema de estuário. A. Zonagem vertical com produção fotossintética (P) em cima e a maior parte do consumo respiratório (R) em baixo. B. Ciclo mineral com circulação dos nutrientes das plantas para cima e do alimento de matéria orgânica para baixo. C. Diagrama do circuito da corrente de energia mostrando três fontes principais de entrada de energia potencial no sistema. Ver texto para explicação dos símbolos. (Segundo H. T. Odum, Copeland e McMahon, 1969.)

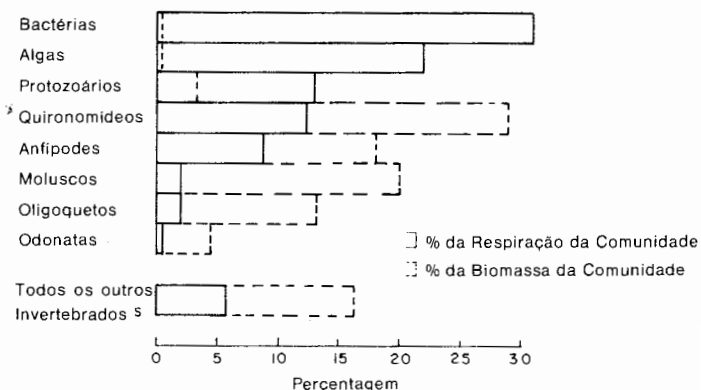
## 7. RESUMO: ENERGÉTICA DO ECOSISTEMA

A Figura 3-17 pode servir como um rápido resumo visual dos principais princípios do ecossistema que foram examinados com algum detalhe nos Capítulos 2 e 3. Os diagramas relacionam a zonagem vertical (A), o ciclo de materiais (B) e a corrente de energia de um só sentido (C) num estuário, o qual, como já foi assinalado, é um ecossistema de tipo intermédio entre os grandes extremos da natureza, o mar alto e a floresta. Os diagramas introduzem uma terminologia de circuito de energia concebida por H. T. Odum (ver Figura 10-7A, página 468) em que os símbolos indicam estruturas biológicas e funções específicas. Os módulos em forma de bola representam os produtores com o seu duplo metabolismo, isto é P (produção) e R (respiração). Os hexágonos são populações de consumidores que possuem armazenamento, automanutenção e auto-reprodução. As caixas de armazenamento representam reservatórios de nutrientes.



tes, para dentro e para fora dos quais se movem o azoto, o fósforo e outras substâncias vitais. Nos diagramas B e C as linhas representam «os fios eléctricos invisíveis da natureza» que ligam os componentes numa rede funcional. No diagrama C, o símbolo «terra», ou a «seta para o escoador de calor», indica onde a energia se dispersa e não se encontra já disponível para a cadeia alimentar. Os círculos mostram três grandes tipos de fontes de energia que funcionam como abastecedores do ecossistema. Os símbolos de «entrada de trabalho» indicam onde, ao longo de um trajecto, uma corrente de energia de trabalho ajuda uma corrente secundária a ultrapassar barreiras de energia. Observe-se que algumas das linhas de corrente de energia potencial vêm para trás por vias secundárias, provindo de fontes de energia colocadas «curso abaixo» para facultar entradas de corrente no «cimo de curso», onde desempenham vários papéis, incluindo o controlo de funções (por exemplo, saprótrofos governando a fotossíntese mediante controlo da taxa de regeneração dos minerais). O diagrama mostra como o subsídio de energia das marés contribui para (1) a reciclagem dos nutrientes do consumidor para o produtor e (2) para acelerar o movimento do alimento vegetal até ao consumidor. A redução da corrente da maré protegendo o estuário com um dique (ver Figura 13-6, página 577) pode reduzir a produtividade com a mesma segurança que o faria a supressão de uma parte da luz. A tensão, resultante da poluição e da colheita, pode ser ilustrada no diagrama adicionando círculos, incluindo um sinal negativo ligado a um escoador de calor apropriado, para mostrar onde a energia é desviada do ecossistema. Como já foi indicado, tanto os subsídios (+) como as tensões (–) podem ser quantificados em termos de calorias adicionadas ou desviadas por unidade de tempo e espaço. A aplicação dos modelos de circuito de energia à modelação matemática será explicada detalhadamente no Capítulo 10.

Figura 3-18. Partição da respiração da comunidade e sua biomassa (peso seco) pelos vários membros da comunidade bêntica num pequeno lago no oeste do Canadá. Calculou-se que a respiração total da comunidade «in situ» era, a 15°C, de 16 ml de O<sub>2</sub> por m<sup>2</sup> e hora, e que a biomassa bêntica total era de 4,2 g por m<sup>2</sup>. (Desenhado a partir de dados de Efford, 1969.)



Na Figura 3-18 destaca-se a importância de considerar as relações metabolismo-dimensão quando se trata de avaliar os componentes biológicos de um ecossistema. Sem excepção, qualquer ecossistema autónomo de tamanho considerável conterá um

conjunto de organismos variando, em dimensão, desde os minúsculos micróbios até às grandes plantas ou animais, ou ambos. Como se ilustra no diagrama, baseado em dados tirados de uma comunidade de lagoa, os organismos pequenos, isto é, as bactérias, algas e protozoários, contribuem para a maior parte da respiração da comunidade, enquanto que os maiores animais invertebrados contêm a maior parte da biomassa. Como se destacou muitas vezes, *qualquer avaliação holística ou total dos ecossistemas tem de basear-se em medições coordenadas da estrutura da existência permanente e das taxas da função*, tornando-se as medições da última cada vez mais necessárias à medida que o tamanho dos organismos decresce. No Capítulo 19 revêem-se alguns dos problemas, e perspectivas de aperfeiçoar a tecnologia, ligados com a componente «microbiana» do ecossistema.

## Capítulo 4 — PRINCÍPIOS E CONCEITOS RELATIVOS AOS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS

---

### 1. PADRÕES E TIPOS BÁSICOS DE CICLOS BIOGEOQUÍMICOS

#### Enunciado

Os elementos químicos, incluindo todos os elementos essenciais do protoplasma, tendem a circular na biosfera, por vias características, do ambiente para os organismos e destes novamente para o ambiente. Estas vias mais ou menos circulares são conhecidas por *ciclos biogeoquímicos*. O movimento daqueles elementos e compostos inorgânicos que são essenciais à vida pode designar-se apropriadamente por *ciclo nutritivo*. Por cada ciclo é também conveniente designar dois compartimentos ou reservatórios: (1) o *reservatório de depósito*, o componente maior, de movimento lento e geralmente não biológico e (2) o *reservatório de troca ou de ciclo*, porção mais pequena mas mais activa, que está rapidamente em permuta (isto é, em movimento para a frente e para trás) entre os organismos e o seu ambiente imediato. Do ponto de vista da biosfera como um todo, os ciclos biogeoquímicos classificam-se em dois grupos básicos: (1) *tipos gasosos*, nos quais o depósito está na atmosfera ou na hidrosfera (oceano) e (2) *tipos sedimentares*, nos quais o depósito está na crosta terrestre.

#### Explicação

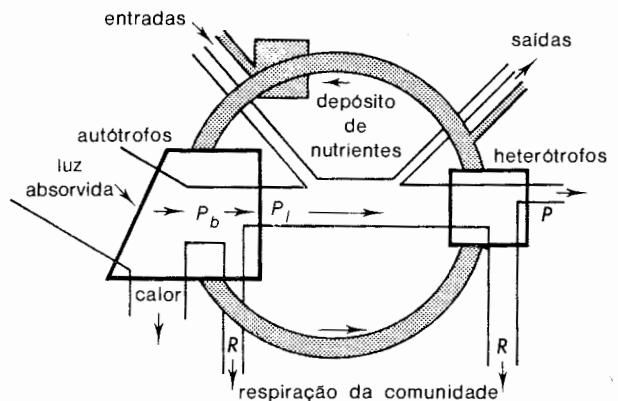
Como se destacou na Secção 2 do Capítulo 2, em ecologia é útil estudar não apenas organismos e suas relações com o ambiente mas também o ambiente básico não vivo em relação com os organismos. Dos 90 e tal elementos conhecidos como existindo

na natureza, sabe-se que entre 30 e 40 são necessários aos organismos vivos. Alguns elementos como o carbono, o hidrogénio, o oxigénio e o azoto são necessários em grande quantidade, outros são-no em quantidades pequenas ou mesmo diminutas. Qualquer que seja a necessidade, os elementos essenciais (tal como os elementos não essenciais) apresentam ciclos biogeoquímicos definidos.

«Bio» refere-se a organismos vivos e «geo» às rochas, ao ar e à água da Terra. A geoquímica é uma ciência importante relacionada com a composição química da terra e com a troca de elementos entre os diversos pontos da crosta terrestre e dos oceanos, rios e outras massas de água (ver a revisão devida a Vallentyne, 1960). A biogeoquímica, termo que tomou relevo por motivo das monografias iniciais de G. E. Hutchinson (1944, 1950), tornou-se, assim, o estudo da troca ou do fluxo (isto é, do movimento para um lado e para o outro) dos materiais, entre os componentes vivos e não vivos da biosfera.

Na Figura 4-1, está sobreposto um ciclo biogeoquímico a um diagrama simplificado de corrente de energia para mostrar como a corrente da energia, de um só sentido, impulsiona o ciclo da matéria. Na natureza os elementos nunca estão, ou quase nunca estão, distribuídos homogeneamente, nem se encontram presentes em todo o ecossistema sob a mesma forma química. Na Figura 4-1, o reservatório de depósito, a porção que está química ou fisicamente longe dos organismos, é indicado por uma caixa rotulada «reservatório de nutrientes», ao passo que a porção do ciclo está indicada pelo círculo pontilhado que vai dos autotróficos aos heterotróficos e regressa. Por vezes, a parte do depósito também é designada por reservatório «indisponível» e a porção activa do ciclo como o reservatório «disponível» ou «de troca»; semelhante designação é admissível desde que se entenda claramente que estes termos são relativos. Um átomo existente no depósito não está necessariamente indisponível para os organismos permanentemente, uma vez que existem correntes lentas entre os componentes disponíveis e indisponíveis.

Figura 4-1. Um ciclo biogeoquímico (círculo sombreado) sobreposto a um diagrama simplificado de corrente de energia, pondo em contraste a circulação de materiais com a corrente de energia de sentido único.  $P_b$  = produção bruta;  $P_l$  = produção primária líquida, que pode ser consumida no interior do sistema por heterótrofos ou exportada para fora do sistema;  $P$  = produção secundária;  $R$  = respiração. (Segundo E. P. Odum, 1963.)



Alguns ciclos, como sejam aqueles que envolvem o carbono, o azoto, ou o oxigénio, ajustam-se muito rapidamente, por si próprios, às perturbações, por causa do grande depósito atmosférico. Os aumentos locais na produção de CO<sub>2</sub>, por oxidação ou combustão, por exemplo, tendem a ser rapidamente dissipados pelo movimento do ar e a acrescida oferta é compensada através do aumento da absorção pelas plantas e com a formação de carbonatos no mar. Os ciclos de tipo gasoso podem, deste modo, considerar-se como relativamente «perfeitos» em sentido global, dado que se opera um controlo natural de retroacção negativa (ver página 51 para análise da retroacção). Contudo, como já foi indicado, o homem está a verificar que os distúrbios locais podem ser prejudiciais e que há limites definidos para a capacidade de ajustamento automático da atmosfera tomada no seu conjunto! Os ciclos sedimentares, que envolvem elementos como o fósforo ou o ferro, tendem a ser menos perfeitos e mais facilmente rompíveis por perturbações locais, dado que a grande massa de material se encontra num depósito relativamente inactivo e imóvel na crosta da terra. Consequentemente, uma certa porção do material de troca tende a «perder-se» por longos períodos de tempo quando o movimento «encosta abaixo» é mais rápido do que o retorno «encosta acima». Como se verá, os mecanismos de retorno ou de «reciclagem» são em muitos casos principalmente bióticos.

Hutchinson (1948*a*) assinala que o homem é único no sentido em que, não só necessita dos 40 elementos essenciais, mas também na sua cultura complexa utiliza quase todos os outros elementos, bem como os sintéticos mais recentes. Acelerou de tal forma o movimento de muitos materiais que os ciclos tendem a tornar-se imperfeitos, ou os processos a tornarem-se «acíclicos», do que resulta que o homem sofre cada vez mais com a situação paradoxal de muito pouco aqui e demasiado além. Por exemplo, extrai-se a trata-se a rocha fosfatada com uma tal negligência que se produz uma grave poluição na vizinhança das minas e das fábricas de fosfato. Depois, com igual miopia aguda, aumenta-se o fornecimento de fertilizantes fosfatados nos sistemas agrícolas, sem controlar por qualquer via o inevitável acréscimo nas saídas escoadas o que afecta severamente as vias aquáticas e reduz a qualidade da água mediante eutroficação (para definição deste termo ver página 22). No Capítulo 2 (ver página 53) foi introduzido o conceito do homem como «poderoso agente geológico».

O objectivo da conservação dos recursos naturais, no seu sentido mais amplo, consiste em tornar os processos acíclicos mais cíclicos. O conceito de «reciclagem» deve tornar-se num objectivo principal para a sociedade. Reciclar a água constitui um bom ponto de partida, uma vez que caso se possa manter e reparar o ciclo hidrológico, o homem terá uma melhor possibilidade de controlar os nutrientes que se deslocam juntamente com a água. Voltar-se-á ao assunto nos Capítulos 16 e 21.

## Exemplos

Bastarão três exemplos para ilustrar o princípio do movimento cíclico. O ciclo do azoto (Figura 4-2) é um exemplo de um ciclo de tipo gasoso muito complexo; o ciclo do fósforo (Figura 4-3) é um exemplo de um tipo sedimentar mais simples, e possivelmente menos perfeito. Como será destacado no Capítulo 5, ambos estes elementos são com frequência factores muito importantes, limitando e controlando a abundância dos organismos, e têm, assim, sido sujeitos a muita atenção e estudo. O ciclo do enxofre (Figura 4-5) é muito apropriado para ilustrar as ligações entre o ar, a água e a crosta terrestre. Os ciclos do azoto e do enxofre ilustram ambos o papel fundamental desempenhado pelos microrganismos, e também as dificuldades provocadas pela poluição industrial do ar.

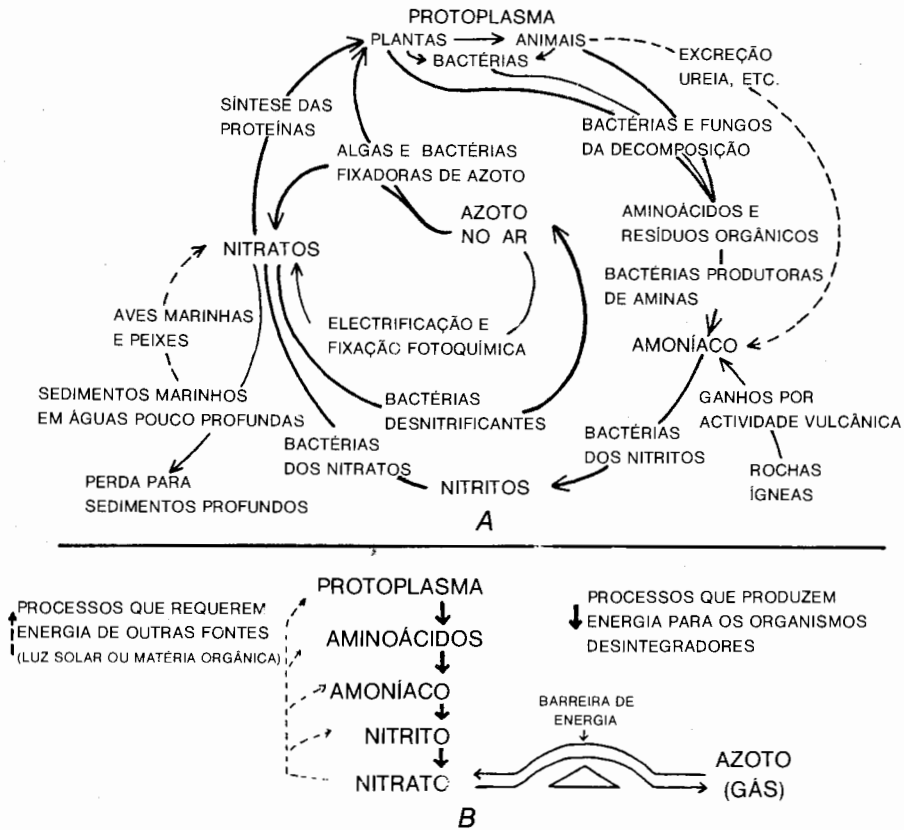


Figura 4-2. Duas maneiras de representar o ciclo biogeoquímico do azoto, um exemplo de um ciclo auto-regulado, relativamente perfeito, com um grande depósito gasoso. Em A, a circulação do azoto entre os organismos e o ambiente está representada juntamente com os microrganismos responsáveis pelos passos principais. Em B, os mesmos passos básicos estão dispostos numa série ascendente-descendente, com as formas de alta energia no topo para distinguir os passos que requerem energia dos que a libertam.

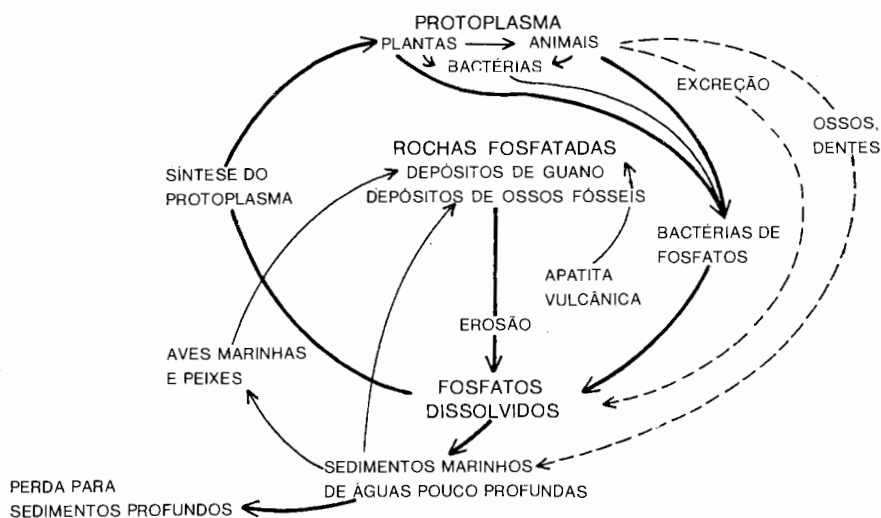


Figura 4-3. Ciclo do fósforo. O fósforo é um elemento raro em comparação com o azoto. Nas águas naturais, a sua proporção para o azoto é de aproximadamente 1 para 23 (Hutchinson, 1944a). A erosão química nos Estados Unidos da América tem sido avaliada em 34 toneladas métricas por quilómetro quadrado e ano. O cultivo durante cinquenta anos de solos virgens no Middle West reduziu o teor em  $P_2O_5$  de 36 por cento (Clarke, 1924). Como o diagrama ilustra, os factos indicam que a restituição do fósforo à terra não tem acompanhado a sua perda para o oceano.

Como se ilustra na Figura 4-2A, o azoto no protoplasma passa de uma forma orgânica a inorgânica por acção de uma série de bactérias decompositoras, cada uma delas especializada numa parte particular da tarefa. Uma fracção deste azoto termina em nitrato, a forma mais prontamente utilizável pelas plantas verdes (embora alguns organismos possam utilizar o azoto noutras formas, como se ilustra), completando assim o ciclo. O ar, que contém 80 por cento de azoto, é o maior depósito e a válvula de segurança do sistema. O azoto penetra continuamente no ar por acção das bactérias desnitrificantes e retorna continuamente ao ciclo por acção de bactérias fixadoras de azoto ou de algas e mediante a acção dos relâmpagos (isto é, da electrificação). Na Fig. 4-2B, ilustram-se os componentes do ciclo do azoto em termos da energia necessária para o funcionamento do ciclo. Os passos que ocorrem desde as proteínas até aos nitratos facultam energia para os organismos que levam por diante a decomposição, enquanto que os passos de regresso requerem energia proveniente de outras fontes, tais como matéria orgânica ou luz solar. Por exemplo, as bactérias quimiossintéticas (ver página 38) *Nitrosomonas* (que convertem amónio em nitrito) e *Nitrobacter* (que convertem nitrito em nitrato) obtêm a energia da decomposição, ao passo que as bactérias desnitrificantes e as fixadoras de azoto carecem de energia proveniente de outras fontes para a realização das respectivas transformações. No modelo de ecossistema da soja foram avaliadas as

necessidades em hidratos de carbono para a fixação de azoto (Quadro 3-6, página 75). O micronutriente molibdénio é igualmente necessário como parte do sistema de enzimas fixadoras de azoto e pode, algumas vezes, ser um factor limitante, como será analisado no próximo capítulo.

Até cerca de 1950, pensou-se que a capacidade para fixar azoto atmosférico estava limitada aos seguintes tipos, pouco numerosos embora abundantes, de organismos:

Bactérias livres – *Azotobacter* (aeróbias) e *Clostridium* (anaeróbias).

Bactérias simbióticas dos nódulos das plantas leguminosas – *Rhizobium* (ver Figura 4-4).

Algas azuis-verdes (ou azuis) – *Anabaena*, *Nostoc* e outros membros da ordem Nostocales (ver resumo de Fogg e Stewart, 1966).

Depois descobriu-se que as bactérias púrpuras *Rhodospirillum* e outras representantes das bactérias fotossintéticas são fixadores de azoto (ver Kamen e Gest, 1949; Kamen, 1953) e que uma diversidade de bactérias do solo do tipo das pseudomonas também têm esta capacidade (ver Anderson, 1955). O uso do marcador isotópico  $^{15}\text{N}$  e o método de redução do acetileno (a enzima fixadora do azoto,

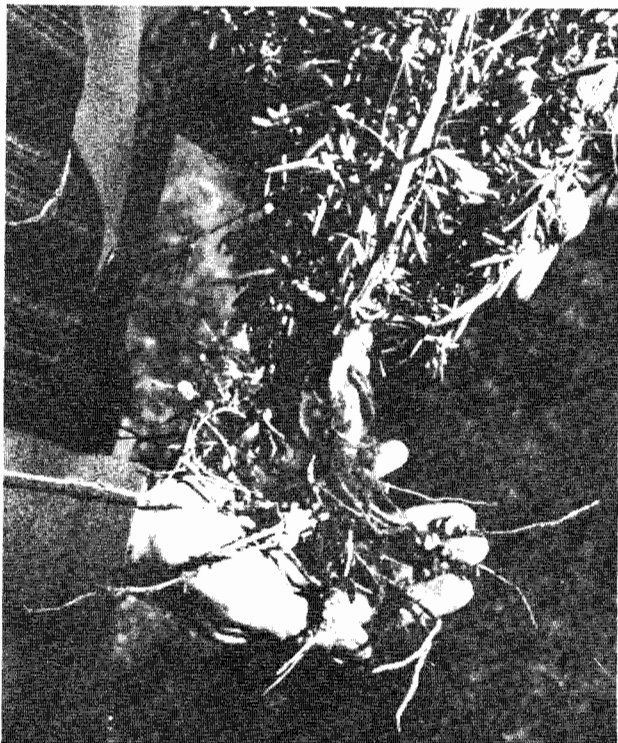


Figura 4-4. Nódulos radiculares numa leguminosa, albergue das bactérias fixadoras de azoto do tipo simbiótico ou mutualista (ver também Figura 4-2). A leguminosa apresentada é o «blue lupine» (género *Lupinus*), uma variedade cultivada utilizada no sueste dos E. U. A. (fotografia do U. S. Soil Conservation Service.)



nitrogenase e a redução do acetileno a etileno, facultando um indicador sensível da fixação do azoto ver Steward *et al.*, 1967) deram como resultado uma «revolução na medição» que está a revelar encontrar-se a capacidade de fixar azoto largamente espalhada entre os microrganismos fotossintéticos, quimiossintéticos e heterotróficos. Existe mesmo prova de que algas e bactérias vivendo em folhas e epífitas nas florestas tropicais húmidas fixam apreciáveis montantes de azoto atmosférico, parte do qual pode ser utilizado pelas próprias árvores. Contudo, não foi demonstrado que plantas superiores sejam capazes de fixar azoto sem qualquer auxílio. As leguminosas e alguns géneros de outras famílias de plantas vasculares (por exemplo, *Alnus*, *Casuarina*, *Coriaria*, *Ceanothus*, *Myrica*, *Araucaria*, *Ginkgo*, *Elaeagnus*) apenas o fazem com a ajuda de bactérias simbióticas. Do mesmo modo, alguns líquenes são capazes de fixar azoto por intermédio das algas simbióticas azuis-verdes (ou azuis). Em resumo, parece que a fixação biológica do azoto pelos microrganismos livres e simbióticos ocorre nos estratos tanto autotróficos como heterotróficos dos ecossistemas e nas zonas tanto aeróbias como anaeróbias dos solos e dos sedimentos aquáticos.

Hutchison, em 1944, avaliou que o montante de azoto fixado do ar anda entre 140 e 700 mg por m<sup>2</sup> (entre 1,4 e 7 kg por hectare) e por ano para a biosfera tomada no seu conjunto. Pensa-se que a maior parte desta fixação é biológica, provindo da electrificação e da fixação fotoquímica apenas uma pequena parte (não mais do que 35 mg por m<sup>2</sup> e ano nas regiões temperadas). Estimativas recentes (ver Delwiche, 1965, 1970), figuram a fixação biológica do N na superfície terrestre do Globo em pelo menos 1 g por m<sup>2</sup> e ano (cerca de 10 kg por hectare). Em áreas férteis, a fixação biológica deve ser muito maior do que estas médias mundiais, da ordem dos 20 g por m<sup>2</sup> e ano (cerca de 200 kg por hectare), de acordo com Fogg (1955). Não existem ainda disponíveis estimativas das intensidades anuais de fixação para os grandes lagos e os oceanos. Dugdale (1966) registou que a fixação de N nas zonas fóticas de lagos pequenos variava de 1 a 50 µg por litro e dia; os valores altos foram registados em lagos um tanto poluídos com grandes populações de algas azuis-verdes. Embora a velocidade de fixação de azoto por m<sup>2</sup> seja indubitavelmente menor no oceano do que na terra (em virtude da baixa produtividade generalizada), o montante total de azoto fixado nos oceanos é necessariamente grande e muito importante para o ciclo global. Em toda a parte da biosfera, a chuva é importante na rápida reciclagem do azoto disponível. Nas regiões húmidas, há azoto suficiente (e outros nutrientes) na água da chuva para suportar as plantas epífitas que não têm outra fonte de nutrientes minerais, embora muitas epífitas obtenham elementos lixiviados das gotas de água que caem das folhas das árvores que se encontram a nível superior. Tem-se verificado que a entrada anual nos ecossistemas de azoto da água das chuvas anda à volta de 0,75 g por m<sup>2</sup> nas áreas temperadas húmidas e à volta de 3,0 g por m<sup>2</sup> nos trópicos húmidos (ver Goldschmidt, 1954). Grande parte dele está sob a forma de amoníaco ou outros componentes voláteis libertados pelas comunidades

biológicas, enquanto que uma fracção desconhecida resulta da fixação não biológica na atmosfera.

A importância das bactérias fixadoras de azoto associadas com as leguminosas (Figura 4-5) é bem conhecida, certamente, e na agricultura moderna a contínua fertilidade da terra cultivada é mantida tanto por rotações envolvendo leguminosas como pela aplicação de fertilizantes azotados. As secreções pelas raízes das leguminosas estimulam o crescimento das bactérias dos nódulos, e as secreções das bactérias provocam deformações nos pêlos radiculares, o primeiro passo na formação dos nódulos (Nutman, 1956). Evoluíram estirpes de bactérias que apenas poderão crescer em certas espécies de leguminosas. A utilização da fixação biológica do N tem vantagens sobre a utilização maciça de fertilização azotada, do ponto de vista da manutenção da estrutura do solo e da prevenção contra a poluição por escoamento. Infelizmente, uma tal reciclagem «natural» requer pousios e rotações de culturas que não facultam as produções a curto prazo da cultura contínua de grãos. Contudo, como foi discutido no capítulo anterior, há uma forte evidência de que a terra precisa de «repouso» periodicamente, caso se pretenda manter a sua qualidade e produtividade a longo prazo. No Oriente verificou-se que as algas azuis que ocorrem naturalmente nos arrozais são muito importantes na manutenção da fertilidade sob cultura intensiva. O semear os campos de arroz com algas extra conduz muitas vezes a maiores produções (Tamiya, 1957). Um ponto importante a destacar, em sumário, é que o principal mecanismo para mobilizar o azoto do depósito atmosférico para o ciclo da produtividade é a fixação biológica de azoto pelas bactérias e algas. Se o homem estiver disposto a compartilhar alimento com estes «micróbios amigos» e não envenenar o seu ambiente, solo e água, eles farão este trabalho vital sem qualquer encargo! (Ver Burris, 1969).

Os mecanismos de retroacção, auto-reguladores, ilustrados de uma forma muito simplificada por meio de setas no diagrama (Figura 4-2), tornam o ciclo do azoto um ciclo relativamente perfeito, quando se consideram grandes áreas ou a biosfera como um todo. Uma parte do azoto de regiões muito populosas, de águas doces e de águas superficiais perde-se nos sedimentos profundos do oceano e fica assim fora de circulação, pelo menos por algum tempo (porventura alguns milhões de anos). Esta perda é compensada pela entrada de azoto no ar com origem nos gases vulcânicos. Assim, a actividade vulcânica não deve ser inteiramente lastimada, pois também ela apresenta certa utilidade! Quanto mais não fora, a ecologia ensina a não fazer julgamentos fáceis sobre se uma coisa ou um organismo é «útil» ou «prejudicial». Deve-se considerar a «totalidade» do problema antes de se pronunciar um julgamento. Tapar todos os vulcões do mundo, mesmo que isso fosse tecnicamente possível, poderia muito bem provocar a morte pela fome de muito mais gente do que a que poderia ser dessa maneira salva dos desastres das erupções. Os capítulos seguintes contêm muitos outros exemplos desta natureza.

O ciclo do fósforo, em comparação com o ciclo do azoto, parece ser um tanto mais simples. Como a Figura 4-3 ilustra, o fósforo, um elemento constituinte importante e necessário do protoplasma, tende a «circular», sendo os compostos orgânicos decompostos eventualmente até aos fosfatos que ficam novamente disponíveis para as plantas. O grande depósito de fósforo não é, contudo, o ar mas sim as rochas ou outros depósitos que se formaram nas passadas idades geológicas. Estas últimas são gradualmente erosionadas, libertando fósforo para os ecossistemas, porém escapa-se muito fosfato para o mar, onde uma parte se deposita nos sedimentos superficiais e outra parte se perde nos sedimentos profundos. Os meios de devolver fósforo ao ciclo podem ser no presente provavelmente inadequados para compensar as perdas. Nalgumas partes da Terra não ocorre presentemente qualquer ampla elevação de sedimentos, e a acção das aves marinhas e do peixe (trazidos para terra por animais e pelo homem) não é adequada. As aves marinhas desempenharam, manifestamente, um papel importante na restituição do fósforo ao ciclo (como o

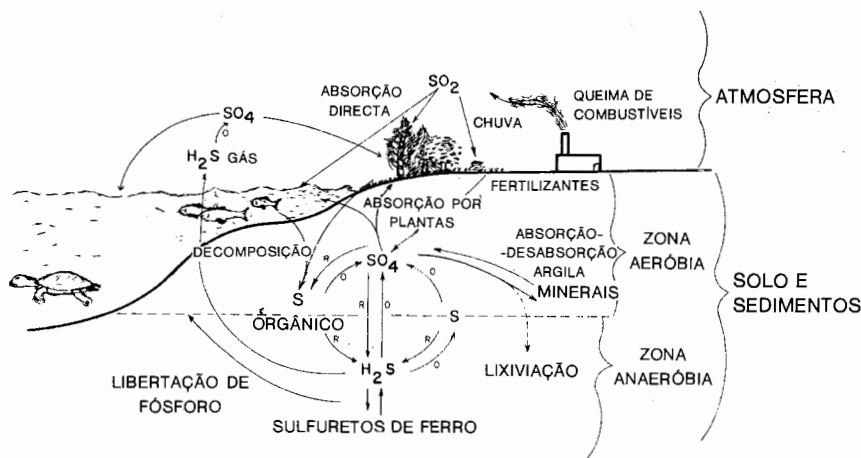


Figura 4-5. O ciclo de enxofre ligando o ar, a água e o solo. O diagrama central em «forma de roda» ilustra oxidações (O) e reduções (R) que produzem alterações básicas entre o depósito de sulfato ( $\text{SO}_4$ ) disponível e o depósito de reserva profundo de sulfureto de ferro, nos solos e sedimentos. Microrganismos especializados são em grande parte responsáveis pelas transformações seguintes:  $\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{S} \rightarrow \text{SO}_4$ , bactérias do enxofre, incolores, verdes e púrpuras;  $\text{SO}_4 \rightarrow \text{H}_2\text{S}$  (redução anaeróbia do sulfato), bactérias desulfobáctérias;  $\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{SO}_4$  (oxidantes aeróbios do sulfureto), bactérias tiobacilos;  $\text{S} \text{ orgânico} \rightarrow \text{SO}_4$  e  $\text{H}_2\text{S}$ , microrganismos heterotróficos aeróbios e anaeróbios, respectivamente. O metabolismo destas várias bactérias do enxofre está descrito no Capítulo 2. A produção primária explica, naturalmente, a incorporação do sulfato na matéria orgânica, ao passo que a excreção animal é uma fonte de sulfato reciclado (ver Figura 4-11). Óxidos de enxofre ( $\text{SO}_2$ ) libertados na atmosfera ao queimar combustíveis fósseis, especialmente carvão, estão a converter-se cada vez mais em componentes nefastos da poluição industrial do ar.

provam os fabulosos depósitos de guano na costa do Peru). Esta transferência de fósforo e de outros materiais do mar para a terra pelas aves continua, mas não aparentemente ao ritmo com que ocorria em idades passadas. O homem, infe-

lizmente, aparece a acelerar os ritmos das perdas de fósforo e desta forma a tornar o seu ciclo menos perfeito. Embora o homem capture grande quantidade de peixe do mar, Hutchinson avaliou que apenas cerca de 60 000 toneladas de fósforo elementar por ano são restituídas desta forma, em comparação com um ou dois milhões de toneladas de rocha fosfatada que é extraída e, na maior parte, arrastada pela água, perdendo-se. Os agrónomos dizem que não existe razão imediata para preocupações, uma vez que as reservas conhecidas de rochas fosfatadas são grandes. Neste momento, o homem está mais preocupado com o «atascamento do tráfego» do fosfato dissolvido nas vias aquáticas, em resultado da crescente «erosão» que não pode ser compensada pela «síntese do protoplasma» e pela «sedimentação» (ver diagrama, Figura 4-3). Porém, o homem deve, em última análise, acabar por completar o ciclo do fósforo em larga escala, caso pretenda evitar a fome. Claro está que alguns levantamentos geológicos elevando os «sedimentos perdidos» poderiam resolvê-lo, quem sabe? Um processo de reciclar o fósforo «encosta acima» que está a ser experimentado envolve a pulverização da água sobranante na vegetação das terras altas em vez de a canalizar directamente para as vias aquáticas. De qualquer forma, dê-se atenção ao diagrama do ciclo do fósforo; a sua importância deve aumentar gradualmente no futuro.

Na Figura 4-5, apresenta-se um diagrama amplo do ciclo do enxofre. Muitas das características principais dos ciclos biogeoquímicos são ilustradas por este diagrama, como, por exemplo: o grande reservatório de depósito no solo e nos sedimentos e um depósito mais pequeno na atmosfera; o papel principal desempenhado na rápida corrente do depósito (a «roda» central na Figura 4-5) por microrganismos especializados que funcionam como uma equipa de corredores de estafeta, cada qual levando a efeito uma oxidação ou redução específica (ver legenda da Figura 4-5); a «recuperação microbiana» dos sedimentos profundos resultante do movimento ascendente de uma fase gasosa ( $H_2S$ ), como se analisou na página 39; a interacção dos processos geoquímicos e meteorológicos (erosão, sedimentação, lixiviação, chuva, adsorção-desadsorção, etc.) e processos biológicos (produção e decomposição); e a interdependência do ar, água e solo na regulação do ciclo a nível global. O sulfato ( $SO_4$ ), tal como o nitrato e o fosfato, é a principal forma disponível que é reduzida pelos autotróficos e incorporada em proteínas, sendo o enxofre um constituinte essencial de certos aminoácidos. O ecossistema não necessita de tanto enxofre como de azoto ou de fósforo, nem ele é com tanta frequência limitante para o crescimento das plantas e dos animais; não obstante, o ciclo do enxofre é um ciclo chave no padrão global da produção e da decomposição, como já foi referido no Capítulo 2 (Secção 3). Por exemplo, quando se formam sulfuretos de ferro nos sedimentos, o fósforo é convertido de uma forma insolúvel numa forma solúvel (veja-se a seta da «libertação de fósforo» na Figura 4-5) ficando assim disponível para os organismos vivos. Está aqui uma excelente ilustração de como um ciclo regula

outro. O interessante metabolismo de diferentes tipos de bactérias do enxofre já foi discutido (páginas 37-38), e o papel desempenhado pelo ciclo do enxofre na zonagem dos sedimentos marinhos é ilustrado na Figura 12-13, Capítulo 12.

Tanto os ciclos do azoto como do enxofre estão a ser cada vez mais afectados pela poluição industrial do ar. Os óxidos de azoto ( $\text{NO}$  e  $\text{NO}_2$ ) e de enxofre ( $\text{SO}_2$ ) são, como regra, apenas passos transitórios nos respectivos ciclos e ocorrem na maior parte dos ambientes em concentrações muito baixas. Contudo, a queima de combustíveis fósseis aumentou grandemente as concentrações de óxidos voláteis no ar, especificamente nas áreas urbanas, até um ponto em que se tornam tóxicos para os componentes bióticos dos sistemas. Em 1966, estes óxidos constituíam cerca de um terço dos 125 milhões de toneladas de poluentes do ar industrial que se calcula terem sido descarregados no ar sobre os Estados Unidos da América. As centrais eléctricas a carvão constituem a maior fonte de  $\text{SO}_2$  e o automóvel é a maior fonte de  $\text{NO}_2$ . O anidrido sulfuroso prejudica o processo fotossintético (a destruição da vegetação à volta das fundições de cobre é provocada por este poluente; ver Figura 2-8A), e os óxidos de azoto podem causar dificuldades nos processos respiratórios dos animais superiores e do homem. Além do mais, as reacções químicas com outros poluentes produzem um sinergismo (= o efeito total da interacção excede a soma dos efeitos de cada substância) que aumenta o perigo. Por exemplo, na presença de radiação ultravioleta da luz do sol, o  $\text{NO}_2$  reage com hidrocarbonetos não combustíveis (produzidos ambos em grandes quantidades pelos automóveis) com produção de «smog fotoquímico» com efeitos lacrimejantes (ver a composição química deste tipo de poluição do ar na página 45). É de esperar que um novo modelo do motor de combustão interna, a eliminação do enxofre da gasolina e a transição para a energia atómica na produção de energia eléctrica venham a atenuar estes graves transtornos nos ciclos do azoto e do enxofre. Porém, estas mudanças na estratégia do homem relativa à utilização de energia criarão outros problemas que é necessário prever (ver Capítulo 16).

## 2. ESTUDO QUANTITATIVO DOS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS

### Enunciado

Os ritmos de troca ou transferência de um lugar para o outro são mais importantes na determinação da estrutura e da função de um ecossistema do que as quantidades presentes em qualquer momento e em qualquer lugar. Para compreender o papel do homem nos ciclos de materiais e, portanto, para melhor o controlar, é preciso quantificar, tanto as *taxas* de reciclagem, como os *estados constan-*

tes. Durante os últimos 25 anos, aperfeiçoamentos nas técnicas dos traçadores, na química de massa, no controlo e detecção remota (quatro das seis «revoluções» em matéria de medição mencionadas no Capítulo 1; ver página 8) tornaram possível medir taxas de eiclagem em unidades de apreciável dimensão, como os lagos e as florestas e começar a importantíssima tarefa de quantificar os ciclos biogeoquímicos a nível global.

## Exemplos

Os diagramas como os das Figuras 4-2, 4-3 e 4-5 apenas ilustram as grandes linhas dos ciclos biogeoquímicos. As relações quantitativas, isto é, a quantidade de material que passa pelas vias assinaladas pelas setas, e o ritmo a que passa, são ainda mal conhecidas. Os isótopos radioactivos, que ficaram disponíveis de um modo geral desde 1946, trouxeram um enorme estímulo para tais estudos, uma vez que esses isótopos se podem utilizar como «traçadores» ou «marcas» para seguir o movimento dos materiais. Convém realçar que os estudos de traçadores nos ecossistemas, como nos organismos, são concebidos por forma a que o montante de elemento radioactivo introduzido seja extremamente pequeno, em comparação com a quantidade de elemento não radioactivo já presente no sistema. Desta forma, nem a radioactividade nem os iões extra perturbam o sistema; o que acontece com o traçador (que pode ser detectado em quantidades extremamente pequenas pelas radiações reveladoras que emite) reflecte simplesmente o que acontece normalmente ao material em estudo no sistema.

As lagoas e os lagos são locais de estudo especialmente propícios, uma vez que os seus ciclos de nutrientes são relativamente autónomos durante curtos períodos de tempo. Seguindo as experiências pioneiras de Coffin, Hayes, Jodrey e Whiteway (1949), e as de Hutchinson e Bowen (1948, 1950), têm surgido numerosos trabalhos relatando os resultados de utilização do fósforo radioactivo ( $^{32}\text{P}$ ) e de outras técnicas sofisticadas nos estudos da circulação do fósforo nos lagos. Hutchinson (1957) e Pomeroy (1970) resumiram os estudos sobre as taxas de circulação do fósforo e de outros elementos vitais.

Tem-se verificado, em geral, que o fósforo não se move uniforme e suavemente dos organismos para o meio e deste para os organismos, como se poderá julgar observando o diagrama constante da Figura 4-3, ainda que, como já foi indicado, o equilíbrio tenda a estabelecer-se a longo prazo. Em qualquer momento, a maior parte do fósforo está ligada quer aos organismos quer a sólidos (isto é, detritos orgânicos ou partículas inorgânicas que constituem os sedimentos). Nos lagos, a quantidade máxima susceptível de se encontrar em forma solúvel, em qualquer momento, anda pelos 10 por cento. Um rápido movimento de vaivém ou de inter-

câmbio ocorre constantemente, porém o intenso movimento entre os estados sólido e dissolvido é com frequência irregular ou «brusco», com períodos de libertação líquida a partir dos sedimentos seguidos de períodos de absorção líquida pelos organismos ou pelos sedimentos, consoante as condições sazonais de temperatura e as actividades dos organismos. Geralmente, a velocidade de absorção é mais rápida do que a velocidade de libertação. As plantas absorvem facilmente fósforo na obscuridade e em outras condições, quando o não podem utilizar. Durante períodos de rápido crescimento dos produtores, o que acontece com frequência na Primavera, todo o fósforo disponível pode ficar ligado aos produtores e aos consumidores. O sistema pode então ficar «mais lento» até que os corpos, as fezes, etc., possam ser decompostos e os nutrientes libertados. Contudo, a concentração de fósforo em qualquer altura pode ter pouca relação com a produtividade do ecossistema. Um baixo nível dissolvido de fosfato poderá indicar que o sistema se encontra empobrecido ou que há uma actividade metabólica muito activa; apenas medindo a taxa de fluxo pode ser determinada a verdadeira situação. Pomeroy (1960) resume este interessante ponto da forma seguinte: «A medição da concentração do fosfato dissolvido em águas naturais oferece uma indicação muito limitada do fósforo disponível. No sistema, muito parasitas. Nos trópicos húmidos, por outro lado, a remoção da floresta retira a capacidade da terra para conservar e reciclar os nutrientes (tal como para combater pragas), em face das temperaturas elevadas durante todo o ano e dos períodos de chuvas lixiviadoras. Com grande frequência, a produtividade das culturas declina do fosfato, ou virtualmente todo, pode encontrar-se no interior dos organismos em qualquer altura, porém, poderá renovar-se a cada hora, o que determinará um constante abastecimento de fosfato aos organismos capazes de o concentrar a partir de uma solução diluída. Estes sistemas podem permanecer biologicamente estáveis durante consideráveis períodos de tempo, pese embora a ausência aparente de fósforo disponível. As observações aqui apresentadas sugerem que um rápido fluxo de fósforo é típico de sistemas altamente produtivos e que a taxa de fluxo é mais importante do que a concentração, no que se refere à manutenção de altas intensidades de produção orgânica».

O conceito de renovação, tal como foi introduzido no Capítulo 2 (página 25), é um conceito útil para comparar os ritmos de troca entre os diferentes componentes de um ecossistema. Em termos de troca, depois do equilíbrio ter sido estabelecido, a *razão de renovação* é a fracção do quantitativo total de uma substância presente num componente que é libertada (ou que entra) durante um dado intervalo de tempo, ao passo que o *tempo de renovação* é o recíproco daquela, isto é, o tempo necessário para repor uma quantidade de substância igual à quantidade presente no componente (ver Robertson, 1957, para a análise destes conceitos). Por exemplo, se 1000 unidades estão presentes num componente e 10 saem ou entram em cada hora, a razão (ritmo) de renovação é 10/1000 ou 0,01 ou 1 por cento por hora.

Deste modo, o tempo de renovação será  $1000/10$  ou 100 horas. O *tempo de residência*, uma expressão largamente utilizada na literatura geoquímica, é um conceito semelhante ao conceito de tempo de renovação, uma vez que se refere ao tempo durante o qual uma dada quantidade de substância permanece num determinado compartimento de um sistema. No Quadro 4-1, facultam-se dados do tempo de renovação de dois componentes, a água e os sedimentos, em três lagos. Os lagos mais pequenos têm um tempo de renovação mais curto, presumivelmente por ser maior a razão entre a superfície da «vasa» do fundo e o volume de água. Em geral, o tempo de renovação para a água de lagos pequenos ou superficiais é uma questão de dias ou semanas; para os grandes lagos pode ser uma questão de meses.

Estudos com fertilizantes marcados com  $^{32}\text{P}$  em ecossistemas terrestres revelaram padrões semelhantes; uma grande parte do fósforo está «presa» e indisponível para as plantas em cada momento (ver o resumo de algumas destas experiências em Comar, 1957). Um resultado muito prático de estudos intensivos em matéria de ciclos de nutrientes tem sido a repetida demonstração que a excessiva fertilização pode ser tão «prejudicial», do ponto de vista dos interesses do homem, como a fertilização insuficiente. Quando se adicionam mais materiais do que aqueles que podem ser utilizados pelos organismos activos nessa altura, o excesso é com frequência rapidamente ligado ao solo ou aos sedimentos ou mesmo completamente perdido (como na lexiviação), e não está disponível na altura em que mais se pretende o incremento do crescimento. A «descarga cega» de fertilizantes nos ecossistemas, como acontece com as lagoas para a produção de peixe, constitui não só um desperdício, no que se refere aos resultados desejados, como é também capaz de provocar alterações não previstas no sistema, bem como a poluição «rio abaixo». Uma vez que organismos diferentes estão adaptados a níveis específicos de materiais, um excesso continuado de fertilização pode determinar uma alteração nos tipos de organismos, porventura desencorajando aquele que o homem pretende e encorajando os tipos que este não deseja. Entre as algas, por exemplo, a espécie *Botryococcus braunii* apresenta um crescimento óptimo a uma concentração de fósforo de 89 mg por  $\text{m}^3$ , enquanto as da espécie *Nitzschia palea* crescem melhor a 18 mg por  $\text{m}^3$ . O aumentar o quantitativo de fósforo de 18 para 89 provocará a substituição de *Nitzschia* por *Botryococcus* (considerando as outras condições favoráveis para ambas as espécies), e isto poderá ter um efeito considerável nos tipos de animais que podem ser mantidos. No Capítulo 5 (página 178) descreve-se a completa destruição de uma indústria de ostras provocada por uma alteração nas populações de fitoplâncton, em resultado de um aumento de fertilização com fósforo e materiais azotados.

Como já se assinalou no Capítulo 2, as massas de água não são sistemas fechados, devendo sim ser consideradas como partes de bacias de drenagem ou sistemas de «bacias hidrográficas» mais amplos. Como também foi assinalado, os sis-



### Quadro 4-1

*Estimativas do Tempo de Renovação do Fósforo na Água e Sedimentos de Três Lagos Obtidas Mediante Utilização do  $^{32}\text{P}$ \**

LAGO	ÁREA KM <sup>2</sup>	PROFUNDIDADE M	TEMPO DE RENOVAÇÃO EM DIAS		RAZÃO ENTRE O P MÓVEL E O P TOTAL NA ÁGUA
			ÁGUA	SEDIMENTOS	
Bluff	0,4	7	5,4	39	6,4
Punchbowl	0,3	6	7,6	37	4,7
Crecy	2,04	3,8	17,0	176	8,7

\* Segundo Hutchinson, 1957.

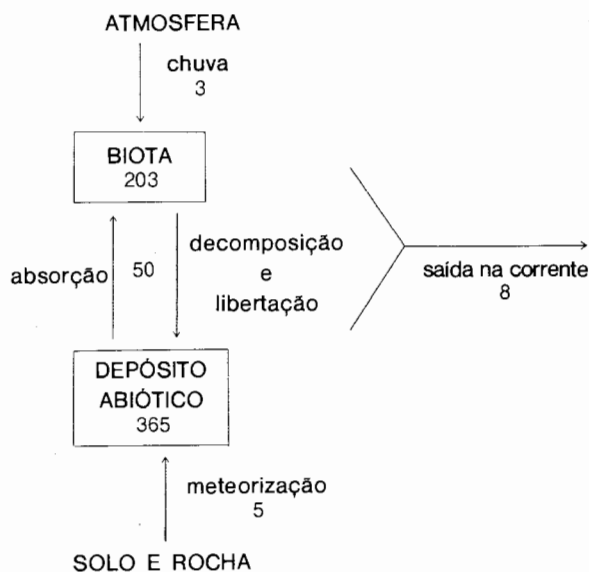
temas de bacias hidrográficas facultam uma espécie de unidade de ecossistema mínimo, no que se refere à prática do ordenamento pelo homem. A Figura 4-6 representa um modelo quantitativo do ciclo do cálcio para pequenas bacias hidrográficas florestadas de montanha em New Hampshire. Os dados são baseados em estudos de seis bacias hidrográficas, variando em dimensão dos 12 aos 48 hectares (Bormann e Likens, 1967). A precipitação, com uma média de 123 cm ou 58 polegadas por ano, foi medida por uma rede de estações de medição, e a quantidade de água que saía da bacia hidrográfica na corrente de drenagem de cada unidade foi medida por um medidor de caudais em forma de V semelhante ao ilustrado na Figura 2-4, página 25. Determinando a concentração de minerais na água entrada e saída, pode ser calculado o balanço de entrada-saída mineral. O teor em cálcio dos compartimentos bióticos e do solo foi calculado a partir de dados de Ovington (1962).

A retenção pela floresta inalterada e a reciclagem no seu interior mostrou ser tão eficaz que a estimativa da perda de cálcio pelo ecossistema apenas foi de 8 kg por hectare e ano (e para os outros nutrientes quantidades igualmente pequenas). Uma vez que 3 kg de cálcio eram repostos pela chuva, apenas seria necessária uma entrada de 5 kg por hectare para se alcançar um equilíbrio, e julga-se que isto é facilmente facultado através do ritmo normal de meteorização da rocha mãe que constitui o reservatório de «depósito». Um estudo recente de Thomas (1969), que usou o radionuclido  $^{45}\text{Ca}$  para medir a renovação, demonstra como as árvores dos andares inferiores, como as do género *Cornus*, actuam como «bombas» de cálcio, o que contraria o movimento descendente no solo e mantém assim o cálcio em circulação entre os organismos e as camadas superiores activas da manta morta e do solo.

Numa das bacias hidrográficas experimentais foi abatida toda a vegetação e suprimida toda a sua regeneração na estação seguinte pela aplicação aérea de herbicidas. Embora o solo tenha sido pouco afectado e não tenha sido removida maté-

ria orgânica por este procedimento, a perda de nutrientes minerais no caudal da corrente de saída foi de 3 a 15 vezes maior do que a verificada nas bacias hidrográficas intactas testemunhas (Likens, Bormann e Johnson, 1969). O aumento no caudal da corrente de saída, no caso do ecossistema submetido a corte, resultou fundamentalmente da eliminação da transpiração das plantas, e foi este caudal acrescido

*Figura 4-6.* Ciclo do cálcio numa bacia hidrográfica setentrional florestada baseado em dados de Bormann e Likens (1967) e Ovington (1962). Todas as cifras são quilogramas por hectare e ano. As cifras nas caixas são estimativas do teor dos compartimentos principais, ou «existências permanentes»; todas as restantes representam estimativas das taxas anuais de trânsito. As setas simples ilustram entradas para ou saídas da bacia hidrográfica tomada no seu conjunto; as setas duplas ilustram a troca entre os compartimentos biótico e abiótico dentro do sistema.



que arrastou quantidades adicionais de minerais. Tal como se salientou no capítulo anterior (ver página 73) a transpiração, tradicionalmente considerada como uma carga indesejável nos sistemas agrícolas, parece ser um mecanismo benéfico de conservação de nutrientes, bem como um subsídio de energia numa floresta. Uma vez mais, estudos quantitativos deste tipo revelam os verdadeiros custos, para a sociedade tomada no seu conjunto, de aumentar o caudal de água dos rios para alcançar aquilo que a longo prazo poderão constituir exigências insensatas e desnecessárias de uma sociedade industrial imprevidente. A remoção das florestas dos montes aumentará a «produção» da água para os vales (ver Hibbert, 1967), embora à custa tanto da qualidade da água como da capacidade produtiva e regeneradora do ar da bacia hidrográfica. Na próxima secção este assunto será retomado.

A Figura 4-7 é um modelo de compartimento de troca do fósforo numa bacia de alimentação de um pântano marinho na Geórgia, que é um sistema muito mais aberto do que o da bacia hidrográfica de montanha. Neste modelo estão integradas no circuito pulsações sazonais, visto que, segundo já se disse, o movimento dos materiais não é nem contínuo nem uma função linear do tempo. No pântano há um surto principal no crescimento da erva durante os meses mais

quentes, quando o fósforo é «bombeado» através das raízes da erva que penetram profundamente no sedimento anaeróbio. Este processo de «recuperação» verificou-se experimentalmente injectando  $^{32}\text{P}$  em sedimentos profundos. Dão-se duas pulsações maiores de decomposição que libertam fósforo na água, uma na parte mais quente do Verão e a outra no Outono quando grandes quantidades de erva morta são levadas do pântano pelas marés altas sazonais. Quando foram estabelecidos sistemas de equações diferenciais para descrever a forma como o teor em fósforo num compartimento afecta o das partes adjacentes do sistema, examinando-se de seguida o modelo inteiro com um computador analógico, verificou-se ser necessário efectuar alguns ajustes em vários dos «abastecimentos» com o objectivo de manter estáveis os «conteúdos» dos compartimentos mais pequenos. Estes procedimentos ilustram os dois pontos realçados na Secção 3 do Capítulo 1, a saber: (1) pode construir-se um modelo realístico, ainda que muito simplificado, a partir de uma quantidade relativamente pequena de dados directos, e (2) tais modelos podem ser «sintonizados» através de tratamento com computador para averiguar que coeficientes de transferência farão do modelo uma melhor imitação do mundo real (ver também Capítulo 10).

A importância dos animais que se nutrem de alimentos filtrados e de detritos para a renovação do ciclo do fósforo neste sistema de estuário foi verificada com o modelo. Trabalhos anteriores de Kuenzler (1961) tinham revelado que só por si a população de mexilhões (*Modiolus demissus*) «recicla» em cada dois dias e meio e a partir da água, uma quantidade de fósforo em partículas equivalente à quantidade presente na água (isto é, um tempo de renovação apenas de 2,5 dias

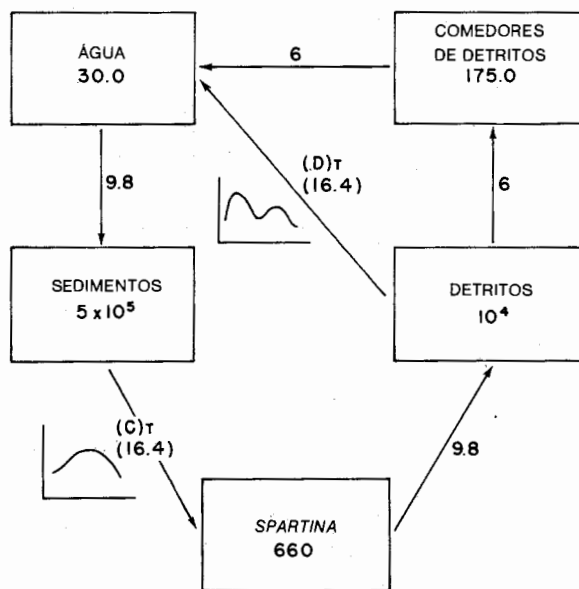


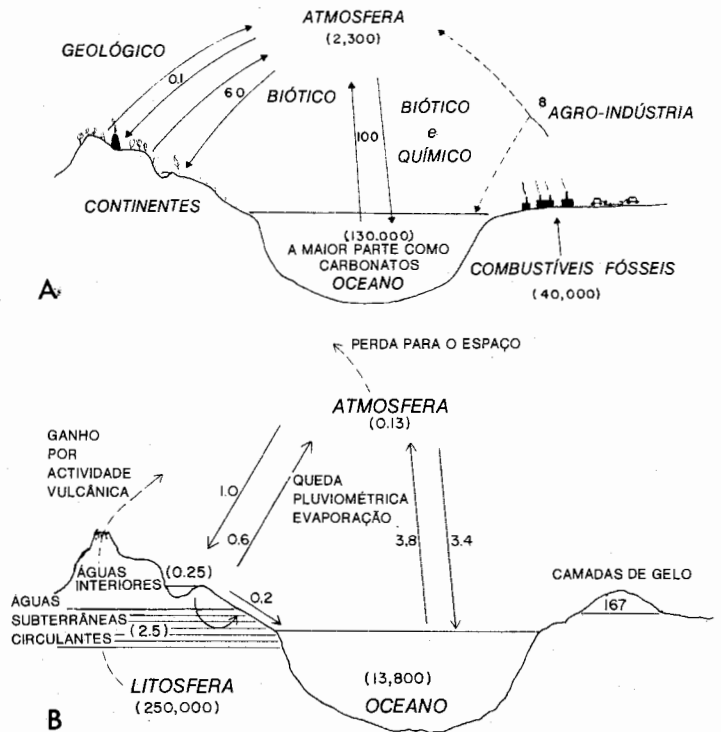
Figura 4-7. Diagrama de compartimentos da circulação do fósforo num ecossistema de sapal na Geórgia (ver Pomeroy, Johannes, Odum e Roffman, 1967). Ilustram-se dois grandes reservatórios de fósforo (sedimentos e detritos) e os três compartimentos mais activos (água, *Spartina*, ou erva de pântano, e animais comedores de detritos). As quantidades dentro dos compartimentos são existências permanentes em mg de P por  $\text{m}^2$ ; as correntes de transferência são expressas em mg de P por  $\text{m}^3$  e dia. Trata-se de um modelo linear com dois coeficientes variáveis,  $(D)t$  e  $(C)t$ , que imitam as pulsações estacionais na libertação do fósforo pelos detritos em decomposição e na absorção do fósforo pela erva de pântano, respectivamente. Apresenta-se um gráfico de cada pulsação estacional. As quantidades entre parêntesis são médias integradas de transferências variáveis.

para o fósforo em partículas na água). Kuenzler (1961a) também mediu a corrente de energia da população, concluindo que a população de mexilhões é mais importante para o ecossistema como um agente biogeoquímico do que como transformador de energia (isto é, como uma fonte potencial de alimento para outros animais ou o homem). Isto constitui um excelente exemplo do facto de que uma espécie para ser importante para o homem não necessita ser um elo da sua cadeia alimentar; muitas espécies são valiosas de formas indirectas que se não manifestam num exame superficial. Em capítulos subsequentes voltar-se-á novamente à questão posta com frequência: «Para que servem todas as espécies na natureza que o homem não pode comer ou vender?»

### Os Ciclos Globais do CO<sub>2</sub> e da H<sub>2</sub>O

Passando agora para o nível global, a Figura 4-8 ilustra tentativas experimentais de quantificar aquilo que são provavelmente os dois mais importantes ciclos no que respeita ao homem, designados por ciclo do CO<sub>2</sub> e por ciclo hidrológico. Ambos são caracterizados por depósitos atmosféricos pequenos, embora muito activos, muito vulneráveis às perturbações provocadas pelo homem que, em conse-

Figura 4-8. A. O ciclo do CO<sub>2</sub>. As cifras são 10<sup>9</sup> toneladas de CO<sub>2</sub> nos principais compartimentos da biosfera e na circulação entre compartimentos (setas). (Dados de Plass, 1959.) B. O ciclo hidrológico. As cifras são geogramas (10<sup>20</sup> gramas) de H<sub>2</sub>O nos principais compartimentos da biosfera e na circulação entre compartimentos (setas). (Dados de Hutchinson, 1957.)



quência, pode ocasionar alterações no tempo ou nos climas, consciente ou inconscientemente. Independentemente do pensamento de quem quer que seja se orientar no sentido de evitar desastres ou de provocar uma modificação deliberada no clima para um suposto benefício de alguém em qualquer parte, é de extrema importância que se estabeleça uma rede de medições à escala mundial para detectar alterações significativas nos ciclos de  $\text{CO}_2$  e da  $\text{H}_2\text{O}$  que podem afectar decisivamente o futuro do homem sobre a Terra.

Considerando primeiro o ciclo do  $\text{CO}_2$  (Figura 4-8A), a teoria do  $\text{CO}_2$  para o clima e o recente aumento gradual no teor em  $\text{CO}_2$  da atmosfera foram discutidos no Capítulo 2 (ver página 50). Da estimativa de oito mil milhões de toneladas de  $\text{CO}_2$  injectados anualmente no ar pela actividade agro-industrial do homem em 1970, seis mil milhões de toneladas provieram da queima de combustíveis fósseis e dois mil milhões de toneladas do cultivo da terra para agricultura. A maior parte de um tal montante, embora não todo, passou rapidamente para os oceanos e foi «armazenado» na forma de carbonatos. Uma perda líquida de  $\text{CO}_2$  na agricultura pode parecer surpreendente, porém, resulta do facto do  $\text{CO}_2$  fixado pelas culturas (muitas das quais apenas são activas durante uma parte do ano) não compensar o  $\text{CO}_2$  libertado do solo, especialmente em resultado da sua frequente lavra. A rápida oxidação do húmus e libertação de  $\text{CO}_2$  gasoso, retido normalmente no solo, tem outros efeitos mais subtis que só agora estão a ser conhecidos, incluindo efeitos no ciclo de outros nutrientes. Por exemplo, Nelson (1967), num elegante estudo, utilizou conchas de ameijoas para demonstrar que a remoção da floresta e a agricultura se traduziram num declínio do montante de certos elementos mínimos na água cedida pelo solo. Verificou que as conchas das ameijoas de depósitos de resíduos dos índios, com 1000 a 2000 anos de idade, continham cinquenta a cem por cento mais manganês e bário do que as conchas contemporâneas (uma diferença estatisticamente significativa). Por um processo de eliminação, Nelson concluiu que a redução na corrente de água ácida carregada de  $\text{CO}_2$  que se infiltra profundamente no solo diminui a velocidade de dissolução destes elementos das rochas subjacentes. Por outras palavras, a água tende agora a deslocar-se rapidamente sobre a superfície, em vez de se infiltrar no solo através das camadas de húmus. Em termos de ecologia pode dizer-se que a corrente entre o depósito e o compartimento de troca foi alterada de uma forma bastante fundamental pelo actual ordenamento da paisagem realizado pelo homem. Conquanto se reconheça aquilo que aconteceu e se aprenda a compensar, tais alterações não têm de ser prejudiciais. Não se trata porventura de coincidência que os agricultores tenham vindo a descobrir que precisam agora de adicionar elementos minerais mínimos aos fertilizantes com o objectivo de manter as produções em muitas áreas.

Nesta altura cabe relembrar como a atmosfera da Terra chegou à situação presente de um teor em  $\text{CO}_2$  muito baixo e um teor muito alto em  $\text{O}_2$ . A evo-

lução da atmosfera encontra-se descrita com algum detalhe no Capítulo 9. Quando a vida começou na Terra, há dois mil milhões de anos, a atmosfera, tal como a do planeta Júpiter actualmente, compunha-se de gases vulcânicos (formação atmosférica por «emissões gasosas corticais» como diriam os geólogos!). Continha quantidades elevadas de  $\text{CO}_2$ , embora pouco ou nenhum oxigénio, e a primeira vida foi anaeróbia. Como ficou descrito no Capítulo 2, a acumulação de oxigénio e o declínio no  $\text{CO}_2$  ao longo do tempo geológico resultou do facto de P (produção) ter, em média, excedido ligeiramente R (respiração). Também, de acordo com Hutchinson (1944), a formação de compostos reduzidos de azoto e a produção de hidrogénio a partir da água e a sua fuga da atmosfera para o espaço igualmente contribuíram para a acumulação de oxigénio. É, porventura, significativo que tanto a baixa concentração de  $\text{CO}_2$  como a alta concentração de  $\text{O}_2$  são agora limitantes para a fotossíntese. Isto quer dizer que a maioria das plantas sofrem um acréscimo na sua intensidade fotossintética se, experimentalmente, a concentração de  $\text{CO}_2$  for aumentada ou a concentração de  $\text{O}_2$  diminuída. Isto faz das plantas verdes uns reguladores muito responsáveis! (Ver página 199.)

Embora o cinturão verde fotossintético da terra e o sistema de carbonatos do mar tenham sido muito eficientes na remoção do  $\text{CO}_2$  da atmosfera, o crescimento em espiral do consumo de combustíveis fósseis (considerar o tremendo aumento de  $\text{CO}_2$  que seria libertado se a totalidade das reservas de combustível fóssil se queimasse; ver Figura 4-8A), adicionado ao decréscimo na «capacidade de eliminação» do «cinturão verde» está a começar a exercer um efeito sobre o compartimento atmosférico. Os conteúdos dos compartimentos activos, pequenos, é que são mais afectados pelas alterações nos fluxos ou nos «abastecimentos». O que parece ser de esperar nos próximos decénios é um novo equilíbrio, embora instável, entre um  $\text{CO}_2$  em aumento (que segura o calor que volta a ser irradiado) e o aumento de poeiras da poluição por «partículas» (que reflecte a energia de radiação incidente). Qualquer alteração líquida no balanço de calor, por *ambas as vias*, afectará os climas. Para efeitos de mais ampla informação sobre o ciclo global do  $\text{CO}_2$  ver Revelle e Suess, 1956; Plass, 1955; Möller, 1963; Revelle, 1965.

Como se ilustra no diagrama do ciclo hidrológico constante da Figura 4-8B, o compartimento atmosférico da  $\text{H}_2\text{O}$  é pequeno, e esta tem um ritmo de renovação mais rápido e um tempo de residência mais curto na atmosfera do que o  $\text{CO}_2$ . O ciclo da água, à semelhança do ciclo do  $\text{CO}_2$ , começa a ser afectado pelo homem à escala global. Embora se esteja agora a desenvolver trabalho promissor numa base mundial para conservar a precipitação e as correntes dos rios, há necessidade urgente de dispor de um controlo mais completo sobre todas as correntes principais. Daí o se encontrar em fase de planeamento um «Decénio Hidrológico Internacional» comparável com o «Programa Biológico Internacional».

Há outros dois aspectos do ciclo da  $\text{H}_2\text{O}$  que carecem de destaque especial.

(1) Observe-se que no mar se evapora mais água do que a restituída por intermédio da chuva, verificando-se o inverso para a terra. Por outras palavras, uma parte da chuva que suporta os ecossistemas terrestres, incluindo a maior parte da produção de alimentos do homem, provém da evaporação da água à superfície do mar. Em muitas áreas, como por exemplo no vale do Mississipi, avalia-se que à volta de noventa por cento da queda pluviométrica tem origem no mar (Benton, Blackburn e Snead, 1950). (2) Dado avaliar-se que 0,25 geogramas (1 geograma =  $10^{20}$  gramas) de água se encontram nos lagos de água doce e nos rios, e que 0,2 geogramas correm todos os anos para o mar, o tempo de renovação anda por um ano. A diferença entre a queda pluviométrica anual (1,0 geograma) e a água que corre para o mar (0,2 geogramas), isto é 0,8 geogramas, constitui uma estimativa do ritmo de recarga anual da terra em água. Como já se indicou, a tendência do homem para aumentar a proporção da água de escoamento pode reduzir dentro em pouco o compartimento muito importante da água da terra. Deveria ser devolvida mais água aos «lençóis aquíferos» em vez de se tentar armazená-la totalmente em lagos (onde a evaporação é alta).

Como será exposto detalhadamente mais adiante neste capítulo (e no Capítulo 17), o desenvolvimento da energia atómica criou uma contaminação perigosa dos ciclos biogeoquímicos à escala global. Por outro lado, também surgiram algumas oportunidades únicas para a investigação com traçadores, constituindo um bom exemplo o caso do trítio no ciclo do hidrológico. O trítio ( $^3\text{H}$ ), o isótopo radioactivo do hidrogénio, é formado em pequenas quantidades a um ritmo constante pela acção dos raios cósmicos na parte superior da atmosfera e está presente naturalmente sob a forma de água por todo o ciclo hidrológico. É removido do ciclo pela deterioração radioactiva, de acordo com os 12,3 anos de vida média desse isótopo (ver página 717). Felizmente a velocidade de formação do trítio natural e os níveis de equilíbrio em diferentes compartimentos da água foram medidos antes do teste das bombas de hidrogénio, que nos fins da década de cinquenta e nos princípios da década de sessenta introduziram na atmosfera uma quantidade de trítio artificial cerca de dez vezes a produzida naturalmente. Desde 1964, data da moratória em matéria de testes nucleares, o trítio artificial não tem sido adicionado em quantidades apreciáveis. Entretanto, a carga de trítio adicionada moveu-se das águas da atmosfera e da superfície para a água do solo, as massas de gelo e as massas de água mais profundas dos oceanos, facultando assim uma oportunidade para determinar as fontes, os ritmos de recarga e os tempos de residência da água nesses reservatórios de depósito. Suess (1969) fez a revisão das possibilidades abertas ao longo destas vias e solicitou um estudo internacional coordenado. Em parte porque as emissões radioactivas de trítio são fracas ou «brandas» (ver página 718 para explicação), a injeção artificial não produziu efeitos generalizados no biota ou no homem; pelo menos, ainda não foram detectados nenhuns efeitos. Contudo, à

medida que a utilização da energia atômica se expande, especialmente a utilização da energia de fusão (ver página 730 para explicação), o trítio continua a ser um dos subprodutos que causam preocupação. É de esperar que o trítio no ciclo da água não venha nunca a ser mais do que um traçador útil!

Deve ver-se o Capítulo 4 do *Treatise on Limnology* (1957) de Hutchinson, caso se pretenda um excelente sumário do ciclo hidrológico.

### 3. O CICLO SEDIMENTAR

#### Enunciado

A maior parte dos elementos e dos compostos estão mais ligados à terra do que o azoto, o oxigénio, o dióxido de carbono e a água, e os seus ciclos seguem o padrão básico do ciclo sedimentar no qual a erosão, a sedimentação, a formação de montanhas e a actividade vulcânica, assim como o transporte biológico, são os principais agentes que efectuam a circulação.

#### Explicação

A Figura 4-9 fornece um cenário generalizado do ciclo sedimentar de elementos ligados à terra. Indicam-se com as setas algumas avaliações dos quantitativos de material que passa através do ciclo. Sabe-se muito pouco, certamente, acerca do fluxo de materiais na parte profunda da Terra. O movimento de matéria sólida através do ar como poeira está indicado como «precipitação». À precipitação natural o homem está a juntar materiais adicionais de pequena monta relativa, em termos de quantidade, mas com significado ecológico por causa dos seus efeitos tóxicos ou porque bloqueiam a entrada da radiação solar. Os elementos químicos que estão disponíveis para as comunidades da biosfera são aqueles que pela sua natureza geoquímica tendem a estar incluídos nos tipos de rochas que chegam à superfície. Elementos abundantes no manto são nela escassos. Como já se indicou, o fósforo é um dos elementos cuja escassez na superfície da terra limita, com frequência, o crescimento das plantas.

Na Figura 4-9, está bem ilustrada a tendência geral «encosta abaixo» do ciclo sedimentar. No Quadro 4-2 apresentam-se as estimativas dos fluxos anuais de sedimentos vindos de cada um dos principais continentes para os oceanos. É significativo que o continente com civilizações mais antigas e submetido a pressão humana mais intensa, a Ásia, seja o que perde mais solo. Embora o ritmo varie, as terras baixas e os oceanos tendem a ganhar nutrientes minerais solúveis ou utilizá-



veis, a expensas das terras altas, durante os períodos de actividade geológica mínima. Em tais condições, os mecanismos locais de reciclagem biológica são extremamente importantes enquanto mecanismos que evitam que a perda pelo movimento encosta abaixo supere a regeneração de materiais novos a partir das rochas subjacentes, como foi posto em relevo ao ser analisado o ciclo do cálcio da bacia hidrográfica. Por outras palavras, quanto mais tempo os elementos vitais possam permanecer numa determinada área e ser utilizados, vezes seguidas, por sucessivas gerações de organismos, menor quantidade de material novo vindo de fora será necessário. Infelizmente, como também já foi mencionado quando da análise do fósforo, o homem tende a perturbar esta homeostasia, inconscientemente muitas vezes, por não entender a simbiose entre a vida e a matéria que levou milhares de anos a desenvolver-se. Por exemplo, suspeita-se agora, embora não esteja ainda provado, que a detenção pelos diques da migração do salmão se está traduzindo numa decadência, não só do salmão, mas igualmente, em certas regiões altas do oeste dos Estados Unidos da América, de outros peixes não migratórios, de animais de caça e inclusivé da produção de madeira. Quando o salmão desova

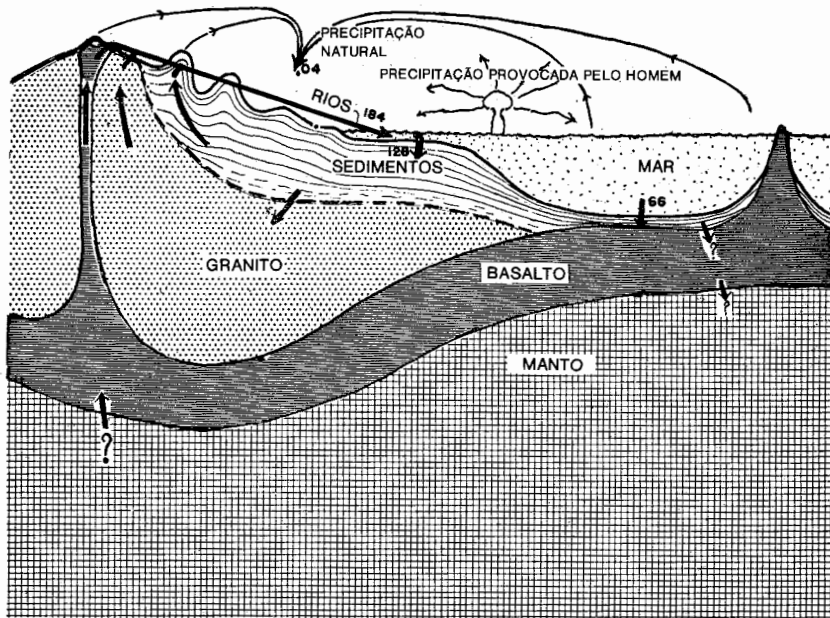


Figura 4-9. Um diagrama do ciclo sedimentar envolvendo o movimento dos elementos mais «ligados à terra». Ali onde as avaliações são possíveis, as quantidades de material estão calculadas em geogramas por milhão de anos (um geograma =  $10^{20}$  gramas). Os continentes são blocos de granito cobertos por sedimentos que flutuam como cortiças numa camada de basalto subjacente aos oceanos. Sob o basalto negro encontra-se a camada do manto que se estende para baixo, para o núcleo central da Terra, uns 2900 km. O granito é rocha de cor clara, muito resistente, utilizada em lápides; o basalto é a rocha negra que se encontra nos vulcões. (Diagrama preparado por H. T. Odum.)

e morre nas terras altas, deposita uma carga de valiosos elementos nutritivos recuperados do mar. A remoção de grandes massas de madeira sem restituição ao solo dos minerais que contêm (como ocorreria normalmente durante a decomposição do lenho) também contribui indubitavelmente para o empobrecimento das terras altas, ali onde o depósito de elementos nutritivos era já limitado. É fácil perceber que a destruição de semelhantes mecanismos biológicos de renovação cíclica poderia acarretar, no futuro, o empobrecimento do ecossistema conjunto por muitos anos, visto que seria necessário muito tempo para o restabelecimento de um compartimento circulante de materiais. Em tal caso, a invenção de meios de restituição dos materiais limitantes (e de os manter *in situ*) seria muito mais eficaz que a criação de peixes ou a plantação de árvores. Convém sublinhar, além disso,

### Quadro 4-2

*Estimativa do Fluxo Anual de Sedimento dos Continentes para os Oceanos \**

CONTINENTE	ÁREA DE DRENAGEM 10 <sup>6</sup> MI <sup>2</sup>	DESCARGA DE SEDIMENTO	
		TON/MI <sup>2</sup> †	TOTAL 10 <sup>9</sup> TON
América do Norte	8,0	245	1,96
América do Sul	7,5	160	1,20
África	7,7	70	0,54
Austrália	2,0	115	0,23
Europa	3,6	90	0,32
Ásia	10,4	1 530	15,91
Total	39,2	—	20,16

\* Segundo Holeman, 1968.

† Conversão em volume: 1 330 ton = 1 acre-pé.

que o arrastamento violento de materiais para as terras baixas também não as beneficia necessariamente, dado ser possível que estes sistemas não tenham oportunidade de assimilar os elementos nutritivos antes que passem para o mar, para fora do âmbito da luz, e fiquem assim fora da circulação biológica (pelo menos por algum tempo).

## 4. CICLAGEM DOS ELEMENTOS NÃO ESSENCIAIS

### Enunciado

Os elementos não essenciais passam de um lado para o outro entre os organismos e o meio da mesma forma geral que os elementos essenciais e, muitos deles,

intervêm no ciclo sedimentar geral, embora ao que se sabe não tenham valor algum para o organismo.

Muitos destes elementos concentram-se, em dadas ocasiões, em diversos tecidos, por motivo da semelhança química com elementos específicos vitais. Sobre tudo por causa das actividades do individuo, o ecologista deve preocupar-se agora com os ciclos de muitos dos elementos não essenciais.

### **Explicação**

A maior parte dos elementos que não são essenciais produzem pouco efeito nas concentrações que costumam encontrar-se na maioria dos ecossistemas naturais, provavelmente porque os organismos se adaptaram à sua presença. Assim sendo, o ecologista teria pouco interesse na maioria dos elementos não essenciais, não fora o facto dos produtos da extracção mineira e os resíduos industriais conterem altas concentrações de mercúrio, chumbo e outros materiais potencialmente muito tóxicos, enquanto que as bombas atómicas e as centrais de energia nuclear produzem isótopos radioactivos de alguns destes elementos, que nessa altura encontram o seu caminho para o ambiente. Consequentemente, a nova geração de ecologistas tem de se preocupar com a ciclagem de praticamente tudo! Mesmo um elemento muito raro, caso se encontre na forma de composto metálico altamente tóxico ou de isótopo radioactivo, pode tornar-se motivo de preocupação biológica, uma vez que uma pequena quantidade de material (de um ponto de vista biogeoquímico) pode ter um efeito biológico pronunciado.

### **Exemplos**

O estrôncio constitui um bom exemplo de um elemento anteriormente quase nada conhecido que deve hoje receber especial atenção, uma vez que o estrôncio radioactivo surge como particularmente perigoso para o homem e outros vertebrados. O estrôncio comporta-se como o cálcio, do que resulta que o estrôncio radioactivo entra em contacto estreito com o tecido hematopoético, tecido que é muito sensível à radiação. Como no Capítulo 17 se consideram com algum detalhe vários aspectos da radioactividade no ambiente, neste capítulo apenas se necessita analisar o estrôncio em relação com o ciclo do cálcio.

O cálcio é um dos elementos mais abundantes que integram o ciclo sedimentar; é arrastado pelos rios, deposita-se na forma de pedra calcária, é elevado nas cordilheiras e volta a ser arrastado pelas águas para o mar. Cerca de 7 por cento do material sedimentar total que é arrastado pelas águas dos rios é cálcio. Em comparação, o montante de fósforo no ciclo é apenas cerca de 1 por cento do

cálcio. Por cada 1000 átomos de cálcio, movem-se 2,4 átomos de estrôncio para o mar, como uma ovelha preta num rebanho de ovelhas brancas. Em consequência dos ensaios com armas nucleares e da produção de resíduos nas utilizações experimentais industriais da energia atômica, o estrôncio radioactivo está a espalhar-se pela biosfera. Este estrôncio é um material novo que se adiciona à biosfera, dado que resulta da fissão do urânio. Assim, algumas novas ovelhas pretas estão a ser adicionadas, embora tais ovelhas sejam lobos com pele de ovelha, por assim dizer! Minúsculas quantidades de estrôncio radioactivo acompanham agora o cálcio do solo e da água para a vegetação, para os animais, para a alimentação humana e para os ossos do homem. Em 1970, de 1 a 8 picocuries (para efeitos de uma definição desta unidade de radioactividade ver página 718) de estrôncio radioactivo estavam presentes por grama de cálcio nos ossos humanos. Os estudos do efeito do radio-estrôncio na produção do cancro sugerem a alguns cientistas que estes níveis são nocivos.

## 5. CICLAGEM DOS NUTRIENTES ORGÂNICOS

### Enunciado

Tanto os heterotróficos como muitos autotróficos (muitas espécies de algas, por exemplo) necessitam de vitaminas ou de outros elementos nutritivos que não obtêm do seu ambiente. Estes elementos nutritivos orgânicos circulam «ciclicamente» entre os organismos e o ambiente, da mesma forma geral que os elementos nutritivos inorgânicos, exceptuando o facto de na sua maior parte serem mais de origem biótica do que abiótica.

### Explicação e Exemplo

Se bem que o carácter químico das vitaminas e de outros compostos orgânicos que fomentam o desenvolvimento, assim como as quantidades requeridas pelo homem e seus animais domésticos, sejam desde há muito conhecidos, o estudo destas substâncias ao nível do ecossistema apenas agora se iniciou. A concentração de elementos nutritivos orgânicos na água ou no solo é tão pequena que seria apropriado chamar-lhes os «micro-micronutrientes», em contraste com os «macronutrientes», como o azoto, ou com os «micronutrientes», como os oligometais (ver capítulo seguinte); com frequência, a única forma de os medir é através do *ensaio biológico* (ou bio-ensaio), utilizando estirpes especiais de microrganismos

cujo crescimento é proporcional à concentração. Como se destacou na secção anterior deste capítulo, a concentração fluctua, com frequência, uma informação pequena acerca da importância ou do ritmo da corrente. Está a tornar-se evidente que os nutrientes orgânicos desempenham um papel importante no metabolismo da comunidade e que podem ser limitantes. Trata-se de um campo de estudo palpitante que receberá, sem qualquer dúvida, uma atenção crescente no futuro próximo. A descrição que se segue do ciclo da vitamina B<sub>12</sub> (cobalaminas) no mar, retirada de Provasoli (1963), ilustra como se conhece pouco sobre o ciclo dos nutrientes orgânicos.

Os principais produtores de B<sub>12</sub> são os microrganismos (principalmente bactérias), embora não esteja excluído que as algas autótroficas possam ser importantes, tanto como produtores directos de vitaminas como, depois de mortas, como alimento para os microrganismos que as produzem. As bactérias e as algas são os principais consumidores directos, embora as experiências recentes indiquem que os animais, especialmente os consumidores de materiais filtrados com guelras grandes e altamente permeáveis, podem absorver vitaminas directamente como substâncias dissolvidas. As partículas não vivas (argila, micelas orgânicas e inorgânicas, detritos, etc.) absorvem grandes quantidades de vitamina B<sub>12</sub> e, por ingestão, abastecem os fagótrofos com vitaminas. Não se conhece até que ponto a remoção de vitaminas das partículas afecta o respectivo ciclo; nem sequer se sabe se estas partículas fixam as vitaminas de uma forma estável ou apenas transitoriamente. Manterá a remoção selectiva («elution») parcial um certo nível de vitaminas como substâncias dissolvidas durante o alto consumo de vitaminas pelo fitoplâncton? A remoção selectiva em lódos profundos pode fertilizar as correntes aquáticas ascensionais (ver Capítulo 12, página 524).

Assim, factores de crescimento do tipo da vitamina B<sub>12</sub> comportam-se como outras variáveis da nutrição ecologicamente significativas, mas serão eles limitantes, e onde? Não provavelmente nas águas costeiras onde a concentração se encontra usualmente bem acima de 1 m $\mu$ g/litro, embora porventura no mar alto, onde a concentração é com frequência inferior a 0,1 m $\mu$ g/litro. No Mar dos Sargaços, onde a concentração de B<sub>12</sub> é com frequência tão baixa que não se pode medir. o organismo dominante é um flagelado que não carece dessa vitamina e tem exigências muito baixas quanto a outros nutrientes (citando aqui o trabalho de Menzel e Spaeth, 1962).

Resulta claro, daquilo que se aprendeu até agora que a combinação de análises químicas e de bio-ensaios com experiências em meios enriquecidos (ver página 181 para uma avaliação de tais experiências) e a determinação *in vitro* das características de nutrição das espécies dominantes proporciona um bom cenário dos acontecimentos ecológicos.

Nos Capítulos 5 e 9, analisa-se o papel desempenhado pelas substâncias orgânicas de crescimento na regulação da distribuição e da sucessão dos organismos.

## 6. CICLAGEM DE NUTRIENTES NOS TRÓPICOS

### Enunciado

O padrão da ciclagem de nutrientes nos trópicos é, em vários aspectos importantes, diferente do que ocorre na zona temperada. Nas regiões frias, uma grande parte da matéria orgânica e dos nutrientes disponíveis encontra-se no solo ou no sedimento em qualquer momento; nos trópicos, uma percentagem muito maior está na biomassa e é reciclada dentro da estrutura orgânica do sistema. Por esta razão, a estratégia agrícola da zona temperada, envolvendo a monocultura de plantas anuais de vida curta, pode ser totalmente inadequada nas regiões tropicais. É urgente uma reavaliação ecológica da agricultura tropical em particular, e do ordenamento do ambiente em geral, caso o homem se disponha a corrigir os erros passados e a evitar desastres futuros, quando abre literalmente o seu caminho na selva com bulldozers» em busca de mais alimento e de mais espaço vital.

### Explicação

A Figura 4-10 compara a distribuição da matéria orgânica numa floresta setentrional e numa tropical. De uma forma interessante, nesta comparação ambos os ecossistemas contêm aproximadamente a mesma quantidade de carbono orgânico, embora na floresta setentrional cerca de metade deste se encontre na folhada e no solo, enquanto mais de três quartas partes se encontra na vegetação no caso da floresta tropical. Outra comparação entre a floresta setentrional e a tropical é facultada pelo Quadro 14-5B, (Capítulo 14, ver página 601). Cerca de 58 por cento do azoto total está na biomassa da floresta tropical — 44 por cento dele acima do solo — em comparação com 6 por cento e 3 por cento, respectivamente, numa floresta de pinheiros em Inglaterra.

Quando uma floresta temperada é removida, o solo retém nutrientes e a estrutura, e pode ser cultivado durante muitos anos pela forma «convencional», que envolve a lavoura uma ou várias vezes por ano, a instalação de espécies anuais e a aplicação de fertilizantes inorgânicos. Durante o Inverno as temperaturas abaixo de zero ajudam a conservar os nutrientes e a controlar as pragas e os parasitas. Nos trópicos húmidos, por outro lado, a remoção da floresta retira a capacidade da terra para conservar e reciclar os nutrientes (tal como para combater pragas), em face das temperaturas elevadas durante todo o ano e os períodos de chuvas lixiviadoras. Com grande frequência, a produtividade das culturas declina rapidamente e a terra é abandonada, criando assim o padrão da «agricultura itine-

rante» sobre a qual muito se tem escrito. A ciclagem de nutrientes em particular e o controlo da comunidade em geral tendem, assim, a ser mais «físicos» no norte e mais «biológicos» no sul. Esta breve narração simplifica, em excesso certamente, situações complexas, porém, o contraste faz sobressair o que presentemente ressalta como a razão ecológica básica, pela qual *estações* nos subtrópicos ou nos trópicos que suportam florestas luxuriantes e altamente produtivas produzem tão pouco quando submetidas a um ordenamento de cultura agrícola do tipo setentrional.

É de esperar que os estudos dos ecossistemas naturais que desenvolveram, obviamente, mecanismos de resolução do «problema» da ciclagem de nutrientes, proporcionem elementos para conceber sistemas agrícolas e florestais mais ajustados aos climas quentes. Dois tipos de ecossistema desta classe, altamente produtivos, são os recifes de coral e as florestas tropicais húmidas. Os estudos levados a cabo nos últimos vinte anos revelaram que simbioses intrincadas entre autotróficos e heterotróficos, simbioses que implicam a presença de microrganismos especiais como intermediários, poderiam constituir a chave do êxito em ambos os tipos de ecossistema. No recife de coral, poderá ser a simbiose única de coral e alga, nos termos descritos no Capítulo 12, página 553. Um estudo profundo de uma floresta tropical húmida portorriquenha por uma equipa de cientistas revela, como se relatou, numa importante monografia recente (H. T. Odum e Pigeon, 1970), a existência de um certo número de mecanismos de conservação de elementos nutritivos (ver Capítulo 14). Entre eles contam-se os fungos micorrízicos associados ao sistema radicular (ver Capítulo 7, página 371) que actuam como «ratoeiras de nutrientes» vivas. Com base em observações na bacia do Amazonas, Went e Stark (1968) propõem o que designam por uma «teoria do ciclo mineral directo», como se segue:

A teoria baseia-se na circunstância da massa dos minerais disponíveis nos ecossistemas de floresta tropical húmida se encontrar ligada a sistemas orgânicos mortos e vivos. Pouco mineral disponível se apresenta alguma vez livre ao mesmo tempo no solo. Supõe-se que as micorrizas, sumamente abundantes na folhada superficial e no delgado húmus do chão da floresta, são capazes de digerir manta morta e de passar, através das suas hifas, minerais e substâncias alimentícias às células vivas das raízes. Deste modo, pouco mineral solúvel é incorporado no solo de onde pode ser lixiviado.

Se bem que esta teoria geral possa representar, uma vez mais, uma simplificação excessiva, as provas demonstram que se deveria empreender o desenvolvimento e o exame de plantas de cultivo com sistemas de raízes micorrizadas bem desenvolvidos. A utilização de grandes plantas perenes e a eficiência do ciclo nutritivo do cultivo do arroz nos trópicos foram já referidos no Capítulo 3. E talvez significativo que tenham sido cultivados arrozais no mesmo lugar por mais de 1000 anos nas Ilhas Filipinas (Sears, 1957), o que constitui uma marca de êxito

a que poucos dos sistemas agrícolas actualmente em uso podem aspirar. Segundo Sears, estes terraços de arroz estão entremeados com pequenas florestas preservadas por «tabus religiosos». Com o objectivo de evitar aquilo que Hutchinson (1967a) designou como «o rápido ajuste tecnológico com um revés ecológico», deveria começar-se por averiguar se a intermistura da floresta e dos arrozais tem ou não algo a ver com este admirável equilíbrio, antes de cair na precipitação de recomendar que a floresta seja passada a «bulldozer» para plantar mais arroz.

Uma coisa é certa — a seguinte mensagem terá de ser comunicada aos bem intencionados das agências estrangeiras dos países do norte: *A agrotecnologia industrializada da zona temperada não pode ser transferida sem modificações para as regiões tropicais.*

## 7. VIAS DE RENOVAÇÃO DE CICLO

### Enunciado

Em paralelismo com o diagrama da corrente de energia de duas condutas (Figura 3-8) devem distinguir-se dentro da cadeia alimentar duas vias principais para a renovação do ciclo ou regeneração dos nutrientes como se segue: (I) retorno por via da excreção animal primária e, (II) retorno por via da decomposição microbiana de detritos. Se bem que as duas funcionem em qualquer ecossistema, a via (I) de renovação de ciclo predominará, contudo, nas comunidades de plâncton e outras em que a corrente principal de energia corre pela cadeia alimentar de pastoreio. E inversamente, a via (II) de renovação de ciclo predominará nas pradarias, nas florestas da zona temperada e outras comunidades em que a corrente principal de energia ocorre através da cadeia alimentar de detritos. Propôs-se também uma terceira via (III) que implica uma ciclagem directa, de planta a planta, através de organismos simbióticos.

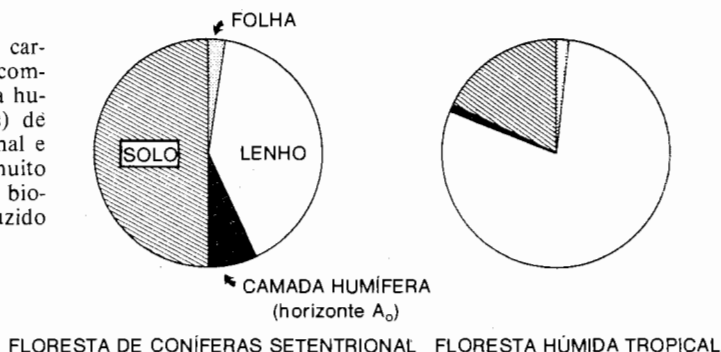
### Explicação

Tendo ficado resumidos os movimentos em massa dos elementos nutritivos às escalas local e global, é conveniente terminar este capítulo fixando a atenção no ciclo dos elementos nutritivos dentro da porção biologicamente activa do ecossistema. Recorde-se que o mesmo procedimento foi utilizado no Capítulo 2 em relação à energia; com efeito, foi em primeiro lugar considerado o meio energético total, fixando-se de seguida a atenção no destino da pequena porção que ocor-



DISTRIBUIÇÃO DO CARBONO ORGÂNICO  
(Umas 250 toneladas/ha)

Figura 4-10. Distribuição do carbono orgânico acumulado nos compartimentos abiótico (solo, camada húmifera) e biótico (lenho, folhas) de ecossistemas de floresta setentrional e tropical. Há uma percentagem muito maior de matéria orgânica total na biomassa da floresta tropical. (Reproduzido de Kira e Shidei, 1967.)



re na cadeia de alimentos. É igualmente relevante uma chamada final em matéria de regeneração biológica, uma vez que, como já se assinalou, a «reciclagem» tornar-se-á cada vez mais num objectivo principal para a sociedade humana.

As vias de reciclagem básicas encontram-se representadas em diagrama na Figura 4-11. Este modelo de compartimentos está disposto da mesma maneira geral que os modelos comparáveis das cadeias alimentares, embora aqui a preocupação consista no comportamento circular dos nutrientes e não na corrente de energia de um só sentido. A hipótese clássica tem sido a de que as bactérias e os fungos são os agentes principais da regeneração dos nutrientes, uma vez que a via de reciclagem (II) da Figura 4-11 é certamente a que domina nos solos da zona temperada, onde o processo de regeneração tem sido mais estudado. No que respeita ao mar, porém, Rittenberg (1963) e Johannes (1968) contestaram esta hipótese. Rittenberg assinalou que a importância das bactérias na regeneração dos elementos nutritivos no mar nunca tinha sido demonstrada, enquanto Johannes postula que na coluna de água a regeneração do azoto e do fósforo, pelo menos, resulta principalmente da excreção animal, como é ilustrado pela via de reciclagem (I) na Figura 4-11. As excreções de animais muito pequenos, ou «microzooplâncton», demasiado diminutos para serem recolhidos nas redes de plâncton (e foram assim ignorados nos primeiros estudos das comunidades marinhas), parecem ser especialmente importantes (Johannes, 1964). Medições recentes da velocidade de renovação indicam que, em geral, o zooplâncton (os herbívoros e carnívoros da Figura 4-11) liberta durante o seu ciclo de vida muitas vezes o montante de nutrientes solúveis que estarão presentes para a decomposição microbiana após a sua morte (Harris, 1959; Rigler, 1961; Pomeroy *et al.*, 1963; e muitos outros). Estas excreções incluem compostos de fósforo e azoto inorgânicos e orgânicos dissolvidos (e, certamente,  $\text{CO}_2$ ), directamente utilizáveis pelos produtores, sem que haja necessidade de qualquer decomposição química ulterior pelas bactérias. Presumivelmente, outros

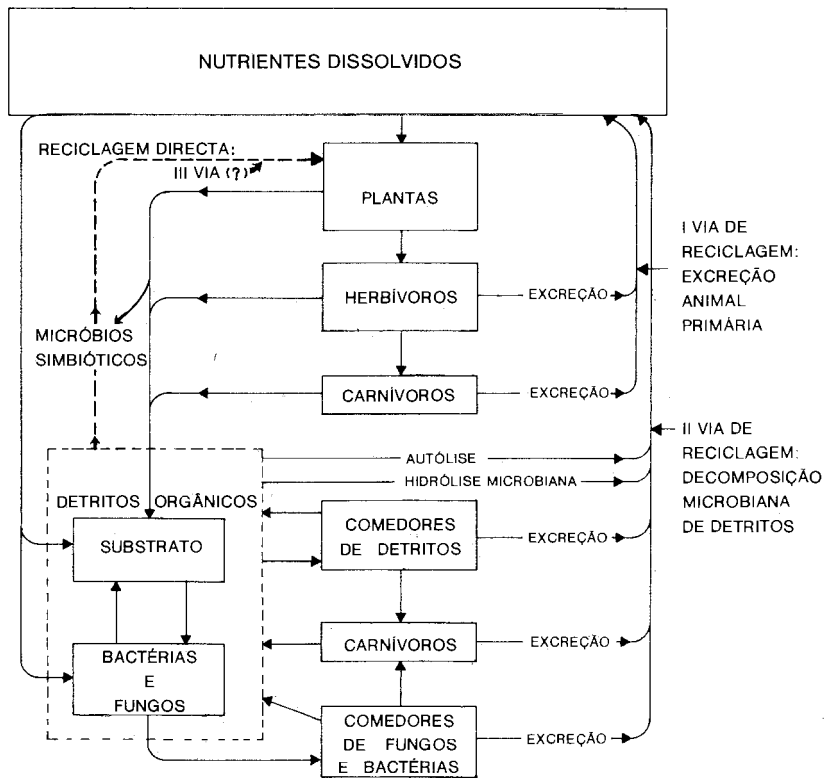


Figura 4-11. As principais vias de reciclagem de nutrientes. As vias de reciclagem I e II correspondem às cadeias alimentares de pastoreio e de detritos (comparar com a Figura 3-8). Tem sido proposta uma terceira via de reciclagem (III) mais directa, como se analisa nas Secções 6 e 7. A via da autólise, ilustrada no diagrama, poderá ser considerada uma quarta via. (Modelo adaptado e ampliado de Johannes, 1968 – Figura 1, página 209.)

nutrientes vitais são regenerados desta forma, embora não tenham ainda sido feitos estudos quantitativos. Em resumo, onde os produtores estão limitados ao fitoplâncton na coluna de água, como acontece nos ecossistemas de água profunda, pode esperar-se que a via de reciclagem (I) seja predominante, o que pode explicar a razão pela qual os microbiologistas têm geralmente verificado serem as populações de bactérias na água do mar muito pequenas. Deverá admitir-se, porém, que os métodos de «inventariar» bactérias e comprovar as respectivas actividades na natureza ainda são primitivos e não têm precisão quantitativa. Noutros ecossistemas a importância desta via deverá ser proporcional à importância da cadeia alimentar de pastoreio. Uma vez que os animais (isto é, fagótrofos em contraste com saprótrofos) podem até ser importantes decompositores e regeneradores de nutrientes, o termo «decompositor» anteriormente sinónimo de fungos e bactérias saprofágicos carece de ser alargado, como se referiu no Capítulo 2 (ver página 16).

Embora amplamente estudada, a decomposição microbiana envolve uma tal variedade de organismos e uma rede tão complicada de trocas e de retroacções que a totalidade da via de reciclagem (II) ainda não está, naturalmente, bem compreendida. Alguns dos processos que melhor se conhecem, e a importância do atraso no tempo, foram revistos nos capítulos anteriores. De momento, pelo menos, o complexo total dos detritos deverá ser tomado como uma «caixa negra» (como a que está delimitada pelas linhas tracejadas na Figura 4-11) tendo mecanismos internos que apenas se conhecem vagamente. Algumas sugestões quanto à forma de tratar este problema nos estudos de campo dos subsistemas solo e sedimentos encontram-se resumidas por Wiegert, Coleman e E. P. Odum (1970), enquanto que alguns aspectos adicionais são considerados nos Capítulos 14 e 19.

Tal como ficou delineado na secção precedente, os estudos dos ecossistemas tropicais, especialmente da floresta tropical húmida, sugeriram a existência de uma terceira via, de planta a planta, porventura por intermédio dos fungos simbióticos ou de outras ligações microbianas. Semelhante caminho é indicado na Figura 4-11 pela via (III), embora seja necessário mais estudo para determinar se esta possibilidade é significativa do ponto de vista operacional e, se assim for, em que ecossistemas.

Finalmente, deverá destacar-se que os nutrientes podem ser libertados dos corpos mortos de plantas e animais, assim como de bolinhas fecais, sem serem atacados por microrganismos, como é possível demonstrar colocando tais materiais em condições estéreis; esta possibilidade de renovação do ciclo está indicada na Figura 4-11 pela via da «autólise». Nos meios aquáticos ou húmidos, especialmente onde os corpos ou as partículas mortas são pequenos (portanto com uma relação de superfície para volume grande), de 25 a 75 por cento dos nutrientes podem ser libertados por autólise antes que comece o ataque microbiano, de acordo com o resumo da literatura devido a Johannes (1968). Poderá considerar-se a autólise como uma *quarta via principal de reciclagem*, aquela que não envolve energia metabólica. Como já foi destacado no Capítulo 3 (Figura 3-17C), o trabalho de reciclagem realizado por meios mecânicos ou físicos pode proporcionar um subsídio de energia para o sistema, considerado que seja no seu conjunto. Ao projectar sistemas de distribuição de resíduos, o homem verifica com frequência ser proveitoso aplicar uma entrada de energia mecânica para pulverizar matéria orgânica e com isso acelerar a sua decomposição. A decomposição física devida à actividade dos animais grandes tem também uma importância inegável na libertação de nutrientes a partir de bocados grandes e resistentes de detritos, como sejam as folhas ou os toros.

## Capítulo 5 — PRINCÍPIOS RELATIVOS AOS FACTORES LIMITANTES

---

### 1. «LEI» DO MÍNIMO DE LIEBIG

#### **Enunciado**

Para ocorrer e prosperar numa dada situação, um organismo precisa de contar com os materiais essenciais que são necessários ao seu crescimento e à sua reprodução. Estes requisitos básicos variam com a espécie e a situação. Em condições de «estado constante», ou de equilíbrio, o material essencial disponível em quantidades que mais se aproximem do mínimo crítico indispensável tende a ser o material limitante. Esta «lei» do mínimo é menos aplicável sob condições de «estado transitório», quando os quantitativos, e assim os efeitos, de muitos constituintes se alteram rapidamente.

#### **Explicação**

A ideia de que um organismo não é mais forte do que o elo mais fraco da sua cadeia ecológica de requisitos foi expressa claramente pela primeira vez por Justus Liebig, em 1840. Liebig foi um pioneiro no estudo dos efeitos dos vários factores no crescimento das plantas. Verificou, tal como fazem hoje os agricultores, que a produção das culturas era com frequência limitada não por nutrientes necessários em grandes quantidades, como o dióxido de carbono e a água, uma vez que estes frequentemente se encontram com abundância no ambiente, mas por alguma matéria-prima, como o boro, por exemplo, necessária em quantidades di-

minutas embora muito escassa no solo. O seu enunciado de que «o crescimento de uma planta depende da quantidade de matéria alimentar que lhe é facultada em quantidade mínima» passou a ser conhecido por «lei» do mínimo de Liebig. Muitos autores (ver, por exemplo, Taylor, 1934) ampliaram o enunciado nele incluindo outros factores para além dos nutrientes (por exemplo, temperatura) e incluindo o elemento tempo. Para evitar confusões parece melhor restringir o conceito do mínimo aos materiais químicos (oxigénio, fósforo, etc.) necessários ao crescimento fisiológico e à reprodução, de acordo com a intenção original, e incluir os outros factores e o efeito limitante do máximo na «lei» da tolerância. Ambos os conceitos podem ser juntos num princípio mais amplo de factores limitantes, tal como fica delineado mais adiante. Assim, a «lei» do mínimo não é mais do que um aspecto do conceito dos factores limitantes o qual, de sua parte, não é mais do que um aspecto do controlo dos organismos pelo ambiente.

Extensos estudos realizados desde o tempo de Liebig mostraram que ao conceito devem ser adicionados dois princípios subsidiários para que este resulte útil na prática. O primeiro consiste na restrição de que a lei de Liebig é *apenas aplicável estritamente em condições de estado de equilíbrio*, isto é quando as entradas de energia e de materiais equilibram as saídas. Para o ilustrar, recorde-se o que se segue retirado do Capítulo 3 (página 87):

Por exemplo, suponhamos que o dióxido de carbono era o factor limitante principal num lago e que, por conseguinte, a produtividade estava em equilíbrio com a proporção de dióxido de carbono proveniente da decomposição de matéria orgânica. Havemos de supor que a luz, o azoto, o fósforo, etc., se encontravam disponíveis em quantidades superiores às necessárias (e não eram, por conseguinte, factores limitantes no dito momento). Se acontecesse que uma tempestade levasse para o lago mais dióxido de carbono, a velocidade da produção variaria e dependeria também de outros factores. Enquanto a velocidade muda, não ocorre estado constante no lago, nem existe elemento constituinte mínimo algum, a reacção depende sim da concentração de *todos* os elementos constituintes presentes, a qual, neste período transitório, difere da velocidade a que o menos abundante deles vai sendo adicionado. A intensidade de produção mudaria rapidamente, nestas condições, à medida que os diversos elementos constituintes se fossem gastando, até que algum deles, talvez o dióxido de carbono novamente, se tornasse limitante, e o sistema do lago voltasse a funcionar à intensidade regida pela lei do mínimo.

O exemplo do dióxido de carbono é especialmente interessante face às controvérsias correntes na literatura relativa à poluição da água sobre se será o dióxido de carbono ou o fósforo o principal factor limitante na água doce e, portanto, o nutriente chave no processo de eutroficação cultural (ver Kuentzel, 1969). Uma vez que a eutroficação cultural produz usualmente um estado altamente «instável», envolvendo fortes oscilações (isto é, fortes florações de algas seguidas de quebras maciças, que por seu turno promovem uma nova floração ao libertar nutrientes), então

o argumento «este ou aquele» pode ser altamente irrelevante uma vez que o fósforo, o azoto, o dióxido de carbono e muitos outros constituintes podem substituir-se uns aos outros como factores limitantes durante o curso das oscilações transitórias. Em conformidade, em tais condições de estado transitório não há base teórica alguma a favor de qualquer hipótese de «um factor». A estratégia do controlo da poluição destinada a prevenir a eutroficação deve envolver a redução da entrada *tanto* de matéria orgânica (a qual liberta CO<sub>2</sub> e provavelmente substâncias orgânicas promotoras do crescimento), *como* dos nutrientes minerais que também são necessários para a ocorrência de produção a intensidades cancerosas.

A segunda importante reflexão a fazer respeita ao *factor de interacção*. Assim, uma elevada concentração ou disponibilidade de uma dada substância ou a acção de um dado factor distinto do mínimo pode modificar o ritmo de utilização deste último. Por vezes os organismos são capazes de substituir, pelo menos em parte, uma substância química deficiente no ambiente por outra com ela estreitamente aparentada. Assim, onde o estrôncio abunda, os moluscos são capazes de substituir em parte nas suas conchas o cálcio pelo estrôncio. Tem sido demonstrado que algumas plantas requerem menos zinco quando se desenvolvem à sombra do que quando crescem em plena luz solar; portanto, uma determinada quantidade de zinco no solo será menos limitante para plantas à sombra do que, nas mesmas condições, para as que se encontram à luz do sol.

## 2. «LEI» DA TOLERÂNCIA DE SHELFORD

### Enunciado

A existência e o sucesso de um organismo dependem do integral de um complexo de condições. A ausência ou o insucesso de um organismo pode ser provocado pela deficiência ou pelo excesso qualitativo ou quantitativo relativamente a qualquer dos diversos factores que se aproximam dos limites de tolerância para esse organismo.

### Explicação

Não apenas a exiguidade de qualquer coisa pode constituir um factor limitante, como propôs Liebig, mas também o seu excesso, como no caso de factores como o calor, a luz e a água. Assim, os organismos têm um máximo e um mínimo ecológicos, que representam os *limites de tolerância*, com uma amplitude

entre ambos. O conceito de efeito limitante máximo, tal como o de mínimo, foram incorporados por V. E. Shelford na «lei» da tolerância em 1913. Mais ou menos desde 1910, tem-se estudado muito a «tolerância ecológica», pelo que se conhecem os limites dentro dos quais as diversas plantas e os diferentes animais podem existir. São especialmente úteis aquilo que se designa por «provas de tensão» realizadas em laboratório ou no campo, em que os organismos são sujeitos a uma série de condições experimentais (ver Hart, 1952). Este método fisiológico ajudou a compreender a distribuição dos organismos na natureza; contudo, deverá haver pressa em dizê-lo, isto constitui apenas uma parte da questão. Podem todos os requisitos físicos de um organismo estarem nitidamente dentro dos seus limites de tolerância e mesmo assim não ter este sucesso como resultado de inter-relações biológicas. Como indicam um certo número de exemplos que vão seguir-se, os estudos em ecossistemas intactos devem acompanhar os estudos experimentais de laboratório, que isolam, por necessidade, os indivíduos das suas populações e comunidades.

Alguns princípios subsidiários da «lei» da tolerância podem ser enunciados da forma seguinte:

1) Os organismos podem ter, uma amplitude larga de tolerância para um factor e uma amplitude estreita para outro.

2) Os organismos com amplitudes largas de tolerância para todos os factores são aqueles que têm mais possibilidades de se encontrarem mais amplamente distribuídos.

3) Quando as condições não são óptimas para uma dada espécie relativamente a um factor ecológico, os limites de tolerância podem ser reduzidos relativamente a outros factores ecológicos. Por exemplo, Penman (1956) relatou que quando o azoto do solo é limitante, a resistência da erva à secura diminui. Por outras palavras, verificou ser necessária mais água para evitar o emurhecimento a níveis baixos de azoto do que a níveis altos.

4) Verifica-se com frequência que os organismos não vivem na natureza efectivamente nos níveis óptimos (averiguados experimentalmente), em relação a um dado factor físico particular. Em tais casos verifica-se que outro factor, ou outros factores, têm maior importância. Por exemplo, algumas orquídeas tropicais desenvolvem-se de facto melhor à plena luz do sol do que à sombra, com a condição de se manterem frescas (ver Went, 1957); na natureza crescem, porém, apenas à sombra uma vez que não podem tolerar o efeito de aquecimento da luz solar directa. Em muitos casos, interacções na população (como sejam a competição, os produtores, os parasitas, e assim por diante), como será discutido detalhadamente no Capítulo 7, impedem que os organismos se aproveitem das condições físicas óptimas.

5) O período de reprodução é usualmente um período crítico durante o qual é mais provável que os factores do ambiente sejam limitantes. Os limites de

tolerância são usualmente mais estreitos para as fases reprodutivas, sementes, ovos, embriões e larvas, do que para as plantas ou animais adultos nas fases somáticas. Assim, um cipreste adulto crescerá, porventura, num terreno de clima seco ou submerso continuamente em água, embora não se possa reproduzir a menos que o terreno seja húmido mas não encharcado, permitindo assim o desenvolvimento das plântulas. Os crustáceos adultos da espécie *Cllinectes sapidus* e muitos outros animais marinhos podem tolerar a água salobra, ou a água doce com um elevado teor de cloreto; por isso se encontram alguns indivíduos a certa distância a contar da foz ao longo do rio. As larvas, contudo, não podem viver em tais águas; portanto, a espécie não pode reproduzir-se no ambiente do rio e nunca se estabelece nele com carácter permanente. A amplitude geográfica das aves de caça é com frequência determinada mais pelo impacto do clima sobre os ovos e as crias de que sobre os adultos.

Para exprimir os graus relativos de tolerância passou a uso generalizado em ecologia uma série de termos que utilizam os prefixos «esteno», significando estreito, e «euri», significando largo. Assim,

estenotérmico – euritérmico	referem-se à temperatura
estenoídrico – euriídrico	referem-se à água
estenoalino – euralino	referem-se à salinidade
estenofágico – eurifágico	referem-se à alimentação
estenoécio – euriécio	referem-se à eleição do habitat

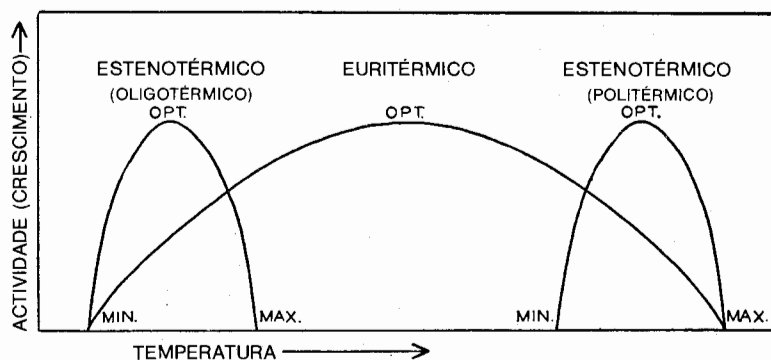


Figura 5-1. Comparação dos limites relativos de tolerância de organismos estenotérmicos e euritérmicos. Para uma espécie estenotérmica o mínimo, o ótimo e o máximo ficam bastante próximos entre si, de modo que uma pequena diferença na temperatura, que poderia ter um pequeno efeito numa espécie euritérmica, é com frequência crítica. Note-se que os organismos estenotérmicos podem ser tanto tolerantes às baixas temperaturas (oligotérmicos), como tolerantes às altas temperaturas (politérmicos), ou às temperaturas intermédias. (Segundo Ruttner, 1953.)



Comparem-se, a título de exemplo, as condições em que serão produzidos e chocados os ovos da truta das fontes (*Salvelinus*) e os da rã da espécie *Rana pipiens*. Os ovos da truta desenvolvem-se entre 0° e 12°C, com um ótimo a 4°C. Os ovos da rã desenvolvem-se entre 0° e 30°C, com um ótimo à volta dos 22°C. Assim os ovos da truta são estenotérmicos, tolerantes à baixa temperatura, em comparação com os ovos da rã que são euritérmicos, tolerantes à alta temperatura. As trutas em geral, tanto os ovos como os adultos, são relativamente estenotérmicas, embora algumas espécies sejam mais euritérmicas que a truta das fontes. De forma semelhante, certamente, as espécies de rã diferem entre si. Estes conceitos, e a utilização dos termos em relação à temperatura, encontram-se ilustrados na Figura 5-1. De certa maneira, a evolução de limites estreitos de tolerância pode ser considerada como uma forma de especialização, como se discutiu no capítulo que trata do ecossistema, dando como resultado uma maior eficiência à custa da adaptabilidade, e contribui para aumentar a diversidade na comunidade considerada no seu conjunto (ver Secções 4 e 5, Capítulo 6).

O peixe do Antártico, *Trematomus bernacchi*, e o peixe do deserto, *Cyprinodon macularius*, facultam um contraste extremo nos limites de tolerância relacionados com os ambientes muito diversos em que vivem. O peixe do Antártico tem um limite de tolerância à temperatura inferior a 4°C numa amplitude de -2° a +2°, e está assim adaptado ao frio de uma forma extremamente estenotérmica. Ao subir a temperatura para 0°, a intensidade metabólica aumenta embora decline quando a temperatura da água sobe para +1,9°, ponto em que o peixe começa a ficar imóvel, prostrado pelo calor (ver Wohlschlag, 1960). Em contraste, o peixe do deserto é euritérmico e também eurialino e tolera temperaturas entre 10° e 40°C e salinidades que vão desde a água doce até uma salinidade superior à da água do mar. O comportamento ecológico não é igual, certamente, ao longo de uma tal amplitude; a conversão de alimento, por exemplo, é maior a 20°C e 15 por mil de salinidade (Lowe, e Heath, 1969).

### **Compensação de Factores e Ecótipos**

Como se salientou muitas vezes neste livro, os organismos não são apenas «escravos» do ambiente físico; adaptam-se-lhe e modificam-no por forma a que ficam reduzidos os efeitos limitantes da temperatura, luz, água e outras condições físicas de existência. Uma tal *compensação de factores* é particularmente eficaz ao nível de organização da comunidade, embora também ocorra no seio da espécie. As espécies com maiores amplitudes de expansão geográfica desenvolveram quase sempre populações adaptadas localmente designadas por *ecótipos* que têm valores óptimos e limites de tolerância adaptados às condições locais. A compensa-

ção ao longo de gradientes de temperatura, luz e outros factores pode envolver raças genéticas (com ou sem manifestações morfológicas) ou meramente aclimação fisiológica. Transplantações recíprocas facultam um método conveniente para determinar até que ponto está envolvida nos ecótipos a fixação genética. McMillan (1956), por exemplo, verificou que gramíneas de pradaria da mesma espécie (e quanto a todos os aspectos idênticas) provenientes de diferentes partes das respectivas áreas de expansão e transplantadas para hortos experimentais responderam à luz de forma muito distinta. Em cada caso o ritmo do desenvolvimento e da reprodução estavam adaptados à área de onde as gramíneas provinham, tendo persistido o comportamento de crescimento quando estas foram transplantadas. A possibilidade da fixação genética em estirpes locais foi com frequência negligenciada na ecologia aplicada; o repovoamento ou a transplantação de plantas e animais podem falhar por motivo de se utilizarem indivíduos de regiões distantes em vez de material localmente adaptado. A compensação de factores segundo gradientes locais ou estacionais também pode envolver raças genéticas embora com frequência seja acompanhada por ajustes fisiológicos nas funções dos órgãos ou por alterações nas relações entre enzima e substrato a nível celular. Somero (1969), por exemplo, assinala que a compensação imediata da temperatura é promovida por uma relação inversa entre a temperatura e a afinidade enzima-substrato, ao passo que a adaptação evolutiva a longo prazo é mais capaz de envolver alterações na própria afinidade entre enzima e substrato. Os animais, especialmente os maiores, com faculdades de movimento bem desenvolvidas, compensam mediante uma conduta adaptada que evita os extremos nos gradientes locais do ambiente. No Capítulo 8, Secção 8, citam-se exemplos de uma tal regulação por comportamento (que pode ser tão efectiva como a regulação fisiológica interna).

Ao nível da comunidade, a compensação de factores efectua-se mais frequentemente através da substituição de espécies no gradiente do ambiente. Uma vez que serão descritos na Parte 2 deste texto muitos exemplos sobre esta matéria, apenas é necessário citar nesta altura um só exemplo. Em águas costeiras copépodes do género *Acartia* são frequentemente formas dominantes no zooplâncton. Normalmente as espécies presentes no Inverno serão substituídas no Verão por outras espécies que estão especialmente adaptadas a temperaturas mais altas (ver Hedgepeth, 1966).

A Figura 5-2 ilustra dois casos de compensação térmica, um ao nível da espécie e outro ao nível da comunidade. Como se ilustra na Figura 5-2A, a medusa do norte pode nadar activamente a temperaturas baixas que inibiriam completamente indivíduos das populações do sul. Ambas as populações estão adaptadas a nadar aproximadamente à mesma velocidade, e ambas funcionam, numa extensão muito considerável, independentemente das variações de temperatura nos respectivos ambientes. Na Figura 5-2B, vê-se que num microcosmo equilibrado o ritmo

da respiração de toda a comunidade é menos afectado pela temperatura do que o ritmo respiratório de uma espécie do género *Daphnia*. Na comunidade muitas espécies com óptimos e respostas à temperatura diferentes desenvolvem ajustamentos recíprocos e aclimações permitindo ao conjunto compensar as subidas e as descidas de temperatura. No exemplo apresentado (Figura 5-2B), temperaturas de 8 a 10°C acima e abaixo da temperatura à qual o microcosmo estava aclimatado traduziram-se num ligeiro decréscimo na respiração; o efeito foi, contudo, insignificante em comparação com o efeito de mais do dobro provocado por esta amplitude térmica na *Daphnia*. Assim, regra geral, as curvas da intensidade metabólica em função da temperatura são mais achatadas para os ecossistemas do que para as espécies, um outro exemplo, certamente, da homeostasia da comunidade. Aconselha-se a leitura de Bullock (1955), Fry (1958) e Prosser (1967) para efeitos de revisão das bases fisiológicas da compensação de factores.

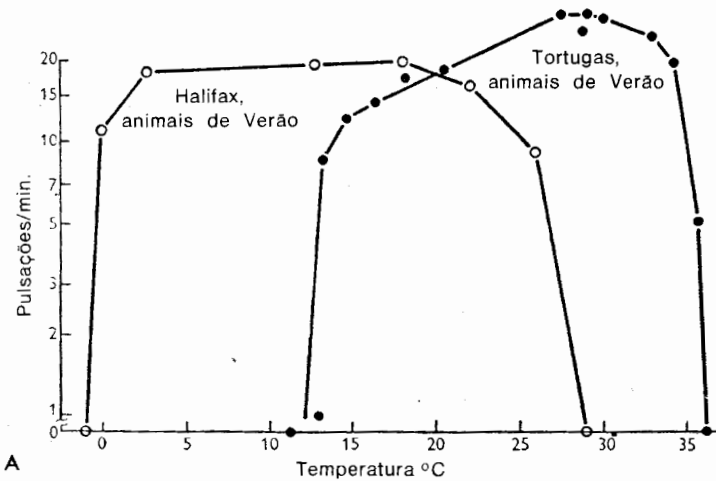
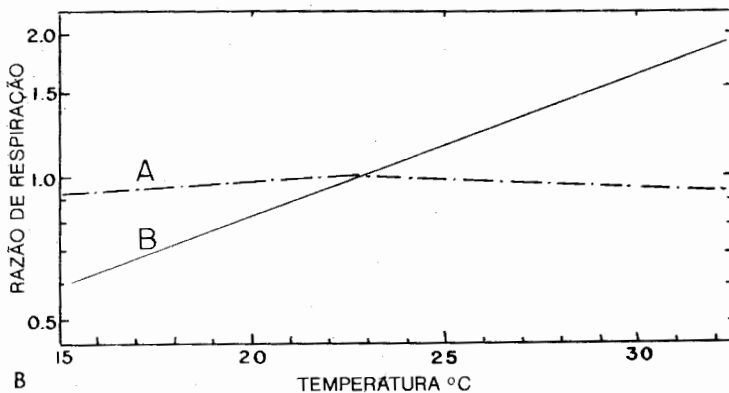


Figura 5-2. Compensação de temperatura aos níveis da espécie e da comunidade. A. Relação entre a temperatura e o movimento natatório em indivíduos setentrionais (Halifax) e meridionais (Tortugas) da mesma espécie de medusa do norte, *Aurelia aurita*. As temperaturas do habitat eram de 14° e 29°C, respectivamente. Note-se que cada população está aclimatada para nadar a um ritmo máximo à temperatura do seu ambiente local. A forma adaptada ao frio exibe um grau de independência relativamente à temperatura particularmente alto. (De Bullock, 1955, segundo Mayer.) B. O efeito da temperatura na respiração de A, comunidade equilibrada de um microcosmo de laboratório, e de B, componente singular de uma espécie, *Daphnia* (um pequeno crustáceo; ver Figura 11-7, página 305). A alteração relativa na taxa de produção de CO<sub>2</sub> está representada como fracção da taxa a 23°C, temperatura a que o microcosmo se adaptou. (Reproduzido de Beyers, 1962.)



### 3. CONCEITO COMBINADO DOS FACTORES LIMITANTES

#### Enunciado

A presença e o sucesso de um organismo ou grupo de organismos dependem de um conjunto de condições. Qualquer condição que se aproxime ou exceda os limites de tolerância diz-se ser uma condição limitante ou um factor limitante.

#### Explicação

Combinando a ideia do mínimo e o conceito dos limites de tolerância chega-se ao conceito mais geral e útil dos factores limitantes. Assim, os organismos são controlados na natureza (1) pela quantidade e variabilidade dos materiais para os quais existe um requisito mínimo e pelos factores físicos que são críticos e (2) pelos limites de tolerância dos próprios organismos a estes e outros componentes do ambiente.

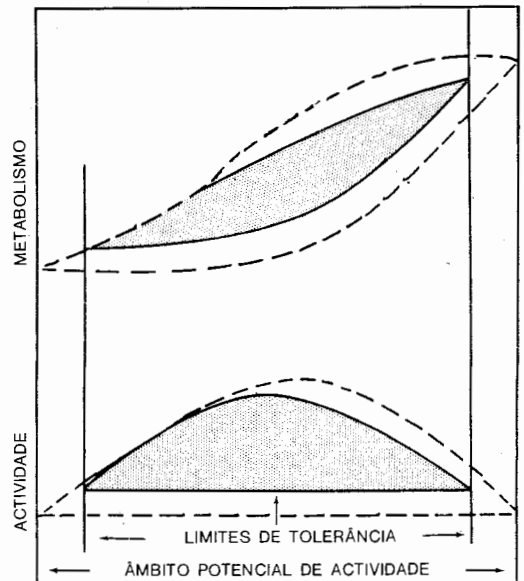
O principal valor do conceito dos factores limitantes reside no facto de ele proporcionar ao ecologista uma «cunha de entrada» no estudo de situações complexas. As relações ambientais dos organismos tendem a ser complexas, pelo que é uma sorte que nem todos os factores possíveis tenham igual importância numa dada situação ou para um dado organismo. Alguns dos fios da corda que guia o organismo são mais fracos do que outros. Num estudo de uma dada situação o ecologista pode usualmente descobrir as ligações provavelmente mais fracas e focalizar a sua atenção, pelo menos no início, naquelas condições ambientais com maiores possibilidades de serem críticas ou «limitantes». Se um organismo tem um amplo limite de tolerância para um certo factor que no meio é relativamente constante e se encontra em quantidade moderada, não é provável que esse factor seja limitante. Inversamente, caso se saiba que um organismo possui limites estreitos de tolerância relativamente a um factor que também é variável no ambiente, então esse factor merece um estudo cuidadoso, uma vez que pode ser limitante. Por exemplo, o oxigénio é tão abundante, constante e prontamente disponível no ambiente terrestre que raramente é limitante para os organismos deste ambiente excepto para os parasitas ou para aqueles que vivem no solo ou em elevadas altitudes. Por outro lado, o oxigénio é relativamente escasso e com frequência extremamente variável na água e, assim, é muitas vezes um importante factor limitante para os organismos aquáticos, especialmente animais. Portanto, o ecologista aquático tem pronto

o seu aparelho para determinação de oxigénio e faz medições com um dos métodos aplicáveis no estudo de uma situação desconhecida. O ecologista terrestre, por outro lado, só poucas vezes necessitará medir o oxigénio, muito embora este constitua um requisito fisiológico tão vital na terra como na água.

Para resumir, a primeira e principal atenção deverá ser dada aos factores que são «funcionalmente significativos» para o organismo em algum momento do seu ciclo de vida. É particularmente importante para o ecologista principiante realizar que a intenção da análise do ambiente não é estabelecer longas listas indiscriminadas de «factores» possíveis, mas conseguir os seguintes objectivos, mais significativos: (1) descobrir, por meio da observação, análise e experiência, que factores são «funcionalmente significativos» e (2) determinar como estes factores produzem os seus efeitos sobre o indivíduo, população ou comunidade, consoante for o caso. Veja-se na Figura 12-5, página 536, um exemplo de modelo predictivo baseado na selecção de um pequeno número de factores funcionalmente significativos.

Como pode ver-se na Figura 5-3, Fry (1947) apresentou um modelo gráfico que resume o princípio geral dos factores limitantes. Este diagrama destaca o ponto importante de que a amplitude real de tolerância na natureza (indicada pelas linhas cheias da figura) é quase sempre mais estreita do que a amplitude de actividade potencial (linhas tracejadas da figura) como poderia ser sugerido, por exemplo, observando as respostas de comportamento a curto prazo no laboratório. Usualmente, os factores acessórios (o factor interacção atrás mencionado) e o custo metabólico da regulação fisiológica nas condições extremas reduzem os limites de tolerância tanto no que se refere ao limite superior como ao inferior. Como pode

*Figura 5-3.* Um modelo que resume os princípios gerais dos factores limitantes. As taxas potenciais superior e inferior (basal) de metabolismo e o âmbito potencial de actividade são indicados pelas linhas tracejadas. Os âmbitos reais de metabolismo ou de actividade são indicados pelas linhas contínuas que delimitam as áreas sombreadas, representando os limites de tolerância reduzidos, resultantes: (1) do custo da regulação fisiológica que eleva a taxa mínima (ou basal), e (2) dos factores acessórios no ambiente que baixam a capacidade metabólica superior, especialmente nos limites superiores de tolerância. (Reproduzido de F. E. J. Fry, 1947.)



ver-se na Figura 5-3, tanto o âmbito (dimensão horizontal) como a amplitude (dimensão vertical) da actividade metabólica podem ser reduzidos por estas interacções. Também, o nível óptimo pode ser deslocado, neste caso para a esquerda. Assim, os limites de tolerância do peixe à poluição térmica não podem ser determinados simplesmente observando a sua sobrevivência num tanque. Se um peixe tem de dedicar toda a sua energia metabólica à adaptação fisiológica terá energia insuficiente para obter alimento para as actividades de reprodução necessárias à sobrevivência na natureza. A adaptação vai-se tornando cada vez mais cara, em termos de energia, à medida que se aproximam as condições extremas. Tudo o que reduza este custo liberta energia que pode ser utilizada para o crescimento ou reprodução ou para o incremento de actividades de outra natureza (ver o conceito da energia como um subsídio ou pressão, Capítulos 3 e 16).

## Exemplos

Vários exemplos servirão para ilustrar tanto a importância como as limitações do conceito dos factores limitantes.

1. À medida que de automóvel se avança pelas largas estradas da América do Norte desde o Rio Mississippi até às Montanhas Rochosas no Colorado, a queda pluviométrica decresce gradualmente no sentido do oeste. A água torna-se o principal factor limitante para as plantas, animais e o homem. As árvores dão lugar às pradarias à medida que a quantidade de água disponível desce abaixo dos limites de tolerância das florestas. Do mesmo modo, com o aumento da aridez, a gramínea alta dá lugar a espécies de gramíneas mais curtas (ver página 621). Assim, uma queda pluviométrica de 40 cm fica abaixo do limite necessário para a gramínea *Andropogon scoparius*, se bem que seja adequada para a grama *Bouteloua gracilis*. Contudo, sob certas condições de solo que aumentam a disponibilidade de água para a planta, a gramínea *Andropogon scoparius* é capaz de sobreviver e competir localmente em regiões com 40 cm de queda pluviométrica (Rübel, 1935).

2. Os ecossistemas que se desenvolvem em formações geológicas pouco comuns proporcionam com frequência *estações* instrutivas para análise de factores limitantes, uma vez que um ou mais dos elementos químicos importantes podem ser invulgarmente escassos ou invulgarmente abundantes. Uma tal situação é proporcionada pelos solos de serpentina (derivados de rochas de silicatos ferromagnésicos), que são pobres nos nutrientes principais (Ca, P, N) e ricos em magnésio, cromo e níquel, com concentrações dos dois últimos elementos próximas dos níveis tóxicos para os organismos. A vegetação que cresce em tais solos tem uma aparência definida característica que contrasta fortemente com a vegetação vizinha dos solos de outra natureza, e compreende uma flora invulgar, com muitas espécies e ecótipos

endêmicos (ver o simpósio dirigido por Whittaker, 1954). Ao tratar de isolar os fatores limitantes significativos Tadros (1957) realizou experiências com duas espécies de arbustos do género *Emmeranthe*, uma restrita aos solos de serpentina do oeste dos E.U.A. e outra inexistente em tais solos. Verificou que a espécie ausente dos solos de serpentina não podia crescer em tais terrenos, embora a espécie neles corrente pudesse crescer perfeitamente bem em solo normal de jardim desde que este fosse previamente esterilizado, indicando que está confinada a um dado solo pela sua incapacidade de tolerar competição biótica de qualquer tipo. Para efeitos de comparação entre a função do ecossistema nos solos de serpentina e nos que o não são, veja-se McNaughton, 1968 (e também página 428). O papel desempenhado pelas limitações do solo no desenvolvimento da comunidade é discutido no Capítulo 9, Secção 2 (ver especialmente as Figuras 9-6 e 9-7).

3. Great South Bay, em Long Island, New York, proporciona um exemplo dramático de como o excesso de uma coisa boa pode alterar completamente um ecossistema, neste caso, em detrimento do interesse humano (recordar do Capítulo 2 que «o excesso» de uma coisa boa está a tornar-se um problema geral para a humanidade; ver também a Secção 3 do Capítulo 9). Esta história, que poderia levar o título de: «Patos versus Ostras», tem sido bem documentada e verificadas experimentalmente as relações de causa e efeito (Ryther, 1954). O estabelecimento de grandes pateiras ao longo de rios tributários que desembocam na baía traduziu-se por uma fertilização excessiva das águas com os estercos dos patos e num aumento consequente na densidade do fitoplâncton. A fraca intensidade de circulação na baía permitiu que os nutrientes se acumulassem em vez de serem arrastados para o mar. O incremento na produtividade primária poderia ter sido benéfico, não fora a forma orgânica dos nutrientes adicionados e o baixo valor da proporção entre o azoto e o fósforo terem provocado uma alteração completa no tipo de produtores; o fitoplâncton normalmente misto da área consistindo de diatomáceas, de flagelados verdes e de dinoflagelados foi quase completamente substituído por uns flagelados verdes muito pequenos dos géneros *Nannochloris* e *Stichococcus*. (A espécie mais comum era tão pouco conhecida dos botânicos dos ambientes marinhos que teve de ser descrita como uma espécie nova.) As famosas ostras «ponto azul», que durante anos tinham prosperado com uma dieta de fitoplâncton normal e suportado uma indústria florescente, foram incapazes de utilizar como alimento as novas espécies e desapareceram gradualmente; encontraram-se ostras que morreram de fome com o intestino cheio de flagelados verdes não digeridos. Outros crustáceos foram igualmente eliminados e todas as tentativas feitas para os voltar a introduzir falharam. As experiências de culturas demonstraram que os flagelados verdes crescem bem quando o azoto se encontra na forma de ureia, ácido úrico e amoníaco, ao passo que a diatomácea *Nitzschia*, um fitoplâncton «normal», requer azoto inorgânico (nitrato). Ficou claro que os flagelados podiam interromper por «curto-

-circuito» o ciclo do azoto, isto é, não tinham de esperar que o material orgânico fosse reduzido a nitrato (ver Capítulo 4, Secção 7, Figura 4-11). Este caso é porventura um bom exemplo de como um «especialista» que é normalmente raro no meio flutuante habitual «se impõe» quando se estabelecem condições invulgares.

Este exemplo também ilustra a experiência corrente entre biólogos de laboratório (na qual se volta a insistir no Capítulo 19) que verificam serem as espécies comuns na natureza não poluída com frequência difíceis de cultivar no laboratório sob condições de temperatura constante e de meio enriquecido, dado que estão adaptadas ao oposto, isto é, a pequenas quantidades de nutrientes e a condições variáveis. Por outro lado, as espécies «daninhas», normalmente raras ou transitórias na natureza, são fáceis de cultivar uma vez que são estenotróficas e vivem em condições enriquecidas (isto é «poluídas»). Um bom exemplo de uma espécie daninha pertence ao género *Chlorella*, a alga altamente considerada do ponto de vista das viagens espaciais e da solução do problema mundial da alimentação do homem (ver página 500).

4. A espécie *Cordylophora caspa* é manifestamente um exemplo de um organismo eurialino que não vive de facto em águas com salinidade óptima para o seu próprio desenvolvimento. Kinne (1956) efectuou um estudo detalhado desta espécie de hidróide (celenterado) marinho em condições de laboratório de salinidade e temperatura controladas. Verificou-se que a salinidade de 16 partes por 1000 assegurava o melhor desenvolvimento, embora o organismo nunca fosse encontrado na natureza a esta salinidade mas sempre a uma salinidade muito mais baixa; ainda não se descobriu a razão deste facto.

Será conveniente comentar nesta altura a importância de combinar as observações e as análises de campo com as experiências de laboratório, uma vez que o valor deste método resulta evidente dos três exemplos anteriores. No caso dos solos de serpentinite, por exemplo, a análise detalhada de campo revelou alguns dos factores limitantes prováveis, porém o trabalho experimental pôs em destaque uma possibilidade que não tinha sido descoberta apenas pela observação de campo. No caso do pato e da ostra, as experiências de laboratório verificaram as constatações da análise de campo; estas constatações, claro, não poderiam ter ficado provadas apenas pelo estudo de campo. No caso do hidróide, a via experimental revelou um grau de tolerância que não tinha sido suspeitado a partir da observação de campo; neste exemplo torna-se claro que a análise de campo deve ser seguida por experimentação se não se compreender a situação natural. De facto, parece provável que nenhuma situação na natureza possa ser realmente compreendida apenas por observação ou por experimentação, uma vez que cada via tem limitações óbvias. Na preparação de biólogos durante os últimos 40 anos ocorreu um lamentável divórcio entre o laboratório e o campo, com o resultado de que um grupo tendeu a treinar-se apenas nos métodos de laboratório (o que desenvolve pouco apreço ou tolerância



pelo trabalho de campo), ao passo que o outro tendeu a treinar-se nas técnicas de campo com a mesma limitação de critério. A moderna ecologia tornou-se, por certo, especialmente importante nos nossos dias porque quebrou esta barreira artificial e proporciona uma plataforma de encontro para os bioquímicos e físicos por um lado e os administradores de áreas de pastagem, florestas ou culturas agrícolas por outro!

Incidentalmente, o estudo de uma série de situações em que os factores do ambiente variam ao longo de um gradiente constitui um bom método para determinar que factores são realmente limitantes (ver páginas 230 e 245). Pode-se ser facilmente induzido em erro ou tirar uma conclusão prematura em resultado de uma observação limitada a uma só situação. Os caçadores, os pescadores, naturalistas amadores e leigos interessados nas complexidades da natureza, que são com frequência observadores sagazes, cometem com demasiada frequência o erro de «conclusões precipitadas» relativamente aos factores limitantes. Assim, um desportista pode ver uma águia pescadora capturar um peixe ou um falcão capturar uma codorniz, e concluir que os predadores são os principais factores limitantes no que se refere às populações de peixes e de codornizes. Na realidade, quando a situação é estudada convenientemente, verifica-se geralmente que, são mais importantes do que os grandes predadores factores mais básicos embora menos espectaculares. Infelizmente, têm sido gastos muito tempo e dinheiro no controlo dos predadores sem que tenham sido descobertos os reais factores limitantes ou a situação tenha sido melhorada do ponto de vista do aumento de produção.

5. Com frequência uma boa maneira de determinar quais são os factores limitantes para os organismos consiste em estudar as respectivas distribuição e comportamento nas bordaduras dos domínios respectivos. Caso se aceite a argumentação de Andrewartha e Birch's (1954) de que a distribuição e a abundância são controladas pelos mesmos factores, então os estudos nas margens dos domínios serão certamente instrutivos. Contudo, muitos ecologistas pensam que factores muito distintos podem limitar a abundância no centro das áreas e a distribuição nas suas margens, especialmente desde que os geneticistas assinalaram que os indivíduos das populações marginais podem ter diferentes arranjos genéticos relativamente às populações do centro (ver Carson, 1958). Em qualquer caso o método biogeográfico (ver página 581) tornou-se especialmente importante quando um ou mais factores do ambiente experimentam uma alteração repentina ou drástica, proporcionando assim uma experiência natural que é com frequência superior às experiências de laboratório, uma vez que factores distintos daquele que está sob controlo continuam a variar normalmente em vez de estarem «controlados» de uma forma constante e normal. Certas aves que nos últimos 50 a 100 anos estenderam as suas áreas de actividade proporcionam outros exemplos de experiências de campo fortuitas que ajudam na determinação dos factores limitantes. Por exemplo, quando algumas aves

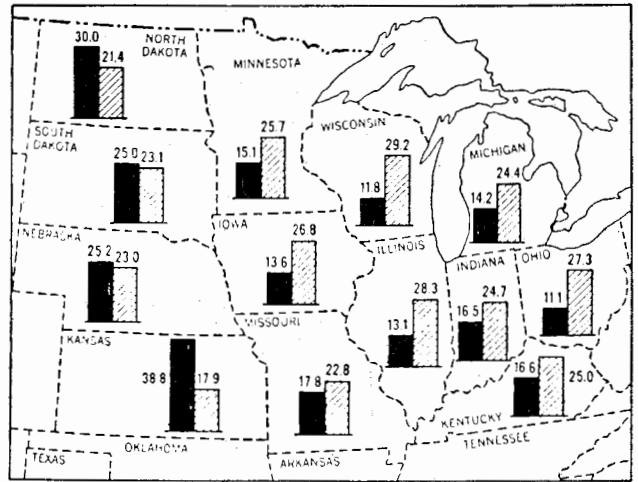
canoras como uma espécie de tordo americano (*Turdus migratorius*), a «song sparrow» (*Melospiza melodia*) e a «house wren» (*Troglodytes aedon*) estenderam a sua área mais para sul, as análises indicaram que a alteração da vegetação pelo homem foi a causa disso e que, portanto, a temperatura (ou outros factores climáticos) não eram factores limitantes na fixação do limite sul da área de expansão original (Odum e Burleigh, 1946; Odum e Johnston, 1951). Na maior parte dos casos, ocorre um atraso apreciável entre o momento de uma alteração generalizada e a ocupação efectiva de um novo território, dado que leva tempo a dar-se o aumento da população. Porém, quando começada, a invasão é algumas vezes muito rápida, de natureza quase explosiva (ver Elton, 1958). Estudos realizados em ambientes extremos como o Antártico ou os mananciais quentes proporcionam indicações não só acerca dos limites da adaptação fisiológica mas também sobre o papel que a organização da comunidade pode desempenhar na redução dos limites físicos. Por exemplo, algumas moscas que não estão especialmente bem adaptadas às temperaturas altas vivem nos mananciais quentes em «microclimas» mais frescos criados pelo emaranhado de algas que são tolerantes (ver página 486).

### **A Expressão Quantitativa dos Factores Limitantes**

Para que um princípio se torne estabelecido firmemente, e se revele útil na prática, deve ser submetido a análises tanto quantitativas como qualitativas. Klages (1942) desenvolveu um método simples de determinar as regiões óptimas para as culturas agrícolas. Considerou não apenas a média da produção durante um certo número de anos mas também os coeficientes de variação das produções. A região com produção média mais elevada e o mais baixo coeficiente de variação (e assim as menores baixas na colheita) é a região óptima. Como se ilustra na Figura 5-4, Wisconsin e Ohio revelaram-se como os estados óptimos para a cevada segundo este método. Embora as produções sejam mais altas para oeste, a variação foi muito maior devido à insegurança verificada ano a ano quanto à queda pluviométrica.

Desde os tempos de Liebig, o método mais utilizado para determinar os factores limitantes é aquele que pode ser designado por «experiências de enriquecimento artificial». Esta extensa categoria inclui tanto as experiências de fertilização «por tentativas», que caracterizaram o desenvolvimento inicial da agricultura, a eutroficação cultural não planificada sobre a qual já se falou, como experiências mais cuidadosamente delineadas. Como ficou destacado na Secção 1 deste capítulo, o problema com qualquer experiência de enriquecimento consiste em que ela cria um estado temporariamente transitório, ou instável, que pode tornar difícil a interpretação dos resultados. Não obstante, se o conhecimento básico sobre o ecossistema é ade-

Figura 5-4. Um método de determinar as regiões ótimas para as culturas agrícolas mediante comparação das produções médias com a sua variação anual. As colunas traçadas indicam as produções médias em «alqueires» por acre, e as colunas a negro os coeficientes de variação correspondentes às produções de cevada nos estados do vale superior do Mississippi. (Segundo Klages, 1942.)



quando e se são considerados factores acessórios, então o método do enriquecimento pode ser útil e quantitativo. As experiências de Menzel e Ryther (1961) e Menzel, Hulbert e Ryther (1963) podem ser citadas como exemplo. Estes investigadores interessaram-se na pesquisa dos nutrientes que limitavam a produtividade do fitoplâncton no Mar dos Sargaços, que é uma espécie de «deserto marinho». As suas experiências puseram em destaque a importância do factor tempo. As experiências que duraram respectivamente 1 hora, 24 horas ou vários dias davam com frequência resultados diferentes porque a composição de espécies mudava algumas vezes durante as experiências mais longas em resposta ao enriquecimento. Foi concluído que se o objectivo é o de averiguar o que limita as populações originais, as experiências não deveriam durar mais do que o tempo de procriação ou de renovação dos organismos. Por outro lado, se a experiência é muito curta, as conclusões podem ser enganadoras. Por exemplo, o enriquecimento com ferro produziu um aumento de absorção de carbono pelo fitoplâncton durante as primeiras 24 horas, embora para manter o acréscimo no ritmo de produção durante vários dias tenha sido necessário aumentar também o azoto e o fósforo. Menzel e os seus colaboradores concluíram que o principal valor das experiências de enriquecimento consistiu em determinar que populações eram capazes de ceder o passo a outras mais produtivas em presença de mais nutrientes.

Como já foi realçado neste capítulo, é altamente desejável levar a cabo experiências no campo (as experiências acima descritas foram realizadas a bordo de um barco oceanográfico). Goldman (1962) descreveu um método de estudo dos factores nutritivos limitantes *in situ* em colunas de água isoladas por películas de polietileno. No Capítulo 2 foi mencionada a importância da utilização no campo deste tipo de invólucro.

#### 4. AS CONDIÇÕES DE EXISTÊNCIA COMO FACTORES REGULADORES

##### Enunciado

A luz, a temperatura e a água (chuva) são os factores do ambiente ecologicamente importantes na terra; a luz, a temperatura e a salinidade são os «três grandes» no mar. Na água doce outros factores como o oxigénio podem ter importância principal. Em todos os ambientes a natureza química e as intensidades de ciclagem dos nutrientes minerais básicos têm importância primordial. Todas estas condições físicas de existência podem não só ser factores limitantes no sentido prejudicial do termo mas também factores reguladores no sentido benéfico — os organismos adaptados respondem a estes factores de uma forma tal que a comunidade de organismos alcança nessas condições o máximo grau de homeostasia possível.

##### Explicação e Exemplos

Os organismos não só se adaptam ao ambiente físico no sentido de o tolerar, mas também «utilizam» as periodicidades naturais no ambiente físico para regular as suas actividades e «programar» as suas biologies por forma a beneficiar das condições favoráveis. Quando se juntam interações entre os organismos e a selecção natural recíproca entre espécies (coevolução, ver página 435), toda a comunidade fica programada para responder a ritmos estacionais e outros. A literatura biológica está cheia de exemplos de respostas de adaptação. Usualmente estas estão descritas com referência a um dado grupo de organismos (por exemplo, *Environmental Control of Plant Growth*, editado por Evans, 1963) ou em relação a um dado habitat (por exemplo, *Adaptations of Intertidal Organisms*, editado por Lent, 1969). Está fora do âmbito deste texto o exame detalhado das adaptações reguladoras, porém, talvez que dois exemplos cheguem para salientar pontos com especial interesse ecológico.

Um dos dados mais seguros mediante os quais os organismos regulam as suas actividades nas zonas temperadas é a duração do dia, ou *fotoperíodo*. Em contraste com a maior parte dos outros factores estacionais, a duração do dia é sempre a mesma para uma dada estação e localidade. A amplitude no ciclo anual aumenta com o aumento de latitude, facultando assim indicações tanto latitudinais como estacionais. Em Winnipeg, Canadá, o fotoperíodo máximo é de 16,5 horas (em Junho) sendo o mínimo de 8 horas (no fim de Dezembro). Em Miami, Florida, a amplitude é apenas de 13,5 a 10,5 horas. Tem sido demonstrado que o fotoperíodo é o regulador cronométrico ou o disparador que põe em marcha aqueles conjuntos de sequências fisiológicas que produzem o crescimento e a floração de muitas

plantas, a muda da pena, o depósito de gordura, a migração e a criação em muitas aves e mamíferos, e ainda o começo da diapausa (fase de repouso nos insectos). A fotoperiodicidade está associada ao que hoje se conhece de um modo muito generalizado por *relógio biológico* dos organismos, criando um mecanismo de regulação de grande versatilidade. As duas teorias contrastantes acerca dos mecanismos desta associação são consideradas na Secção 6 do Capítulo 8. A duração do dia actua através de um receptor sensorial, tal como o olho nos animais ou um pigmento especial nas folhas de uma planta, o qual, por seu turno, activa um ou mais sistemas hormonais ou enzimáticos que produzem a resposta fisiológica ou de comportamento. Não se sabe exactamente onde nesta sucessão tem lugar a medição do tempo. Embora as plantas e os animais superiores sejam muito divergentes quanto à morfologia, a ligação com a fotoperiodicidade ambiental é muito semelhante em ambos os casos.

Entre as plantas superiores algumas espécies florescem com o aumento da duração do dia e são chamadas as plantas de dias longos, enquanto outras que florescem nos dias curtos (menos de 12 horas) são conhecidas como plantas de dias curtos. Também os animais podem responder tanto a dias longos como curtos. Em muitos organismos sensíveis ao fotoperíodo, embora não em todos, a regulação temporal pode ser alterada por manipulação experimental ou artificial do fotoperíodo. Como a Figura 5-5 ilustra, um regime de luz artificialmente acelerado pode levar a truta das fontes a condições de criação quatro meses mais cedo. Os floristas conseguem com frequência obter a floração fora da estação alterando o fotoperíodo. Nas aves migratórias há um período de vários meses depois da migração de Outono em que as aves são refractárias ao estímulo do fotoperíodo. Os dias

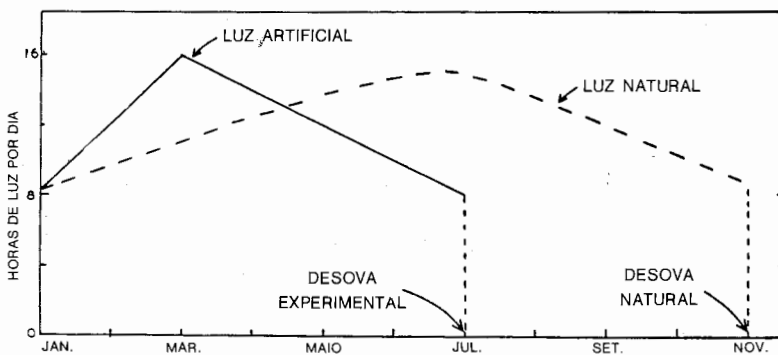


Figura 5-5. Controlo da época de reprodução da truta das fontes por manipulação do fotoperíodo. A truta, que normalmente se reproduz no Outono, desova no Verão quando o comprimento do dia é aumentado artificialmente na Primavera e depois reduzido no Verão, numa simulação das condições outonais. (Reproduzido de Hazard e Eddy, 1950.)

curtos de Outono são aparentemente necessários para «dar corda» ao relógio biológico, de certo modo, e preparar o sistema endócrino para a resposta aos dias longos. Em qualquer momento depois dos fins de Dezembro um aumento artificial no comprimento do dia produzirá uma sucessão de muda, depósito de gordura, inquietude migratória e alargamento das gónadas que normalmente ocorrem na Primavera. A fisiologia desta resposta nas aves é agora relativamente bem conhecida (ver resumos de Farner, 1964, 1964a), embora seja incerto se a migração de Outono é produzida por um estímulo directo dos dias curtos ou é regulada pelo relógio biológico que foi acertado pelos fotoperíodos longos da Primavera.

O fotoperiodismo em certos insectos é notável dado que proporciona uma espécie de «controlo de natalidade». Os dias longos de fim de Primavera e princípio de Verão estimulam o «cérebro» (realmente um gânglio do cordão nervoso) a produzir uma neuro-hormona que provoca a produção de uma diapausa ou ovo de repouso que não cria a não ser na próxima Primavera, por muito favoráveis que sejam a temperatura, o alimento e outras condições (ver Beck, 1960). Assim, o crescimento da população é detido antes e não depois que o abastecimento de alimento se torne crítico.

Tem sido mesmo demonstrado que o número de nódulos radiculares subterrâneos fixadores do azoto nas leguminosas (ver página 138, Figura 4-4) é controlado pelo fotoperíodo que actua através das folhas da planta. Uma vez que a bactéria fixadora de azoto nos nódulos requer energia alimentar manufacturada pelas folhas da planta para realizar o seu trabalho, quanta mais luz e clorofila, mais alimento fica disponível para a bactéria; a máxima coordenação entre a planta e os micróbios seus parceiros é assim reforçada pelo fotoperíodo regulador.

Em total contraste com o comprimento do dia, a chuva num deserto é altamente imprevisível; no entanto as plantas anuais do deserto, que constituem o maior número de espécies nas floras de muitos desertos (ver página 627), utilizam este factor como um regulador. As sementes de muitas de tais espécies contêm um inibidor da germinação que precisa de ser lavado por uma quantidade mínima de chuva (por exemplo, 1 cm ou mais) que proporcionará toda a água necessária para completar o ciclo de vida completo até à nova semente. Se tais sementes são colocadas numa estufa em solo húmido, não germinam, porém fazem-no rapidamente quando tratadas com chuva artificial na quantidade necessária (ver Went, 1955). As sementes podem permanecer viáveis no solo durante muitos anos, «esperando», por assim dizer, por uma chuva adequada; isto explica a razão pela qual os desertos «florescem», isto é, se tornam rapidamente cobertos por flores, pouco tempo depois de uma chuva forte.

Para efeitos de revisões sobre o fotoperiodismo ver Evans, 1963; Salisbury, 1963; Searle, 1965 (para o caso das plantas), e Withrow, 1959 (para o caso dos animais).

## 5. BREVE RESUMO SOBRE FACTORES FÍSICOS IMPORTANTES COMO FACTORES LIMITANTES

Como se destacou várias vezes nas discussões anteriores, o conceito amplo dos factores limitantes não é restrito aos factores físicos, uma vez que as inter-relações biológicas («coacções» ou «factores biológicos») são tão importantes como aqueles no governo da distribuição e da abundância reais dos organismos na natureza. Contudo, as últimas serão examinadas mais cuidadosamente nos capítulos subsequentes que tratam das populações e das comunidades, deixando a revisão dos aspectos físicos e químicos dos ambientes para esta secção. Para apresentar tudo o que se conhece neste campo seria necessário um livro próprio, e sairia fora do objectivo do presente esquema de princípios ecológicos. Por outro lado, caso houvesse um desenvolvimento nos detalhes, fugir-se-ia ao objectivo de se obter uma visão geral da matéria específica da ecologia. Desta forma, apenas é necessário passar uma breve revista pelos aspectos que os ecologistas consideraram importantes e dignos de estudo.

1. TEMPERATURA. Em comparação com uma amplitude de milhares de graus que se sabe ocorrer no nosso universo, a vida, tal como a conhecemos, apenas pode existir dentro de um intervalo estreito de cerca de 300° centígrados: de cerca de -200°C a 100°C. Realmente, a maior parte das espécies e a maior parte da actividade estão restringidas a um intervalo de temperaturas ainda mais estreito. Alguns organismos, especialmente em estado de repouso, podem existir a temperaturas muito baixas pelo menos durante curtos períodos de tempo, enquanto um pequeno número de microrganismos, principalmente bactérias e algas, são capazes de viver e de se reproduzir em mananciais quentes onde a temperatura se aproxima do ponto de ebulição (ver página 517). Em geral, os limites superiores são mais rapidamente críticos que os inferiores, pese embora o facto de muitos organismos funcionarem mais eficazmente junto dos limites superiores dos seus intervalos de tolerância. A amplitude de variação da temperatura tende a ser menor na água do que na terra, e os organismos aquáticos têm geralmente um limite de tolerância à temperatura mais estreito do que os animais equivalentes da terra. A temperatura, portanto, é universalmente importante e é com muita frequência um factor limitante. Os ritmos da temperatura juntamente com os da luz, humidade e marés, controlam largamente as actividades estacionais e diárias das plantas e dos animais. A temperatura é, com frequência, responsável pela zonagem e pela estratificação que ocorrem nos ambientes tanto aquáticos como terrestres (tal como será descrito na Parte 2). É também um dos factores ambientais mais fáceis de medir. O termómetro de mercúrio, um dos primeiros e mais largamente utilizados instrumentos científicos de precisão, tem sido mais recentemente suplementado por aparelhos eléctricos «sensíveis», como os termómetros de resistência de platina, termopares (uniões metálicas) e termis-

tores (resistências de óxido metálico termicamente sensíveis), que não só permitem medições em lugares de «acesso difícil» mas que proporcionam também o registo contínuo e automático das medições. Além do mais, avanços na tecnologia da telemetria permitem agora transmitir por rádio informação relativa à temperatura do corpo de um lagarto no fundo do seu refúgio ou de uma ave migratória voando muito alto na atmosfera (ver Capítulo 18).

A variabilidade da temperatura é extremamente importante do ponto de vista ecológico. A temperatura flutuando entre 10 e 20°C e tendo por valor médio 15°C não tem necessariamente o mesmo efeito nos organismos que a temperatura constante de 15°C. Verificou-se que *os organismos que estão normalmente sujeitos a temperaturas variáveis na natureza (como na maior parte das regiões temperadas) tendem a ficar deprimidos, inibidos ou mais lentos a uma temperatura constante*. Assim, para apresentar os resultados de um estudo pioneiro, Shelford (1929) verificou que os ovos e as fases de larva e de ninfa da traça pequena se desenvolviam 7 a 8 por cento mais depressa sob condições de temperatura variável do que sob uma temperatura equivalente a um valor médio. Numa outra experiência (Parker, 1930), ovos de gafanhoto mantidos a temperatura variável apresentaram uma aceleração média de 38,6 por cento e as ninfas uma aceleração de 12 por cento, relativamente ao desenvolvimento verificado a uma temperatura constante comparável.

Não se sabe ao certo se a variação é ela própria a causa do efeito acelerador ou se a temperatura mais elevada causa um maior desenvolvimento do que aquele que é equilibrado pela temperatura mais baixa. Em todo o caso, o efeito estimulante da temperatura variável, pelo menos na zona temperada, pode ser aceite como um princípio ecológico perfeitamente definido, e que deve ser destacado, uma vez que a tendência tem sido para conduzir trabalho experimental no laboratório sob condições de temperatura constante.

Pelo facto dos organismos serem sensíveis às alterações da temperatura e porque a temperatura é muito fácil de medir, a sua importância como factor limitante tem sido sobrestimada com frequência. É preciso ter cuidado com a assunção de que a temperatura é limitante quando outros factores não mensurados podem ser mais importantes. A capacidade generalizada das plantas, animais e especialmente comunidades para compensarem ou se aclimatarem à temperatura já foi mencionada. Será porventura um bom conselho para o ecologista principiante uma chamada de atenção mais ou menos deste tipo: No estudo de um dado organismo ou problema tenha-se sempre em conta a temperatura, porém, não se detenha por aí.

2. RADIAÇÃO: LUZ. Nos termos expressos apropriadamente por Pearse (1939), os organismos encontram-se entre as pontas de um dilema no que se refere à luz. A exposição directa do protoplasma à luz provoca a morte, porém a luz é a fonte fundamental de energia, sem a qual a vida não poderia existir. Por conseguinte, grande parte das características estruturais e de comportamento dos organismos



estão relacionadas com a solução deste problema. De facto, como será descrito com algum detalhe no Capítulo 9, a evolução da biosfera como um todo envolveu principalmente o «domínio» da energia da radiação solar que chega à Terra de tal maneira que as suas componentes úteis possam ser exploradas e as suas componentes perigosas mitigadas ou eliminadas. A luz, portanto, não só é um factor vital mas é também um factor limitante, aos níveis tanto máximo como mínimo. Não existe outro factor de maior interesse para os ecologistas!

O ambiente total da radiação e alguma coisa acerca da sua distribuição espectral foram considerados no Capítulo 3, tal como o foi o papel principal da radiação solar na energética do ecossistema. Consequentemente, apenas se necessita neste capítulo considerar a luz como um factor limitante e regulador. A radiação é constituída por ondas electromagnéticas de uma grande variação quanto a comprimento. Como a Figura 5-6 ilustra, duas bandas de comprimentos de onda penetram facilmente na atmosfera terrestre, quais sejam, a banda visível, juntamente com algumas

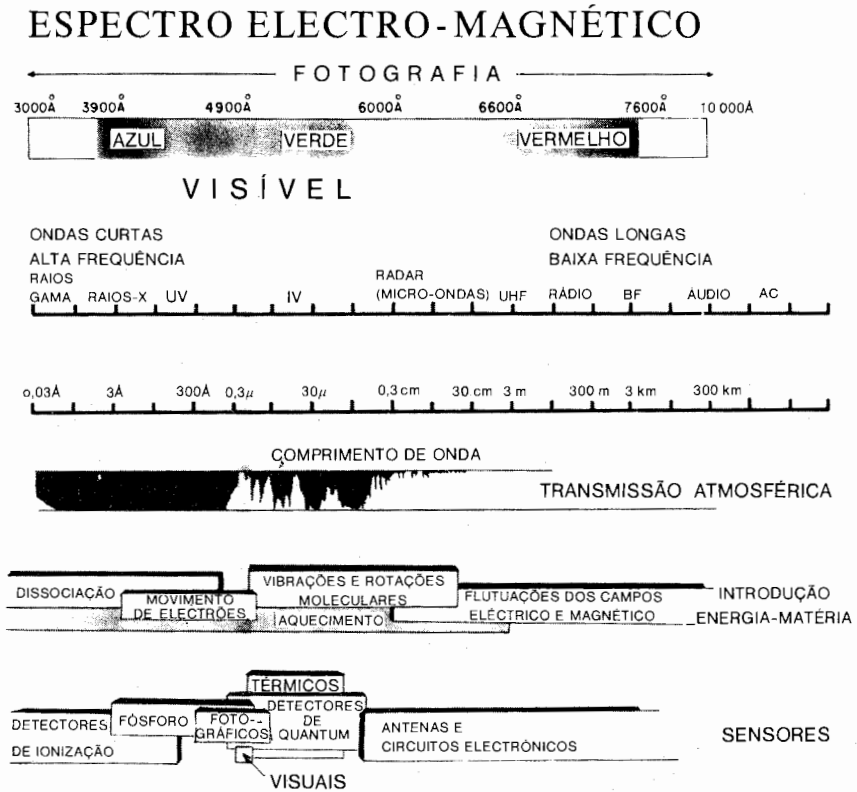


Figura 5-6. O espectro electromagnético em relação com a luz visível, com uma indicação da transmissão atmosférica, da energética e dos métodos de detecção de bandas com diferente frequência de onda. Å = angstrom = 0,1 milimicron ( $m\mu$ ) = 0,0001 micron ( $\mu$ ). (Modificado de Colwell *et al.*, 1963.)

partes das bandas adjacentes, e a banda de rádio de baixa frequência, tendo comprimentos de onda superiores a 1 cm. Não se sabe se as ondas longas de rádio possuem ou não significado ecológico, sem embargo das afirmações sobre os efeitos positivos nas aves em migração e outros organismos. Como se ilustra na Figura 3-1, as radiações solares que penetram na atmosfera superior e chegam à superfície da Terra consistem em ondas electromagnéticas variando em comprimento aproximadamente de 0,3 a 10 microns ( $\mu$ ); isto equivale a 300 a 10 000  $m\mu$ , ou 3000 a 100 000 Å (\*). Para o olho do homem, a luz visível cai dentro do intervalo de 3900 a 7600 Å (390 a 760  $m\mu$ ), tal como a Figura 5-6 ilustra. Esta figura também mostra a interacção energia-matéria de diferentes bandas e o tipo de sensores utilizados para as detectar e medir (ver Capítulo 18 para efeitos de detalhes adicionais). No Capítulo 3 foi examinado o papel dos raios ultravioletas (abaixo de 3900 Å) e infravermelhos (acima de 7600 Å). O papel que a radiação gama de comprimento de onda muito curto, de alta energia, bem como outros tipos de radiação ionizante podem desempenhar como factores ecológicos limitantes na idade atómica envolve considerações muito especiais e complexas, cujo tratamento cabe melhor no Capítulo 17.

Sabe-se que, ecologicamente, a qualidade da luz (comprimento de onda ou cor), a sua intensidade (energia actual medida em calorias-grama ou velas-pé) e a sua duração (comprimento do dia) são importantes. Sabe-se que tanto as plantas como os animais respondem a diferentes comprimentos de onda de luz. A visão da cor em animais tem uma interessante ocorrência «irregular» em diferentes grupos taxonómicos, sendo segundo parece bem desenvolvida em certas espécies de artrópodos, peixes, aves e mamíferos, embora não noutras espécies dos mesmos grupos (entre os mamíferos, por exemplo, a visão da cor está bem desenvolvida apenas nos primatas). A velocidade da fotossíntese varia um tanto com diferentes comprimentos de onda. Nos ecossistemas terrestres a qualidade da luz não varia o suficiente para ter um efeito diferencial importante na intensidade da fotossíntese, porém quando a luz penetra na água os vermelhos e os azuis são eliminados por filtração e a luz esverdeada resultante é absorvida deficientemente pela clorofila. As algas vermelhas têm, porém, pigmentos suplementares (ficoeritrinas) capazes de utilizar esta energia e de viver a maiores profundidades do que seria possível para as algas verdes (ver página 535).

Como foi analisado no Capítulo 3, a intensidade da luz (isto é, a entrada de energia) que encontra a camada autotrófica controla o ecossistema inteiro através da sua influência na produção primária. A relação entre a intensidade e a fotossíntese segue nas plantas tanto terrestres como aquáticas o mesmo padrão geral de um acréscimo linear até um óptimo ou nível de *saturação luminosa*, seguido

(\*) Um micron ( $\mu$ ) é a milésima parte do milímetro ( $10^{-3}$  mm); um milimicron ( $m\mu$ ) é a milionésima parte do milímetro ( $10^{-6}$  mm); um angstrom (Å) é a décima parte do milimicron ( $10^{-7}$  mm).

em muitos casos por um decréscimo a intensidades muito altas (Rabinowitch, 1951; Thomas, 1955). Constam da Figura 5-7 as curvas da fotossíntese segundo a intensidade da luz para várias populações e comunidades. Tal como seria de esperar, a compensação de factores entra em jogo uma vez que tanto as plantas individuais como as comunidades se adaptam a diferentes intensidades de luz tornando-se «adaptadas à sombra» (isto é, alcançando a saturação a intensidades baixas) ou «adaptadas ao sol» (ver Capítulo 3, especialmente a Figura 3-5). Os extremos da saturação luminosa são ilustrados na Figura 5-7. As diatomáceas que vivem nas areias das praias ou nos lodos da maré são notáveis na capacidade de alcançar a máxima taxa fotossintética quando a intensidade da luz é inferior a 5 por cento da luz solar plena, e podem manter uma produção líquida a menos de 1 por cento (Taylor, 1964). E, não obstante, estas diatomáceas apenas são levemente inibidas pelas intensidades altas, o que explica o facto da produção máxima no mar ocorrer usualmente sob e não à superfície (ver Figura 3-3). No outro extremo a planta do milho «amante do sol» não se satura de luz até que tenham sido alcançadas as intensidades da plena luz do sol (Figura 5-7).

Não se reconhece de um modo tão geral que a luz solar normal possa ser limitante tanto a intensidade plena como quando a intensidades baixas. A intensidades altas, a foto-oxidação de enzimas reduz manifestamente a síntese, e a respiração rápida utiliza os produtos fotossintetizados. A síntese da proteína é especialmente reduzida pelo que são produzidas a intensidades altas elevadas percentagens de hidratos de carbono, o que constitui uma das razões pelas quais é difícil conseguir boas produções nos trópicos com as culturas que produzem elevadas quantidades de proteína.

O papel da duração da luz, ou fotoperiodicidade, já foi considerado na Secção 4.

3. ÁGUA. A água, uma necessidade fisiológica para todo o protoplasma, é do ponto de vista ecológico, principalmente um factor limitante nos ambientes terrestres ou naqueles ambientes aquáticos em que a sua quantidade está sujeita a grandes flutuações, ou onde a elevada salinidade promove a perda de água pelos organismos mediante osmose (ver Figura 11-3). A queda pluviométrica, a humidade, o poder de evaporação do ar e o abastecimento disponível de água de superfície são os principais factores medidos. Segue-se um breve resumo de cada um destes aspectos.

A queda pluviométrica é largamente determinada pela geografia e pelo padrão dos grandes movimentos do ar ou «sistemas meteorológicos». Um exemplo relativamente simples é apresentado na Figura 5-8. Ventos carregados de humidade soprando do oceano depositam a maior parte da sua humidade nas vertentes voltadas ao oceano, do que resulta no lado oposto uma «sombra de chuva» que produz um deserto; quanto mais altas forem as montanhas maior será o efeito, em geral. Uma vez

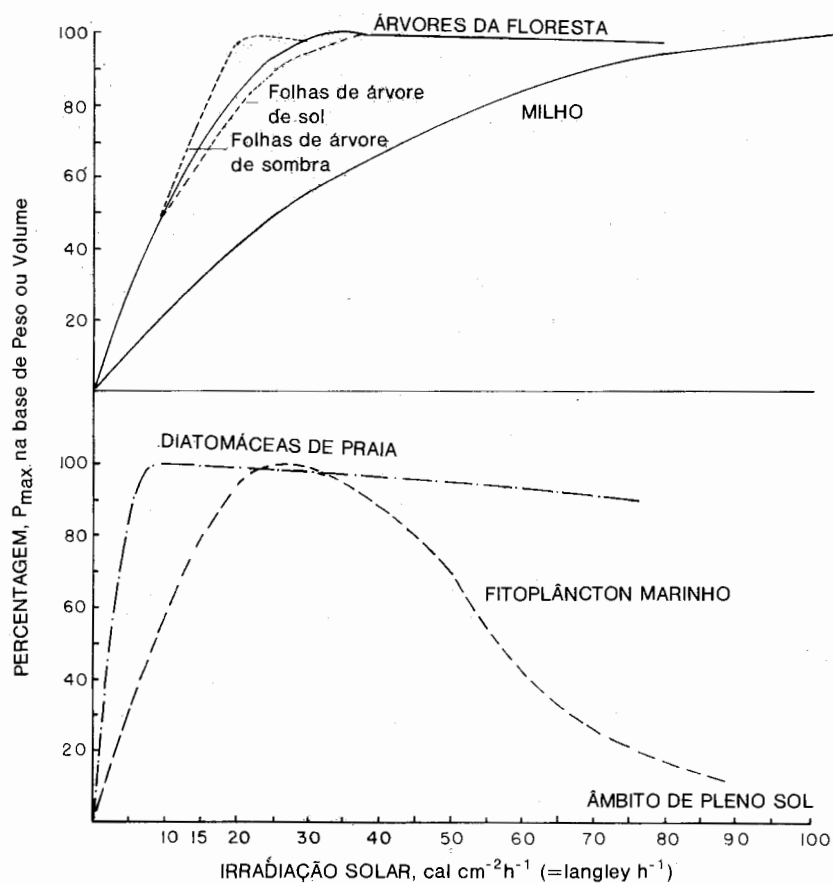


Figura 5-7. Curvas fotossíntese-luz para diferentes populações de plantas, mostrando um largo intervalo de resposta em termos de saturação luminosa (energia luminosa da fotossíntese máxima). (O diagrama superior desenhado a partir dos dados tabelados por Hesketh e Baker, 1967; o relativo às diatomáceas de praia, dos dados de Taylor, 1964; o relativo ao fitoplâncton marinho, dos dados de Ryther, 1956.)

que o ar continua depois das montanhas, é recolhida alguma humidade e a queda pluviométrica pode voltar a aumentar um tanto. Assim os desertos encontram-se no geral «por detrás» das altas cadeias de montanhas ou ao longo da costa onde os ventos sopram mais das extensas áreas terrestres interiores secas do que dos oceanos como no exemplo da costa do Pacífico ilustrado na Figura 5-8. A distribuição da queda pluviométrica ao longo do ano é um factor limitante extremamente importante para os organismos. A situação proporcionada por uma queda pluviométrica de uns 85 cm regularmente distribuída é totalmente distinta da proporcionada por uma mesma queda pluviométrica que caia em grande parte durante uma fracção relativamente pequena do ano. No último caso, as plantas e os ani-

mais têm de ser capazes de sobreviver a longos períodos de seca. Em geral a queda pluviométrica tende a ser irregularmente distribuída ao longo das estações nos trópicos e nos subtropicos, o que determina com frequência estações bem definidas húmidas e secas. Nos trópicos, o ritmo estacional na humidade regula as actividades estacionais (especialmente a reprodução) dos organismos de uma forma muito semelhante à que os ritmos estacionais da temperatura e da luz os regulam na zona temperada. Nos climas temperados, a chuva tende a ser mais regularmente distribuída ao longo do ano, com muitas excepções. A tabulação que se segue facilita uma aproximação grosseira das comunidades bióticas clímax (ver Capítulo 14, Secção 7) que podem ser esperadas nas latitudes temperadas com diferentes quantitativos anuais de queda pluviométrica regularmente distribuída:

0 — 25 cm anuais .....	Deserto
25 — 75 cm anuais .....	Pradaria, savana (*) ou floresta aberta
75 — 125 cm anuais .....	Floresta seca
mais de 125 cm anuais .....	Floresta húmida

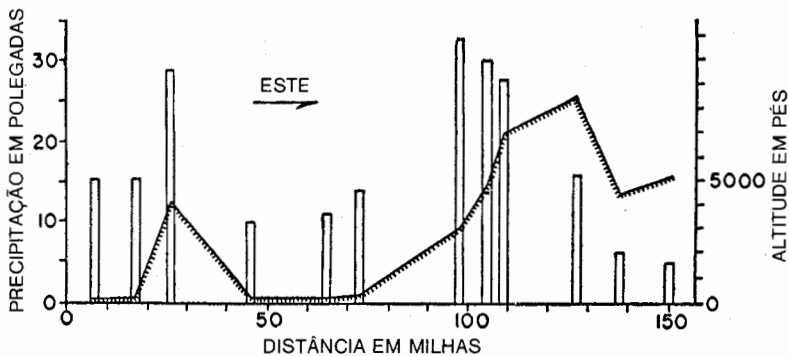


Figura 5-8. Queda pluviométrica média anual (colunas verticais) em relação com a altitude (linha adornada) numa série de estações estendendo-se, para este, desde Palo Alto, na costa do Pacífico, através da Coast Range e da «Sierra Nevada», até Oasis Ranch no deserto de Nevada. O diagrama ilustra (1) o efeito de aproximação no lado oeste da «Sierra», (2) a zona de máxima chuva na vertente ocidental do centro da «Sierra», e (3) as sombras de chuva entre as duas cadeias montanhosas. (De Daubenmire, *Plants and Environment*, John Wiley & Sons, Inc., 1947.)

Na realidade, a situação biótica não é determinada pela queda pluviométrica isolada mas pelo equilíbrio entre a chuva e a evapotranspiração potencial, sendo esta última a água perdida pelo ecossistema por evaporação, como se verá adiante.

(\*) Uma savana é uma pradaria com árvores isoladas ou grupos isolados de árvores, um tipo de comunidade intermédia entre a pradaria e a floresta (ver Figura 14-14).

A humidade representa a quantidade de vapor de água no ar. A humidade absoluta é a quantidade real de água no ar expressa em massa de água por unidade de massa de ar (gramas por quilograma, por exemplo). Uma vez que a quantidade de vapor de água que o ar pode conter (em estado de saturação) varia com a temperatura e a pressão, a *humidade relativa* representa a percentagem de vapor realmente presente comparada com a saturação nas condições de temperatura e pressão existentes. A humidade relativa é usualmente medida observando a diferença entre os termómetros de bolbos respectivamente seco e molhado montados num instrumento chamado psicrómetro. Se os dois termómetros facultam a mesma leitura, a humidade relativa é 100 por cento; se a leitura no termómetro de bolbo molhado é inferior à realizada no bolbo seco, como geralmente acontece, a humidade relativa é inferior a 100 por cento, sendo o valor exacto determinado por consulta a tabelas preparadas. A humidade relativa pode também ser adequadamente medida por intermédio de um higrógrafo que proporciona um registo contínuo. O cabelo humano, especialmente o cabelo louro comprido, expande e encolhe em proporção com a humidade relativa, pelo que se podem fazer com ele fios para accionar uma alavanca que escreva sobre um tambor giratório. Como no caso da medição da temperatura, está a generalizar-se o uso de diversos dispositivos eléctricos sensíveis. Um destes dispositivos utiliza a propriedade de uma película de cloreto de lítio de alterar a sua resistência eléctrica em proporção com as alterações na humidade relativa. Outros materiais higroscópicos estão em experimentação.

Em geral, a humidade relativa tem sido a grandeza mais utilizada no trabalho ecológico, embora o valor seu inverso, ou *défice da pressão de vapor* (a diferença entre a pressão parcial do vapor de água na saturação e a pressão real de vapor), seja com frequência preferido como medida das relações de humidade, dado que a evaporação tende a ser proporcional mais à pressão de vapor do que à humidade relativa.

Uma vez que há geralmente um ritmo diário na natureza quanto à humidade (alta à noite, baixa durante o dia, por exemplo), assim como diferenças verticais e horizontais, a humidade desempenha com a temperatura e a luz um importante papel na regulação das actividades dos organismos e na limitação da sua distribuição. A humidade tem um papel especialmente importante na modificação dos efeitos da temperatura, como se verá na próxima secção.

A energia de evaporação do ar é um factor ecológico importante, especialmente para as plantas terrestres, e é usualmente medida por evaporímetros, que medem a evaporação verificada em recipientes, ou por atmómetros, que a medem sobre a superfície de um bolbo poroso cheio de água. Os animais podem com frequência regular as suas actividades por forma a evitar a desidratação movendo-se para locais protegidos ou entrando em actividade à noite (ver página 399); as plantas, porém, têm de se «manter e aguentar». De 97 a 99 por cento de água que entra nas plan-

tas vinda do solo perde-se por evaporação a partir das folhas, evaporação que se designa por *transpiração* a qual, como ficou mencionado no Capítulo 2, constitui uma característica única da energética dos ecossistemas terrestres. Quando a água e os nutrientes são não limitantes, o crescimento das plantas terrestres é aproximadamente proporcional ao abastecimento total de energia à superfície do solo, como já foi salientado. Uma vez que a maior parte da energia é calor e como a fracção que proporciona calor latente para a transpiração é praticamente constante, então o crescimento é também proporcional à transpiração (Penman, 1956). As relações entre a evapotranspiração e a produtividade primária são expressas sob a forma de um modelo matemático, apresentado na página 603. A razão do crescimento (produção líquida) para a água transpirada designa-se por *eficiência de transpiração* e é expressa usualmente como gramas de matéria seca produzida por 1000 gramas de água transpirada. A maior parte das espécies de culturas agrícolas, bem como uma ampla gama das espécies não cultivadas, têm uma eficiência de transpiração de 2 ou menor, isto é, são perdidas 500 gramas ou mais de água por cada grama de matéria seca produzida (Briggs e Shantz, 1914; Norman, 1957). As culturas resistentes à secura, como por exemplo o sorgo e o painço, podem ter eficiências de 4. De forma bastante singular, as plantas do deserto pouco podem fazer melhor do que isso se é que o conseguem; de facto a sua única adaptação reside não na capacidade de crescer sem transpiração mas sim na capacidade de ficarem dormentes quando a água se não encontra disponível (em vez de emurchecer ou morrer como aconteceria com as demais plantas). As plantas do deserto que perdem as folhas e apenas expõem os gomos ou os caules verdes durante os períodos secos, apresentam uma elevada eficiência de transpiração (Lange *et al.*, 1969) embora, certamente, não produzam muito alimento em tais condições (recorde-se que alta eficiência na utilização da luz também acompanha uma baixa produção; ver página 93). Deve destacar-se que as plantas do deserto, bem como todos os organismos, têm limites de tolerância tanto superiores como inferiores, e cada espécie deve apresentar um intervalo um tanto distinto. Quando a humidade aumenta grandemente em áreas áridas, como através de irrigação, a produtividade primária de todo o ecossistema aumenta, embora muitas, se não todas, espécies de plantas do deserto morram e sejam substituídas por outras espécies mais adaptadas à humidade elevada. (A água pode ser «uma quantidade demasiada de uma coisa boa» para a planta do deserto!).

A oferta de água de superfície disponível está, naturalmente, relacionada com a queda pluviométrica ocorrida na área, mas há com frequência grandes discrepâncias. Assim, devido a fontes ou a mananciais subterrâneos ou abastecimentos vindos de regiões vizinhas, os animais e as plantas podem ter acesso a mais água do que aquela que cai como chuva. Do mesmo modo a água da chuva pode tornar-se rapidamente indisponível para os organismos. Wells (1928) falou das colinas de areia da Carolina do Norte como de «desertos na chuva», porque a abundante chuva da re-

gião escoar tão rapidamente através do solo poroso que as plantas, especialmente as herbáceas, se encontram confrontadas com disponibilidades muito pequenas na camada superficial. A vida das plantas e dos pequenos animais em tais áreas assemelha-se à que ocorre em regiões muito mais secas. Outros solos nas planícies do oeste retêm água tão fortemente que as culturas podem fazer-se sem que caia uma só gota de chuva durante a estação de crescimento, sendo as plantas capazes de utilizar a água armazenada proveniente das chuvas inverniais.

Os traços gerais do ciclo hidrológico foram examinados detalhadamente no Capítulo 4, nele se tendo chamado a atenção para as importantes, e ainda mal conhecidas, relações entre a água da superfície e a água subterrânea e entre a queda pluviométrica e os compartimentos atmosférico e marinho. Os ecologistas concordam em geral sobre a necessidade de um maior conhecimento acerca dos recursos hídricos e de melhorar o seu ordenamento antes que seja considerada seriamente a manipulação da queda pluviométrica, caso isto se torne tecnicamente possível. Poderia chegar-se a uma situação difícil controlando inabilmente tanto a água da chuva como a água da superfície! No actual estado de coisas, a eliminação muito severa da cobertura vegetal e práticas deficientes de utilização da terra, com a destruição da textura do solo e o aumento de erosão resultantes, elevaram com frequência o escoamento para um grau tal que se produziram desertos locais em regiões de queda pluviométrica adequada. Do lado mais positivo, a irrigação e o represamento artificial dos cursos de água têm ajudado a aumentar o abastecimento local em água. Contudo, estes dispositivos mecânicos de engenharia, por muito úteis que usualmente sejam, nunca poderão ser considerados como substitutos de práticas agrícolas ou florestais sãs de utilização da terra, que retêm a água nas suas origens ou próximo delas com máxima utilidade para as plantas, os animais e o homem. O ponto de vista ecológico, considerando a *água como um produto cíclico no interior do ecossistema tomado no seu conjunto*, é muito importante. Aqueles que pensam que todos os nossos problemas de inundações, de erosão e de utilização da água podem ser resolvidos apenas através da construção de grandes barragens ou qualquer outro dispositivo mecânico podem ter boas ideias no domínio da engenharia, mas precisam de as refrescar em matéria de ecologia (ver Capítulos 9, 11 e 15). A ideia de que a unidade bacia hidrográfica é uma espécie de sistema ecológico mínimo para efeitos de ordenamento foi em primeiro lugar mencionada no Capítulo 2, tendo sido citados frequentemente neste texto exemplos de investigações importantes baseadas no estudo de toda a bacia hidrográfica. Estudos realizados em bacias hidrográficas experimentais (ver a Figura 2-4 para se ter uma imagem de um dispositivo experimental deste tipo) apenas proporcionam informações muito importantes para a economia de vidas e de bens se forem tomados em consideração por aqueles que tomam as decisões no âmbito da política e da actividade! Por exemplo, as vias de acesso para a extracção, mais do que a

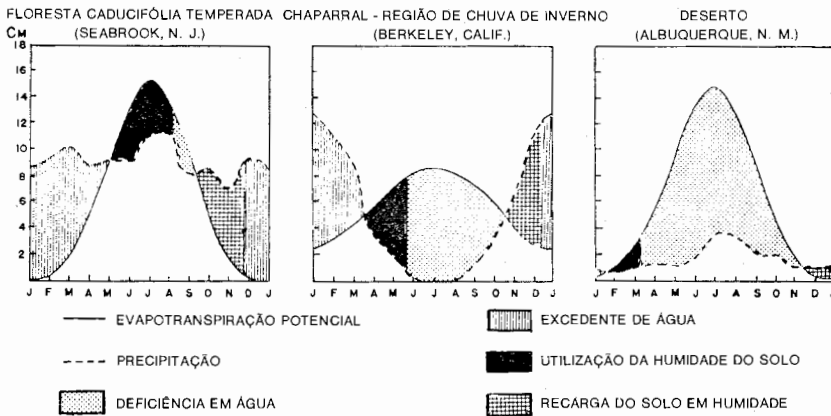


própria extracção, constituem com frequência o principal dano numa bacia hidrográfica florestada. Se as vias de acesso para a extracção forem planeadas e construídas adequadamente (Figura 15-6), o dano resultante da erosão é reduzido e a regeneração acelerada, e a operação, ela própria, mais útil. Outras experiências demonstraram que o importante é não destruir a forte interacção das plantas, animais e microrganismos que mantêm a superfície do solo como uma «esponja viva», capaz de reter a água e de a ir libertando gradualmente sem uma perda excessiva de materiais valiosos. Assim, a vegetação natural pode ser modificada de diversas formas para produzir produtos desejados ou para servir finalidades úteis sem destruir a saúde essencial das comunidades bióticas, necessária para que se mantenha a futura produtividade. O orvalho pode dar um contributo apreciável à precipitação, mesmo vital em áreas de chuva escassa. O orvalho, «o nevoeiro baixo», pode ser importante não apenas nas florestas das zonas costeiras, onde pode ocorrer mais água total desta forma do que como chuva (ver página 614), mas também nos desertos. Aperfeiçoamentos recentes nos medidores de orvalho e nos lisímetros de pesagem automática, que indicam a absorção real da água pela vegetação, traduziram-se em medições mais precisas. Em muitos casos, a quantidade anual e a capacidade das plantas para utilizar água são maiores do que anteriormente se admitia.

4. A ACÇÃO CONJUNTA DA TEMPERATURA E DA HUMIDADE. Considerando o conceito de ecossistema, o primeiro entre os conceitos ecológicos, evitou-se criar a impressão de que os factores ambientais operam independentemente uns dos outros. Neste capítulo trata-se de mostrar que o exame dos factores individuais constitui um meio de pegar problemas ecológicos complexos, mas não o último objectivo do estudo ecológico, objectivo que consiste em avaliar a importância relativa dos vários factores nas circunstâncias em que estes operam conjuntamente nos ecossistemas reais. A temperatura e a humidade têm uma importância tão geral nos ambientes terrestres e operam numa acção recíproca tão estreita, que se tomam usualmente como o aspecto mais importante do clima. Assim, será conveniente examiná-los juntamente antes de tratar de outros factores.

A interacção da temperatura e da humidade, tal como acontece na interacção da maior parte dos factores, depende tanto dos valores *relativo* como *absoluto* de cada factor. Assim, a temperatura exerce um efeito limitativo mais severo nos organismos quando as condições de humidade são extremas, isto é, tanto muito altas como muito baixas, do que quando tais condições são moderadas. De igual modo, a humidade desempenha um papel mais crítico nos extremos da temperatura. De certo modo, isto constitui um outro aspecto do princípio da interacção de factores, já examinado neste capítulo. Por exemplo, o gorgulho do algodão tolera temperaturas mais altas quando a humidade é baixa ou moderada do que quando é muito alta. Na zona do algodão o tempo quente e seco constitui um indício para que os cultivadores de algodão tenham prontos os seus pulverizadores e estejam atentos a um

possível aumento na população do gorgulho. O tempo quente e húmido é menos favorável para o gorgulho, embora, infelizmente, não muito favorável para o algodoeiro! As grandes massas de água moderam grandemente os climas terrestres por motivo do elevado calor latente de evaporação e das características de fusão da água (ver página 475). De facto, pode falar-se em dois tipos básicos de clima, ou seja, os climas continentais, caracterizados por extremos de temperatura e de humidade, e os climas marítimos, caracterizados por uma flutuação menos extrema devido ao efeito moderador de grandes massas de água (os grandes lagos produzem assim «climas marítimos» locais).



*Figura 5-9.* Relação entre queda pluviométrica e evapotranspiração potencial (evaporação pelo solo mais transpiração pela vegetação) em três localidades representando três regiões ecológicas caracteristicamente diferentes. Nos gráficos, a área pontada («deficiência em água») indica a estação durante a qual cabe esperar que a água constitua um factor limitante, enquanto que a extensão vertical dessa área indica a severidade relativa dessa limitação. (Segundo Thornthwaite, 1955.)

As modernas classificações do clima, tais como as de Köppen (1931) e de Thornthwaite (1948), baseiam-se largamente em medidas quantitativas da temperatura e da humidade, tomando em consideração a eficiência da precipitação e da temperatura (com referência às estações de crescimento) e a distribuição estacional, bem como os valores médios. A comparação da precipitação com a evapotranspiração (que depende da temperatura) proporciona uma imagem particularmente boa dos climas, como se ilustra na Figura 5-9 que contrasta os climas de três regiões biológicas diferentes claramente distintas ou biomas (ver mapas da expansão geográfica destes biomas nas Figuras 14-7 e 14-8). O período de «utilização da humidade do solo» representa, para a comunidade tomada como um todo, o período principal da produção primária e determina assim a previsão de alimento disponível para os consumidores e decompositores durante todo o ciclo anual. Note-se que na região de florestas caducifólias é presumível que a água só seja severamente limitante no fim do Verão,

com mais destaque na parte sul do que na parte norte desta região. A vegetação indígena está adaptada a resistir às secas periódicas de Verão, porém algumas culturas agrícolas que nela crescem não o estão. Depois de várias experiências amargas com muitos fracassos culturais nos fins de Verão, os agricultores no sul dos Estados Unidos da América, por exemplo, estão finalmente a proporcionar rega no fim do Verão. Na região de chuvá de Inverno, a principal estação de produção é o fim do Inverno e a Primavera, ao passo que no deserto a estação de crescimento é mais reduzida.

Em geral, a classificação dos tipos climáticos baseada em índices temperatura-humidade correspondem bem a zonas de cultivo (Klages, 1942) e a zonas vegetativas gerais. Porém, os tipos de clima estabelecidos pelos climatologistas são frequentemente demasiado amplos para que sejam úteis ao ecologista em situações locais, pelo que é com frequência necessário estabelecer subdivisões baseadas na comunidade biótica (ver Daubenmire, 1959).

Os climogramas, ou gráficos em que um factor climático principal é representado relativamente a outro, representam outro método útil da representação gráfica da temperatura e da humidade combinadas. Nos gráficos da temperatura-queda pluviométrica ou temperatura-humidade são assinalados valores médios mensais com a escala de temperatura no eixo vertical e a humidade ou a queda pluviométrica no eixo horizontal, como se ilustra na Figura 5-10. Os meses são indicados por números, a começar por Janeiro. O polígono de 12 lados resultante facultava uma «imagem» das condições temperatura-humidade e torna possível comparações gráficas de um conjunto de situações com outro. Os climogramas têm sido úteis na comparação de áreas entre si (Figura 5-10C) e como um auxiliar para testar a importância das combinações da temperatura-humidade como factores limitantes (como na Figura 5-10A e B). A marcação de outros pares de factores também pode ser instrutiva, por exemplo, a representação da temperatura e da salinidade em ambientes marinhos (ver Figura 12-3, página 527).

As câmaras climáticas proporcionam outro método eficaz de estudar combinações de factores físicos. Estas variam desde simples salas de temperatura-humidade em uso na maior parte dos laboratórios até grandes estufas controladas, tal como o «fitotrão» onde pode ser mantida qualquer combinação desejada de temperatura, humidade e luz. Estas câmaras são com frequência projectadas para controlar as condições ambientais com a finalidade do investigador poder estudar a genética e a fisiologia das espécies cultivadas ou domesticadas. Podem, porém, ser úteis para os estudos ecológicos, especialmente quando é possível simular ritmos naturais na temperatura e na humidade. Como já se salientou, as experiências deste tipo ajudam a isolar factores que podem ser «funcionalmente significativos», porém apenas podem revelar uma parte da história dado que muitos aspectos significativos do ecossistema

não podem ser reproduzidos no interior, devendo sim ser estudados ou experimentados ao ar livre.

5. GASES ATMOSFÉRICOS. Excepto no que se refere às grandes variações em matéria de vapor de água já examinadas sob o título «água», a atmosfera da maior parte da biosfera é notavelmente homeostática. De forma interessante, a presente concentração de dióxido de carbono (0,03 por cento em volume) e de oxigénio (21 por cento em volume) é um tanto limitante para muitas plantas superiores. Sabe-se bem que a fotossíntese em muitas plantas pode aumentar com acréscimo moderado na concentração de  $\text{CO}_2$ , porém já não se sabe tão bem que reduzindo experimentalmente a concentração de oxigénio se pode também aumentar a fotossíntese. Björkman e seus colaboradores (\*), deram notícia que os feijoeiros e muitas outras plantas aumentaram a sua taxa fotossintética em nada menos de 50 por cento quando a concentração de oxigénio em redor das suas folhas foi reduzida para 5 por cento. Considerou-se que a inibição devida ao oxigénio é provocada por uma retro-reacção entre um produto fotossintético intermédio altamente reduzido e o oxigénio molecular que aumenta com a concentração de  $\text{O}_2$ . Certas gramíneas tropicais, incluindo o milho e a cana-de-açúcar, não apresentam inibição ao oxigénio porventura por utilizarem um diferente «padrão» para a fixação do dióxido de carbono. Pode admitir-se que a razão para esta situação está no facto das plantas de folha larga haverem evolucionado numa altura em que a concentração de  $\text{CO}_2$  era mais alta e a de  $\text{O}_2$  mais baixa do que presentemente, como ficou descrito na Secção 4, Capítulo 9.

O oxigénio torna-se limitante para os anaeróbios e o  $\text{CO}_2$  aumenta nos solos e nos sedimentos com a profundidade (também nos corpos dos grandes animais, sendo o rúmen do gado um sistema anaeróbio); isto traduz-se numa redução na taxa de decomposição, cuja importância foi examinada em profundidade no Capítulo 2 (ver também Figuras 9-9 e 12-13). O papel do homem nos ciclos de  $\text{CO}_2$  foi largamente analisado no Capítulo 4.

A situação nos ambientes aquáticos é muito distinta da que ocorre nos ambientes atmosféricos uma vez que as quantidades de oxigénio, dióxido de carbono e de outros gases atmosféricos dissolvidos na água, e assim disponíveis para os organismos, variam muito com o tempo e com o lugar. O oxigénio é um factor limitante de A-1, especialmente nos lagos e nas águas com uma pesada carga de material orgânico. Sem embargo do oxigénio ser mais solúvel na água do que o azoto, a quantidade real de oxigénio que a água pode conter nas condições mais favoráveis é muito menor do que a que se encontra constantemente presente na atmosfera. Assim, se 21 por cento do volume de 1 litro de ar é oxigénio, haverá  $210 \text{ cm}^3$  de oxigénio por litro. Em contraste, a quantidade de oxigénio por litro de

(\*) Ver o Relatório Anual do Presidente da Carnegie Institution of Washington, 1966-67, página 66; e também Björkman, 1966.

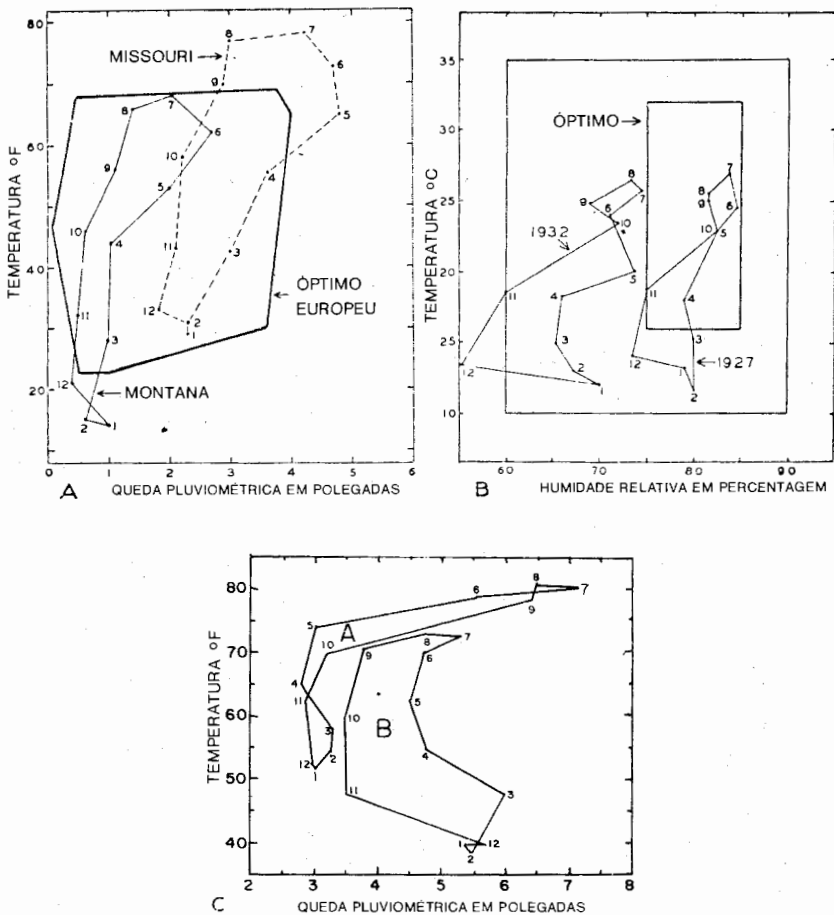


Figura. 5-10. Climogramas de temperatura-humidade. A. médias mensais de temperatura e precipitação para Havre, Montana, onde foi introduzida com êxito a perdiz húngara, e Columbia, Missouri, onde essa introdução frassou, comparadas com as condições médias na área europeia de cria. (Reproduzido de Twomey, 1936.) B. Condições de temperatura e humidade em Tel Aviv, Israel, para dois anos diferentes, comparadas com as condições ótimas (retângulo interior) e favoráveis (retângulo exterior) para a mosca mediterrânea da fruta. Os danos causados nas laranjas foram muito maiores em 1927. (De Bodenheimer, 1938.) C. Climogramas de temperatura-pluviosidade para A, costa da Geórgia (nível do mar), e B, Geórgia setentrional (altitude de 2000 a 3000 pés). Em A, umas estações húmidas e secas pronunciadas são a variante estacional conspicua, característica de um clima subtropical, ao passo que em B, as diferenças sazonais na temperatura são mais pronunciadas do que as alterações na pluviosidade. A vegetação do clímax climático (ver página 423 para efeitos de definição deste termo) na localidade costeira é uma floresta perenifólia de folha larga (ver Figura 14-19), enquanto que na área mais setentrional é uma floresta temperada caducifólia (ver Figura 14-12A).

água não excede 10 cm<sup>3</sup>. A temperatura e os sais dissolvidos afectam grandemente a capacidade da água para conter oxigénio, aumentando a solubilidade do oxigénio com as baixas temperaturas e decrescendo por acção de salinidades ele-

vadas. A provisão de oxigénio na água vem principalmente de duas fontes, por difusão do ar e por acção da fotossíntese das plantas aquáticas. O oxigénio difunde-se na água muito lentamente a menos que ajudado pelo vento e movimentos da água, ao passo que a penetração da luz é um factor da máxima importância na produção fotossintética de oxigénio. Portanto, devem esperar-se importantes variações diárias, sazonais e espaciais na concentração de oxigénio dos meios aquáticos. Na Parte 2 serão considerados detalhes da distribuição do oxigénio e sua relação com as comunidades aquáticas.

O dióxido de carbono, à semelhança do oxigénio, pode estar presente na água em quantidades altamente variáveis, embora nela o seu comportamento seja bem diferente e a sua ecologia se não encontre bem conhecida. É portanto difícil fazer afirmações acerca do seu papel enquanto factor limitante. Embora presente em baixas concentrações no ar, o dióxido de carbono é extremamente solúvel na água, que também obtém grandes abastecimentos a partir da respiração, da decomposição e de fontes do solo ou subterrâneas. Assim, o «mínimo» é provavelmente de menos importância do que no caso do oxigénio. Além do mais, ao contrário do oxigénio, o dióxido de carbono reage com a água para formar  $H_2CO_3$ , que por seu turno reage com pedras calcárias disponíveis para formar carbonatos ( $-CO_3$ ) e bicarbonatos ( $-HCO_3$ ). Como se ilustra na Figura 4-8A, o sistema de carbonatos dos oceanos constitui um compartimento de depósito principal do  $CO_2$  biosférico. Estes compostos não só facultam uma fonte de nutrientes, mas actuam também como tampão, ajudando a conservar a concentração do ião de hidrogénio dos ambientes aquáticos próximo do ponto neutro. Acréscimos moderados de  $CO_2$  na água parecem acelerar a fotossíntese e os processos de desenvolvimento de muitos organismos. Já foi mencionado que o enriquecimento em  $CO_2$  pode ser fundamental na eutroficação cultural (ver página 168; e também Lange, 1967; Kuentzel, 1969). Concentrações elevadas do  $CO_2$  podem ser decisivamente limitantes para os animais, especialmente porque essas concentrações elevadas estão associadas com concentrações baixas de oxigénio. Os peixes respondem rigorosamente a altas concentrações e podem morrer se a água se encontra demasiadamente carregada de  $CO_2$  livre.

A concentração dos iões de hidrogénio, ou pH, está intimamente relacionada com o complexo do dióxido de carbono (ver página 91) e, sendo relativamente fácil de medir, tem sido muito estudada nos ambientes aquáticos naturais. Durante o reviver nos princípios do século XX do interesse pelo estudo ecológico organizado, o pH foi considerado como um importante factor limitante, assim como um indicador geral promissor para determinar as condições ecológicas gerais de ambientes aquáticos; porém não se provou ser este o caso. O quadro de um ecologista viajar para a sua campanha apenas equipado com um dispositivo de medição do pH era muito comum. O fisiologista, olhando para fora pela janela do seu laborató-

rio, provavelmente sorria com tolerância, uma vez que o interesse inicial em matéria de pH no trabalho ecológico se ficou a dever à descoberta pelo fisiologista que o pH era muito importante na regulação da respiração e dos sistemas de enzimas no interior do corpo, sendo críticas diferenças muito pequenas. A menos que os valores sejam extremos, as comunidades compensam-se das diferenças por mecanismos já descritos neste capítulo e apresentam uma ampla tolerância para as amplitudes que ocorrem naturalmente. Contudo, quando a alcalinidade total é constante, a alteração do pH é proporcional à alteração do  $\text{CO}_2$ , e portanto constitui um indicador útil da taxa ou taxas do metabolismo total da comunidade (fotossíntese e respiração), como ficou descrito na Secção 3 do Capítulo 3. Os solos e as águas de baixo pH (isto é, «ácidos») são muito frequentemente deficientes em nutrientes e de baixa produtividade.

6. SAIS BIOGÉNICOS: MACRONUTRIENTES E MICRONUTRIENTES. Os sais dissolvidos vitais para a vida podem designar-se convenientemente por *sais biogénicos*. Já foram apresentados vários exemplos sobre a sua importância como factores limitantes no solo e na água. De facto, a «lei» original de Liebig do mínimo baseou-se em grande parte na acção limitante de matérias-primas vitais que são escassas ou variáveis no ambiente. Como já ficou indicado, os sais de azoto e de fósforo revestem-se da maior importância, e o ecologista procederá bem começando como rotina por efectuar o seu exame. Hutchinson (1957) descreve o caso em relação ao fósforo como factor limitante em A-1 como se segue: «De todos os elementos presentes num organismo vivo, é provável que o fósforo seja ecologicamente o mais importante, uma vez que nos organismos a razão do fósforo para os outros elementos tende a ser consideravelmente maior do que a razão nas fontes primárias dos elementos biológicos. A deficiência de fósforo é portanto provavelmente mais capaz de limitar a produtividade em qualquer região da superfície da Terra do que a deficiência em qualquer outro material com a excepção da água». Como se discutiu no Capítulo 4 o homem cria a ritmo crescente situações em que o excesso mais do que a escassez se torna limitante.

Seguindo de perto as pisadas do azoto e do fósforo, o potássio, o cálcio, o enxofre e o magnésio merecem grande atenção. O cálcio é necessário em quantidades especialmente grandes pelos moluscos e os vertebrados, e o magnésio é um constituinte necessário da clorofila, sem a qual nenhum ecossistema pode funcionar. Os elementos e os seus compostos necessários em quantidades relativamente grandes designam-se com frequência por *macronutrientes*.

Nos anos recentes tem-se desenvolvido um grande interesse pelo estudo de elementos e respectivos compostos que, sendo embora necessários para o funcionamento dos sistemas vivos, apenas o são em quantidades extremamente diminutas, muitas vezes como componentes de enzimas vitais. Estes elementos são geralmente

denominados elementos mínimos, oligoelementos ou *micronutrientes*. Uma vez que necessidades diminutas parecem estar associadas com uma ocorrência no ambiente igualmente diminuta ou até mais pequena, os micronutrientes têm importância como factores limitantes. O desenvolvimento de métodos modernos de microquímica, espectrografia, difracção por raios-X e ensaios biológicos têm aumentado grandemente a capacidade humana para medir mesmo os quantitativos mais pequenos. Também a disponibilidade dos isótopos radioactivos de muito dos elementos mínimos estimulou grandemente os estudos experimentais. Conhecem-se desde há muito tempo, pelo menos de uma forma geral, doenças de deficiência motivadas pela ausência de elementos mínimos. Têm sido observados em laboratório sintomas patológicos em plantas domésticas e silvestres e em animais. Sob condições naturais os sintomas de deficiências deste tipo estão algumas vezes associados com uma história geológica peculiar e algumas vezes com um ambiente deteriorado, com frequência resultante directamente do medíocre ordenamento realizado pelo homem. Um exemplo de uma história geológica peculiar encontra-se na Florida do Sul. Os solos orgânicos desta região potencialmente produtivos não correspondiam às expectativas (para a cultura agrícola ou a produção de gado) até se descobrir que esta região sedimentar tinha falta de cobre e de cobalto, usualmente presentes na maior parte das regiões. Na página 151 discutiu-se um caso possível de deficiência de micronutrientes resultante de alterações no ordenamento da área terrestre.

Eyster (1964) enumera dez micronutrientes que se sabe sem qualquer dúvida serem essenciais para as plantas. São eles ferro, manganês, cobre, zinco, boro, silício, molibdénio, cloro, vanádio e cobalto. Em termos de função estes podem dispor-se em três grupos como se segue: (1) os que são necessários para a fotossíntese: Mn, Fe, Cl, Zn e V; (2) os que são necessários para o metabolismo do azoto: Mo, B, Co, Fe; (3) aqueles que são necessários para outras funções metabólicas: Mn, B, Co, Cu e Si. A maior parte deles são também essenciais para os animais, e um pequeno número de outros, como seja o iodo, são essenciais para certos animais, como por exemplo os vertebrados. A linha divisória entre macro e micronutrientes não é, certamente, estrita nem a mesma para todos os grupos de organismos; o sódio e o cloro, por exemplo, serão necessários em maiores quantidades para os vertebrados do que para as plantas. O sódio é com frequência, de facto, adicionado à lista anterior como um micronutriente para as plantas. Muitos dos micronutrientes assemelham-se às vitaminas porquanto actuam como catalisadores. Os metais menores combinam-se com frequência com compostos orgânicos para formar «metalo-activadores»; o cobalto, por exemplo, é um elemento constitutivo da vitamina B<sub>12</sub>. Goldman (1965) documentou um caso em que o molibdénio é limitante para um ecossistema inteiro ao ter verificado que a adição de 100 partes por mil milhões à água de um lago de montanha aumentava a intensidade da fotossíntese. Também verificou que no mesmo lago a concentração do cobalto era suficiente-



mente alta para inibir o fitoplâncton. Como acontece com os macronutrientes, também uma quantidade excessiva pode ser limitante.

7. CORRENTES E PRESSÕES. Os meios atmosférico e hidrosférico em que os organismos vivem não estão com frequência completamente quietos durante um dado período de tempo. As correntes na água não só influenciam grandemente a concentração de gases e nutrientes, como actuam directamente como factores limitantes. Assim, as diferenças entre a comunidade de um rio e a de um pequeno tanque (ver Capítulo 11, Secção 7) podem ser devidas em boa medida à grande diferença no factor corrente. Muitas plantas e muitos animais de um curso de água estão especificamente adaptados morfológica e fisiologicamente à manutenção da respectiva posição na corrente e sabe-se terem limites de tolerância muito definidos a este factor específico. Em terra, o vento exerce de forma semelhante um efeito limitante nas actividades e até na distribuição dos organismos. As aves, por exemplo, mantêm-se quietas em lugares protegidos em dias ventosos, que são, portanto, ocasiões impróprias para o ecologista tentar realizar o censo de uma população de aves. As plantas podem ser estruturalmente modificadas pelo vento, em especial quando outros factores também são limitantes, como nas regiões alpinas. Whitehead (1956) demonstrou experimentalmente que o vento limita o crescimento das plantas nos locais expostos das montanhas. Quando levantou uma parede para proteger a vegetação do vento, a altura das plantas aumentou. Os temporais assumem uma importância principal, mesmo que apenas tenham uma expressão local. Os furacões (tal como os ventos usuais) transportam animais e plantas a grandes distâncias e, quando levantam terra, os ventos podem alterar a composição de comunidades florestais por muitos anos. Tem-se observado que os insectos se espalham mais rapidamente na direcção dos ventos dominantes do que em outras direcções para áreas que parecem oferecer iguais oportunidades de estabelecimento das espécies. Em regiões secas, o vento é um factor limitante para as plantas especialmente importante, uma vez que aumenta o ritmo da perda de água por transpiração. São necessários bons estudos críticos sobre o efeito do vento. Face à preocupação com a temperatura e a humidade, os ecologistas negligenciaram este importante factor.

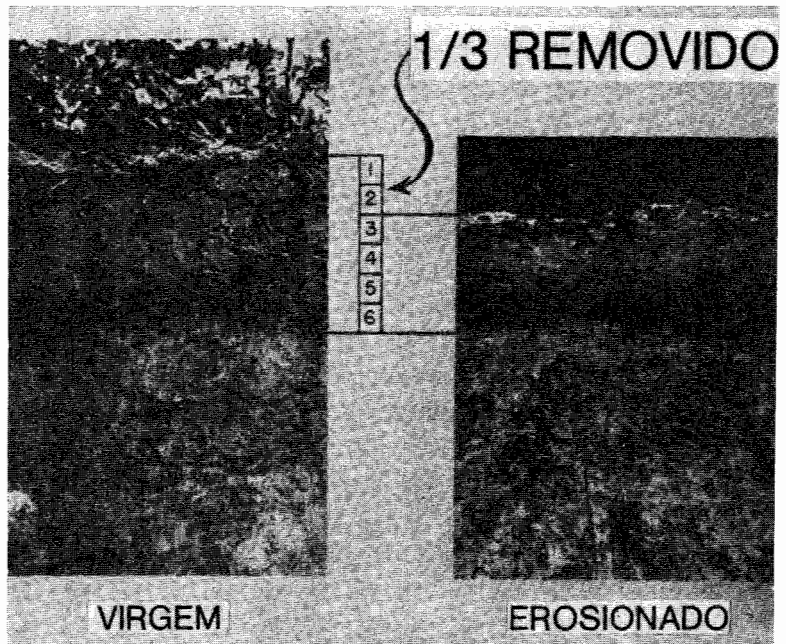
A pressão barométrica não se tem revelado como um importante factor limitante directo para os organismos, embora alguns animais pareçam capazes de detectar diferenças, e, naturalmente, a pressão atmosférica tenha muito a ver com o tempo e com o clima que são directamente limitantes para os organismos. No oceano, porém, a pressão hidrostática tem importância dado o enorme gradiente desde a superfície até aos níveis mais fundos. Na água a pressão aumenta uma atmosfera por cada 10 metros. Na parte mais funda do oceano a pressão atinge 1000 atmosferas. Muitos animais podem tolerar variações amplas na pressão, especialmente se o corpo não contém ar livre ou gás. Quando o contém, poderá desenvolver-se embolia gasosa. Em geral, as

grandes pressões como as que se encontram no fundo do oceano exercem um efeito depressivo, pelo que o ritmo de vida é mais lento.

8. SOLO. É algumas vezes conveniente idealizar a biosfera como constituída pela atmosfera, a hidrosfera e a pedosfera, sendo a última o solo. Cada uma destas divisões deve muito dos seus aspectos característicos a reacções e coacções ecológicas dos organismos e a interacções dos ecossistemas e dos ciclos básicos entre si. Cada qual é composta por um componente vivo e um não vivo mais facilmente separáveis numa base teórica do que prática. Os componentes bióticos e abióticos estão em especial intimamente ligados no solo, que por definição consiste de uma camada meteorizada da crosta terrestre com organismos vivos e produtos da respectiva decomposição misturados uns com os outros. Sem vida, a Terra teria uma crosta e poderia ter ar e água, porém o ar e a água, e especialmente o «solo», seriam inteiramente diferentes destes componentes tal como os conhecemos. Assim, o solo não é apenas um «factor» do ambiente dos organismos como é também produzido por eles (os organismos do solo e o metabolismo do solo são considerados no Capítulo 14, Secção 4). Em geral, pensa-se no solo como o resultado líquido da acção do clima e dos organismos, especialmente a vegetação, sobre o material originário ou rocha mãe da superfície da Terra. Assim o solo é composto de um material originário, de um substrato subjacente geológico ou mineral, e um adicional orgânico no qual organismos e os respectivos produtos se encontram misturados com partículas finamente divididas do material originário, ou rocha mãe, modificado. Os espaços entre as partículas estão cheios com gases e água. A textura e a porosidade do solo são características altamente importantes e determinam em larga medida a disponibilidade de nutrientes para as plantas e os animais do solo.

Caso se examine o corte de uma barreira ou de uma cova (Figura 5-11), verificar-se-á ser o solo composto de camadas distintas que muitas vezes diferem na cor. Estas camadas designam-se por horizontes do solo, e a sequência dos horizontes a partir da superfície designa-se por perfil do solo. O horizonte superior, ou *horizonte A* («solo superior»), é composto por corpos de plantas e de animais que estão a ser reduzidos a material orgânico finamente dividido pelo processo conhecido por *humificação*, um conceito introduzido no Capítulo 2 (página 43) e descrito mais detalhadamente, no Capítulo 14 (página 588). Num solo maduro este horizonte é usualmente subdividido em camadas distintas representando estádios conhecidos de humificação. Estas camadas (Figuras 5-11 e 5-12) são designadas (a partir da superfície) por folhada (A-0), húmus (A-1) e zona lixiviada (A-2) de cor clara. A camada A-0 é algumas vezes subdividida em A-1 (folhada propriamente dita), A-2 (camada húmifera) e A-3 (terra vegetal). O horizonte folhada (A-0) representa o componente detritos e é considerado no Capítulo 14 (página 589) como uma espécie de subsistema ecológico. O horizonte principal seguinte, ou *horizonte B*, é composto de solo mineral em que os compostos orgânicos foram convertidos pelos decompo-

Figura 5-11. Perfil do solo de uma área virgem comparado com o de uma área erosionada na região da floresta caducifólia. Na figura da esquerda, 1-2 representa o horizonte A<sub>1</sub>, 3-4 o horizonte A<sub>2</sub>, e 5-6 a camada B<sub>1</sub> (acumulação de material lixiviado). Comparar com a Figura 5-12. (Fotografia do U. S. Soil Conservation Service.)



sitores em compostos inorgânicos pelo processo da *mineralização* e completamente misturados com o material originário finamente dividido. Os materiais solúveis do horizonte B são com frequência formados no horizonte A e depositados no horizonte B, ou lixiviados pela corrente de água descendente. A banda escura na Figura 5-11 representa a parte superior do horizonte B onde os materiais se acumulam. O terceiro horizonte, ou *horizonte C*, representa o material originário, ou rocha mãe, mais ou menos intacto. Este material originário pode representar a formação mineral original (rocha mãe) que é desagregada no local ou pode ter sido transportada para o local por gravidade (depósito coluvial), pela água (depósito aluvial), pelos glaciares (depósito glaciário), ou pelo vento (depósito eólico ou «loess»). Os solos transportados são com frequência extremamente férteis (atestam-no os solos fundos de «loess» em Iowa e os solos ricos dos deltas dos grandes rios).

O perfil do solo e a espessura relativa dos seus horizontes são geralmente característicos para as diferentes regiões climáticas e para situações topográficas (Figuras 5-12 e 5-13). Assim os solos das pradarias diferem dos solos florestais pelo facto da humificação ser rápida embora a mineralização lenta. Uma vez que a planta herbácea toda ela, incluindo as raízes, é de vida curta, adicionam-se cada ano grandes quantidades de material orgânico que se decompõem rapidamente, deixando uma pequena folhada ou manto, embora muito húmus. Na floresta a folhada e as raízes decompõem-se lentamente e, uma vez que a mineralização é rápida, a camada de húmus mantém-se estreita (Figura 5-12). Por exemplo, o teor médio de húmus

de um solo de pradaria é de cerca de 1500 toneladas por hectare, em comparação com umas 125 toneladas por hectare nos solos florestais (Daubenmire, 1947). Numa zona de floresta e pastagem (ver Figura 5-13) em Illinois pode-se facilmente dizer pela cor do solo quais dos actuais campos de cereal eram de pradaria ou de floresta: o solo da pradaria é mais escuro, devido ao seu elevado teor em húmus. Caso ocorra uma adequada queda pluviométrica, não é por acaso que «os celeiros do mundo» se encontram localizados nas regiões de pradaria.

As condições topográficas influenciam grandemente o perfil do solo no interior de uma dada região climática. As terras de montanha ou bem drenadas, especialmente se mal utilizadas pelo homem, tendem a ter horizontes A e B delgados devido à erosão (Figura 5-12). Em terrenos planos a água pode arrastar rapidamente materiais para camadas mais fundas, formando algumas vezes uma «camada dura ou durimperme» através da qual as raízes das plantas, os animais e a água não podem penetrar. A Figura 9-7 ilustra um caso extremo de uma situação de camada dura e o efeito resultante sobre a vegetação. Situações mal drenadas como os pântanos favorecem a acumulação de húmus, uma vez que o fraco arejamento atrasa a decomposição. A falta de oxigénio e a acumulação de dióxido de carbono ou outros produtos tóxicos tornam-se factores limitantes severos. Algumas vezes solos desenvolvidos em locais mal drenados são extremamente produtivos se forem adequadamente drenados — como o atestam os solos humíferos da Florida atrás mencionados, que passam por ser dos mais produtivos solos do mundo, se convenientemente tratados. A dificuldade está em que «maneio adequado» envolve problemas difíceis tanto ecológicos como de engenharia, porque o cultivo de tais solos aumenta grandemente a oxidação da matéria orgânica acumulada e, com o tempo, destrói algumas das características estruturais que tornam tais solos tão favoráveis no início. A maneira de evitar a «surriba» de tais solos não tem recebido a atenção adequada porque os agricultores estão com frequência apenas interessados nas produções imediatas que se podem obter. Os problemas especiais da utilização dos solos tropicais e a necessidade de novos métodos para essa utilização foram discutidos no Capítulo 4, Secção 6 (ver também Capítulo 14).

A classificação dos tipos de solo tornou-se uma matéria altamente empírica. O especialista de solos pode reconhecer dezenas de tipos de solos no interior dos limites de um departamento ou de um estado. Encontram-se largamente disponíveis nas entidades departamentais e estatais de conservação do solo e nas universidades estatais cartas dos solos locais. Tais cartas e as descrições dos solos que as acompanham facultam uma base útil para estudos dos ecossistemas terrestres. O nome para um tipo de solo local é composto do nome da localidade onde foi pela primeira vez descrito e de uma expressão que indica o tipo de textura. Por exemplo, o solo argilo-arenoso de Norfolk refere-se a um solo descrito pela primeira vez perto de Norfolk que tem uma textura grosseira (uma elevada propor-

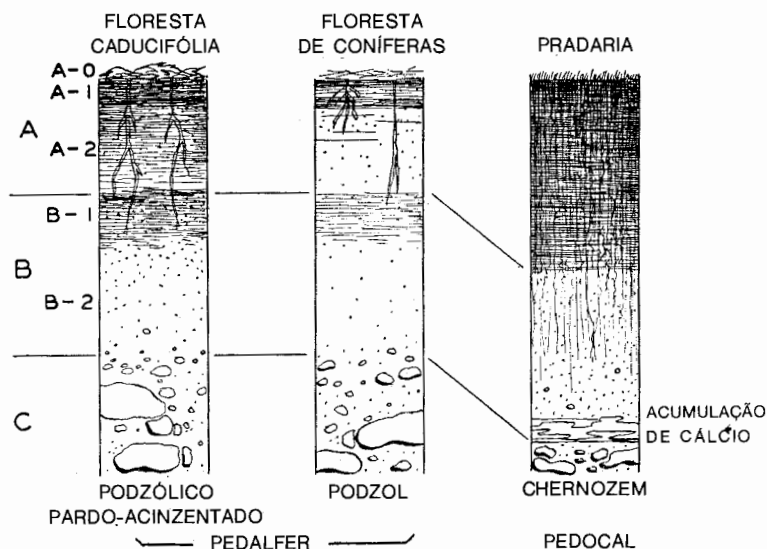


Figura 5-12. Diagramas simplificados de três tipos principais de solos que são característicos das três principais regiões bióticas. Ver legenda da Figura 5-14.

ção de areia para o sedimento argiloso, isto é, «solo-franco»). O ecologista deverá fazer naturalmente, no estudo da área, mais do que designar apenas o solo. No mínimo, deverão ser feitas medições de três importantes atributos pelo menos nos horizontes A e B como a seguir se indica: (1) textura, isto é, a percentagem de areia, sedimento e argila (ou uma determinação mais detalhada da dimensão das partículas), (2) a percentagem de matéria orgânica, e (3) a capacidade de troca, isto é, uma estimativa da quantidade de nutrientes de troca. Como se salientou no Capítulo 4, os minerais «disponíveis», mais do que a quantidade total, determinam a fertilidade potencial, sendo favoráveis as outras condições.

Uma vez que o solo é o produto do clima e da vegetação, o mapa dos principais tipos de solos do mundo (Figura 5-14) converte-se num mapa complexo de climas e vegetações (Figura 5-15). Face a um material originário favorável a acção dos organismos e do clima tenderá a formar um solo característico da região (comparar a Figura 5-14 com o mapa das comunidades bióticas, Figura 14-7). De um ponto de vista ecológico amplo, os solos de uma dada região podem ser divididos em dois grupos, aqueles que são fundamentalmente controlados pelo clima e a vegetação da região e aqueles que são principalmente controlados pelas condições edáficas e topográficas locais, pelo nível da água, ou pelo tipo de material originário. Como será examinado em maior detalhe no Capítulo 9, as condições locais ou edáficas são mais importantes (1) nas regiões que são ecologicamente novas e naquelas em que o clima e a vegetação ainda não foram capazes de «construir»

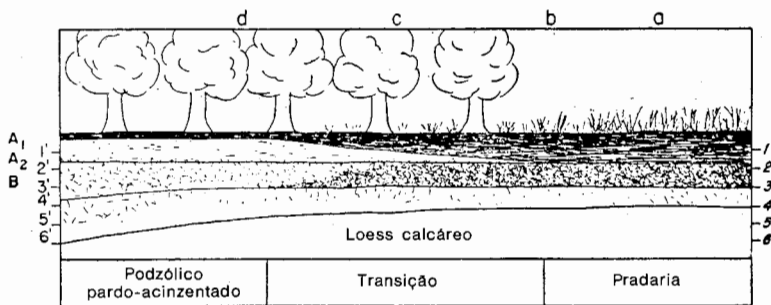


Figura 5-13. Relações solo-vegetação numa zona de transição entre floresta e pradaria. Sob a influência de clima e de vegetação diferentes, desenvolvem-se solos manifestamente distintos a partir do mesmo material originário (neste caso, loess calcáreo, ou horizonte C transportado pelo vento). O decréscimo em matéria orgânica, o desenvolvimento de um horizonte A podzólico (com uma camada de húmus delgada, ver Figura 5-12) e o aumento do desenvolvimento estrutural do horizonte B são os traços principais que distinguem os solos florestais dos solos de pradaria. (Segundo Crocker, 1952.)

um manto de solo uniforme e (2) nas regiões onde o clima é extremo, como nos desertos, por exemplo, onde pequenas diferenças no solo podem provocar grandes diferenças nas comunidades bióticas resultantes. Consequentemente, o grau de maturidade do solo (isto é, a extensão em que o equilíbrio entre o solo, o clima e a vegetação foi alcançado) varia grandemente com a região. Wolfanger (1930), por exemplo, avaliou que 83 por cento dos solos em Marshall County, Iowa, são maduros em comparação com apenas 15 por cento em Bertie County, North Carolina, que se encontra localizada na Planície Costeira «geologicamente nova». É importante destacar que o papel desempenhado pelo «tipo de solo» na função do ecossistema depende do estágio de desenvolvimento geológico e ecológico (no Capítulo 9 voltar-se-á a este assunto).

Tendo em vista um adequado estudo geral do solo, deverá referenciar-se Russell (1957), Eyre (1963) e Black (1968), enquanto que estão referenciados na página 597 livros que respeitam mais especificamente aos organismos do solo.

9. O FOGO COMO FACTOR ECOLÓGICO. A investigação feita durante os últimos 40 anos impôs uma reorientação bastante drástica nas ideias existentes sobre o fogo enquanto factor ecológico. É agora evidente que o fogo não é um factor menor ou anormal, mas sim um factor principal que é, e tem sido durante séculos, pouco menos do que um elemento do «clima» normal na maior parte dos ambientes terrestres do mundo. Consequentemente, as comunidades bióticas adaptam-se e compensam-se relativamente a este factor como o fazem quanto à temperatura ou à água. Tal como com a maior parte dos factores ambientais, o homem tem modificado grandemente o seu efeito, incrementando a respectiva influência em muitos casos e reduzindo-a noutros. O não se ter reconhecido que os ecossistemas podem estar «adaptados ao fogo» deu como resultado um elevado grau

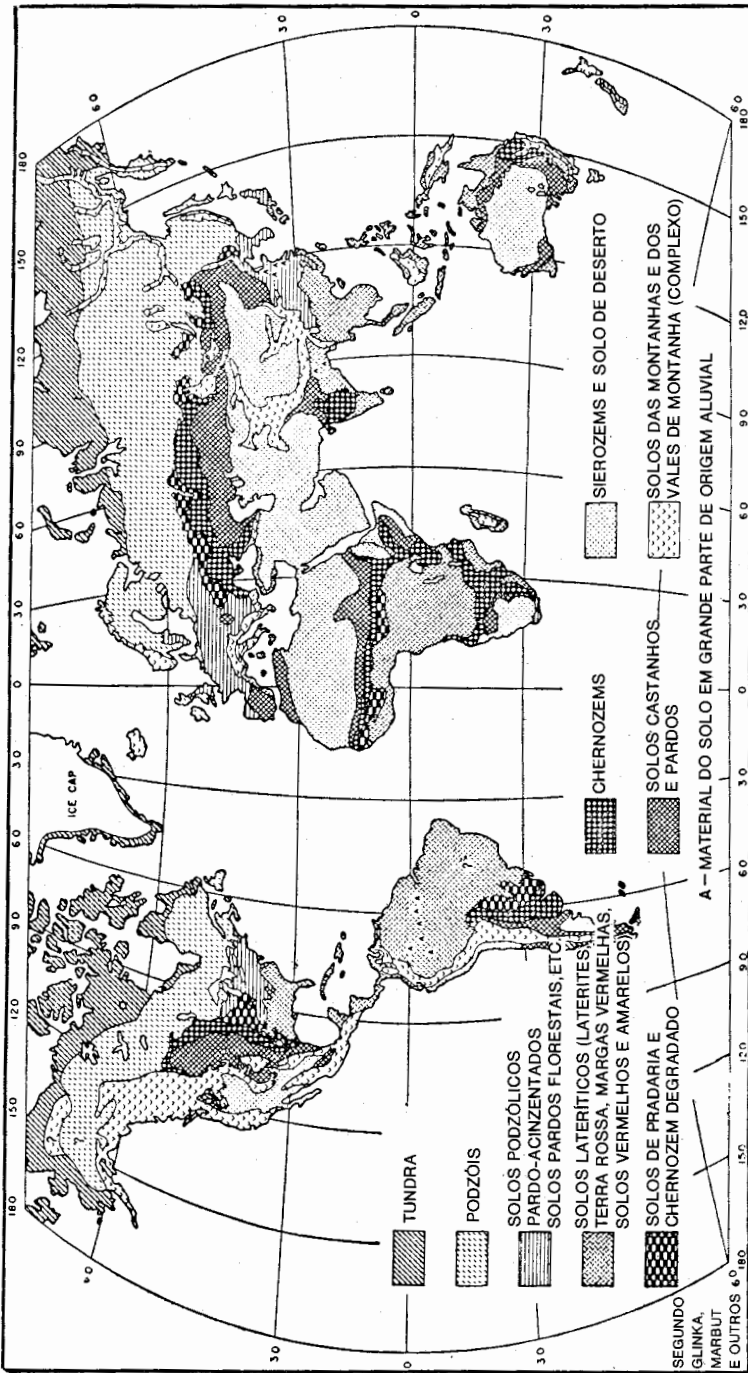


Figura 5-14. Mapa esquemático dos principais tipos de solos do mundo. Não só são evidentes as diferenças entre norte e sul, como também as entre este e oeste, relacionadas com a queda pluviométrica. Os solos podzólicos e lateríticos das regiões húmidas são, com frequência, conhecidos por «pedalfers» por motivo da acumulação de ferro e alumínio nos horizontes B, enquanto que os «chernozems» e outros solos das regiões mais áridas são «pedocals», dada a acumulação de cálcio (ver Figura 5-12). Em anos recentes, tem sido proposto para os tipos de solos zonais um conjunto de nomes mais uniforme e descritivo, tendo cada nome a mesma raiz - «sol». Assim, o podzol sentinental converte-se em spodosol (= acinzentado), o tipo de pozólico pardo-acinzentado temperado em alfizol (Al-Fe, referindo a acumulação mineral de  $B_2$ ), o solo de pradaria em aridisol, e o solo laterítico tropical em oxisol (= oxidado). (Mapa do U. S. Department of Agriculture Yearbook, 1938.)

de «*mau ordenamento*» dos recursos naturais pelo homem. Convenientemente utilizado, o fogo pode ser um instrumento ecológico de grande valor. O fogo é assim um factor limitante extremamente importante, se não fora outra razão porque a humanidade é capaz de o controlar em maior extensão do que o pode fazer com muitos outros factores limitantes.

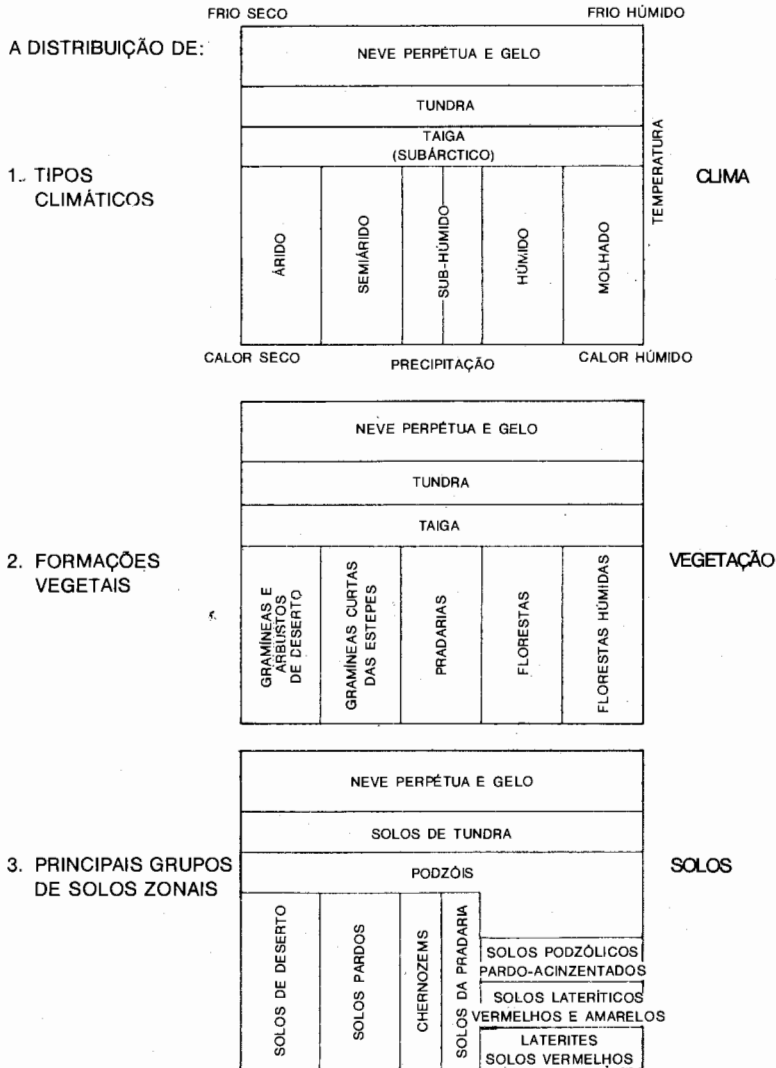


Figura 5-15. Representação esquemática que ilustra a inter-relação do clima, formações vegetais, e grupos de solos zonais. (De Oosting, 1952, 2.<sup>a</sup> ed., segundo Blumenstock e Thorntwaite.)



O fogo é mais importante nas regiões de floresta e de pradaria das zonas temperadas e nas áreas tropicais com estações secas. Os arqueologistas consideram correntemente as provas de utilização deliberada do fogo pelo homem como o primeiro «sinal» do desenvolvimento humano. Em muitas partes do oeste e do sueste dos Estados Unidos da América, seria difícil encontrar uma área de certa extensão que não revele ter sido percorrida pelo fogo durante os últimos cinquenta anos pelo menos. Em muitas partes os fogos foram originados naturalmente pelos raios. O homem primitivo, o índio da América do Norte, por exemplo, incendiava regularmente os bosques e as pradarias por razões de ordem prática. O fogo foi assim um factor limitante muito antes do homem moderno haver começado a modificar drasticamente o ambiente numa tentativa de melhorar a sua condição. Inadvertidamente, através de um comportamento descuidado, o homem moderno aumentou com frequência a tal ponto o efeito do fogo que aquilo mesmo que pretende — um ambiente produtivo — é destruído ou degradado. Por outro lado, uma completa protecção contra o fogo nem sempre se traduziu naquilo que se esperava, nomeadamente num ambiente mais produtivo do ponto de vista dos objectivos humanos. Assim, tornou-se claro que o fogo deverá ser considerado como um factor ecológico juntamente com outros factores como a temperatura, a chuva e o solo, e que será preciso estudá-lo com uma mentalidade aberta. Se o fogo é um amigo ou um adversário da civilização, agora tal como no passado, dependerá de um conhecimento e controlo inteligentes.

Ao falar de fogo como factor ecológico, a primeira coisa a destacar é que há vários tipos de fogo na natureza que de facto são distintos. Ilustram-se na Figura 5-16 dois tipos extremos. Por exemplo, o *fogo de copa* destrói com frequência toda a vegetação, ao passo que o *fogo de superfície* tem efeitos inteiramente diferentes. O primeiro é limitante para a maior parte dos organismos; a comunidade biótica tem de voltar a iniciar o desenvolvimento, mais ou menos da linha de partida, e serão necessários muitos anos antes que a área se torne produtiva do ponto de vista do homem. Os fogos de superfície, por outro lado, exercem um efeito selectivo; são mais limitantes para alguns organismos do que para outros e assim favorecem o desenvolvimento de organismos com elevada tolerância ao factor fogo. Também, os fogos de superfície ligeiros ajudam as bactérias a decompor os corpos das plantas e a tornar os nutrientes minerais mais rapidamente disponíveis para um novo crescimento vegetal (ver página 42). As leguminosas fixadoras de azoto prosperam com frequência depois de um incêndio ligeiro. Em regiões especialmente sujeitas ao fogo, fogos regulares e ligeiros de superfície reduzem grandemente o perigo de fogos de copa severos mantendo a um nível mínimo o sub-bosque combustível. Como ficou mencionado na página 46, os fogos combinam-se com frequência com os antibióticos produzidos pelas plantas na promoção de alterações rítmicas na vegetação (o «clímax cíclico», ver página 426) que se traduzem na estabilização e rejuvenescimento da produção primária e da diversidade de espécies



16. Ver legenda na página seguinte.

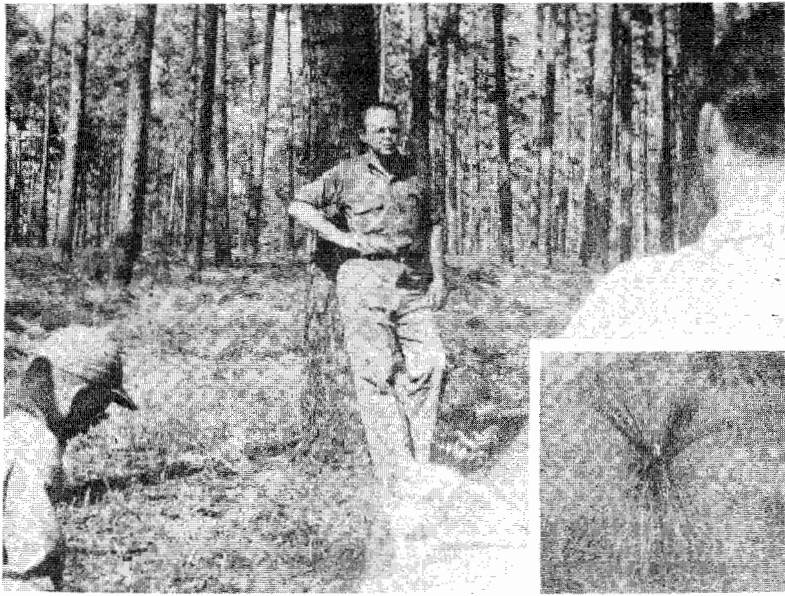


Figura 5-16. Os dois extremos do fogo. *À esquerda em cima*: Resultado de um severo fogo de copa em Idaho com a subsequente forte erosão da bacia de recepção. *À esquerda em baixo*: Uma operação de fogo controlado numa floresta de pinheiro, da espécie *Pinus palustris*, no sudoeste da Geórgia, que elimina a competição das folhosas, estimula o crescimento de leguminosas, e melhora a reprodução de madeira valiosa de pinho. O incêndio é posto em condições húmidas ao cair da tarde (o fogo é detido à noite pela queda de orvalho). Note-se que o fumo é branco (indicando uma pequena perda de nutrientes) e que a estreita linha de fogo pode ser atravessado em muitos pontos. As formigas, os insectos do solo e os pequenos mamíferos não são injuriados por estes fogos de superfície leves. *Em cima*: Uma floresta madura de *Pinus palustris* que resulta da prática do fogo controlado. Na fotografia vê-se E. V. Komarek, ecologista pioneiro do fogo, dirigindo-se aos estudantes. *Inserto*: Planta jovem de *Pinus palustris* mostrando o gomo terminal protegido do fogo por agulhas compridas. (*À esquerda em cima*, fotografia do U. S. Forest Service; *à esquerda em baixo*, fotografia de Leon Neel, Tall Timbers Research Station; *em cima*, fotografias de E. P. Odum.)

alternadas. Ao examinar uma área nas regiões onde o fogo é um factor, a ecologia encontra usualmente alguma prova da sua passada influência. Em que grau o fogo deverá ser excluído no futuro (partindo do princípio que isso seja praticável) ou deverá ser utilizado como um instrumento de ordenamento dependerá inteiramente do tipo de comunidade que se pretende ou parece ser melhor do ponto de vista da utilização regional da terra.

Um só exemplo retirado de uma situação bem estudada ilustrará de que maneira o fogo actua como factor limitante e como o fogo não é necessariamente «mau» do ponto de vista humano. Na planície costeira do sueste dos Estados Unidos da América a espécie *Pinus palustris*, pinheiro de folha longa, é mais resistente ao fogo do que qualquer das outras espécies de árvores. O gomo terminal das plantas novas deste pinheiro está bem protegido por um conjunto de agulhas

longas resistentes ao fogo (Figura 5-16, suplemento). Assim, os fogos de superfície favorecem selectivamente esta espécie. Na ausência completa do fogo, as folhosas do sub-bosque crescem rapidamente e substituem os pinheiros daquela espécie. Também são eliminadas gramíneas e leguminosas, e a codorniz comum e outros animais que delas dependem não prosperam nas áreas florestais na completa ausência do fogo. Os ecologistas concordam de um modo geral em que os magníficos povoamentos virgens e abertos deste pinheiro da planície costeira e a abundante caça a eles associada (Figuras 14-12 e 5-16) constituem uma parte do ecossistema controlado pelo fogo ou um «clímax de fogo».

Um bom lugar para observar os efeitos a longo prazo de um uso inteligente do fogo é a Tall Timbers Research Station na Florida do Norte e as plantações adjacentes do sudoeste da Geórgia onde durante muitos anos Herbert Stoddard e E. V. e Roy Komarek têm vindo a estudar a relação do fogo com todo o complexo ecológico. Como resultado destes estudos, Stoddard (1936) foi o primeiro que advogou a utilização do fogo controlado ou «prescrito» para incrementar a produção quer de madeira quer de caça, num tempo em que o ponto de vista «oficial» ou «profissional» dos florestais era o de que o fogo constituía sempre um malefício. Durante anos



*Figura 5-17.* Urzal inglês queimado em faixas e manchas (cada área clara com área aproximada de um hectare) para aumentar a produção de caça. Esta fotografia ilustra uma combinação desejável de vegetação nova e vegetação madura (como se analisa detalhadamente na Secção 3 do Capítulo 9), e também o princípio do «efeito de bordadura» (ver Capítulo 6). (Segundo Picozzi, 1968; reprodução com autorização do autor.)

têm sido mantidas elevadas densidades tanto de codornizes como de perus selvagens em terra dedicada à produção altamente rentável de madeira, através da utilização de um sistema de incêndio «complementado» por uma diversificação no uso da terra. Desde 1963, tem sido realizada anualmente uma «conferência sobre a ecologia do fogo» em Tall Timbers Station. As Actas (\*) destas conferências não se limitam a resumir a experiência local mas também as inter-relações fogo-solo-vegetação-clima por todo o mundo.

A natureza de outros tipos de vegetação adaptada ao fogo é analisada no Capítulo 14. O fogo é especialmente importante nas pradarias. Sob condições húmidas, o fogo favorece a erva relativamente às árvores, e sob condições secas o fogo é com frequência necessário para manter a pastagem contra a invasão dos arbustos de deserto. O fogo tem a sua utilização na agricultura, como seria de esperar. Morris (1968), por exemplo, verificou que a queima de uma gramínea das Bermudas (*Cynodon dactylon*) no fim do Inverno ou começo da Primavera aumentou a produção de folhagem quando foram utilizados elevados níveis de fertilização.

Um exemplo do uso do fogo no ordenamento da caça em brejos de urze ingleses encontra-se reproduzido na Figura 5-17. Uma ampla experimentação ao longo de anos demonstrou que o incêndio de manchas ou faixas cada uma da ordem de 1 hectare, com cerca de 6 de tais manchas por km<sup>2</sup>, se traduziu nas maiores populações de tetraonídeos e na produção de caça. Os tetrazes, herbívoros que se alimentam de gomos, necessitam de urze madura (não queimada) para nidificar e se proteger contra os inimigos, embora encontrem alimento mais nutritivo no novo crescimento que ocorre nas manchas incendiadas. Este é um bom exemplo de um compromisso entre a maturidade e a juventude num ecossistema que é muito importante para o próprio homem (ver Secção 3, Capítulo 9).

A questão de quando «se deve incendiar ou não incendiar» pode certamente levantar dúvidas ao cidadão. Dado que o homem tende a incrementar, pela sua negligência, os «incêndios selvagens», é necessário realizar uma forte campanha de protecção contra o fogo nas áreas de florestas e de recreio. O cidadão deverá reconhecer que ele, como indivíduo, nunca deverá iniciar ou provocar fogos em qualquer parte da natureza; contudo, também deverá reconhecer que a utilização do fogo, como um instrumento, por pessoas treinadas, constitui uma parte do bom ordenamento da terra (ver Garren, 1943; Sweeney, 1956; Ahlgren e Ahlgren, 1960; Cooper, 1961; Komarek, 1964, 1967).

## O Microambiente

São importantes as diferenças regionais na temperatura, humidade e outros factores, embora também o sejam as diferenças locais na horizontal e na vertical.

(\*) Cópias destas publicações podem ser obtidas na Tall Timbers Research Station, Tallahassee, Florida.

Os organismos que ocupam o mesmo habitat geral podem realmente viver sob condições muito diferentes. O conceito de microambiente (micromeio), o ambiente de pequenas áreas em contraste com o de áreas grandes, apenas tem sido desenvolvido na última década. Outros termos, aplicados vulgarmente a este conceito embora mais restritos no seu âmbito, são o microclima e o bioclima. Uma vez que o termo microambiente é um termo relativo, poderá significar tanto o ambiente imediato da área ocupada por um pinhal, ou de forma igualmente correcta o ocupado por um líquen no interior do povoamento. Estudos críticos a nível do microambiente têm afinado singularmente o método de estudo tanto dos organismos como das comunidades de organismos; os dados são especialmente valiosos no cálculo da corrente de energia de várias populações no interior da comunidade.

O estudo dos microambientes requer que se dispense uma atenção considerável à questão dos instrumentos, uma vez que as medições nos gradientes vertical e horizontal têm um significado muito maior que as medições em pontos isolados. Por exemplo, a estação meteorológica convencional mede a temperatura e outros factores num recinto artificial acima do solo «à altura do peito» ao ar livre — um microambiente especialmente relevante para o homem embora não para um organismo do solo ou para uma folha da copa de uma árvore. O ecologista tem,

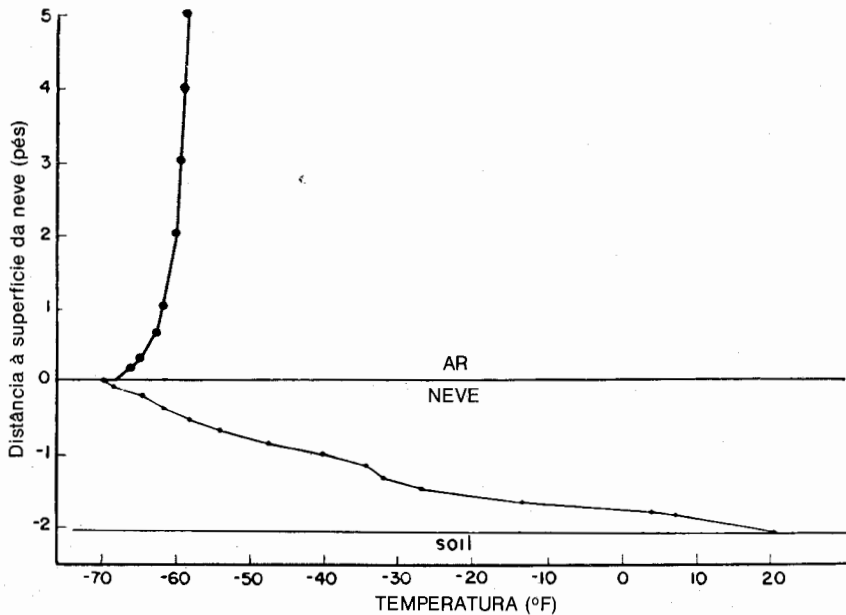


Figura 5-18. Gradiente vertical da temperatura durante uma temporada de neve no centro do Alasca, um caso extremo de diferenças microclimáticas sobre e sob a neve. As medições foram feitas, simultaneamente, utilizando pequenos pares térmicos de cobre de constantano, colocados de modo a que os erros de condução e de radiação fossem mínimos e a cobertura de neve ficasse intacta (Dados de H. McClure Johnson obtidos durante os estudos contratados entre a Cornell University e o Alaskan Air Command Arctic Aero Medical Laboratory, Ladd AFB, Alaska.)

portanto, de estabelecer o seu próprio sistema de vigilância ambiental. Encontram-se agora disponíveis um certo número de livros e manuais que descrevem o tipo e a utilização de sensores, como, por exemplo, Platt e Griffiths (1964) e Wadsworth *et al.* (1967) para os ambientes terrestres; Barnes (1959) e os manuais de «Métodos Padrão» da American Public Health Association (1965) para os ambientes aquáticos.

A Figura 5-18 ilustra de um modo espectacular a variação ambiental na tundra, mostrando diferenças nas temperaturas registadas simultaneamente em diferentes pontos acima e por baixo da neve durante um curto período de Inverno frio no Alasca central. Note-se que embora as temperaturas acima da neve variassem entre 60 e 70° F abaixo de zero, a temperatura à superfície do solo sob a neve era uns 80° F mais elevada! Os animais vivendo sobre a neve, como o caribu ou a raposa do ártico, estavam submetidos a baixas temperaturas ao passo que os animais existindo sob a neve viviam virtualmente numa zona de clima mais meridional! Na *estação* onde se efectuaram as medições registadas na Figura 5-18, ratos silvestres do género *Microtus* mostravam-se muito activos no espaço de ar de 5 cm existente entre a neve e o solo. Estes ratos silvestres têm uma pele bastante fina e não estão especialmente bem adaptados a um frio extremo (em comparação com a lebre ártica, por exemplo); sem embargo são capazes de sobreviver numa região

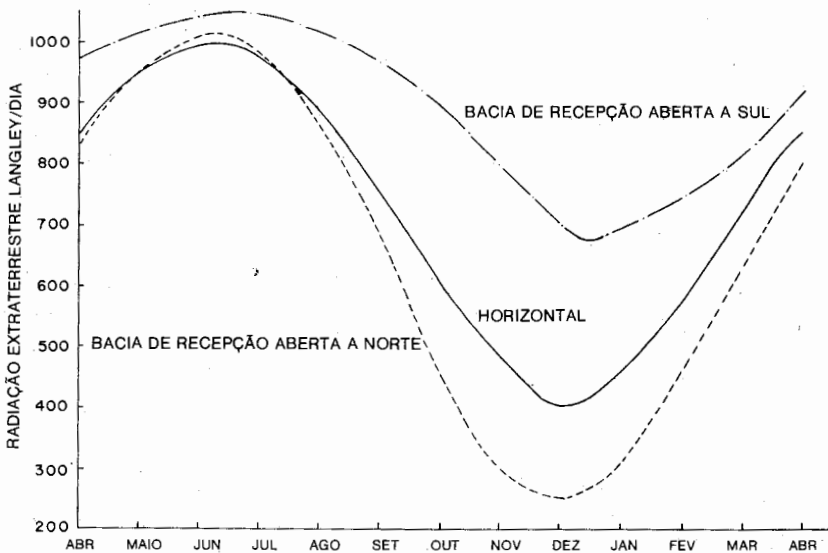


Figura 5-19. Radiação solar recebida na horizontal nas encostas expostas a norte e a sul na «Coweeta Watershed Experimental Area», nas montanhas do oeste da Carolina do Norte. As curvas são intensidades da radiação teórica recebidas antes da redução pela atmosfera e nuvens. A energia real recebida na camada autotófica seria cerca de metade da ilustrada (ver Secção 1 do Capítulo 3). (Reproduzido de Swift e van Bavel, 1961.)

de clima com Inverno muito frio em virtude do microambiente favorável existente sob a neve.

São criadas por características topográficas da paisagem diferenças microclimáticas muito importantes. Como se ilustra na Figura 5-19, uma encosta de uma bacia hidrográfica virada a sul recebe muito mais radiação solar (mais de 2,5 vezes no Inverno) que a encosta virada a norte na Coweeta Hydrological Research Area, nas montanhas da Carolina do Norte (ver uma fotografia desta área na Figura 2-4). As diferenças na temperatura, humidade, evapotranspiração e outros factores determinam com frequência comunidades inteiramente diferentes nas encostas opostas do mesmo vale com comunidades de organismos de tipo mais setentrional na encosta voltada a norte e mais meridional no lado virado a sul. Um estudo comparativo das encostas voltadas a norte e a sul faculta um bom exercício de campo para um curso de ecologia.

Como já foi indicado, os animais utilizam com frequência gradientes ambientais para «regular» o seu próprio microambiente de modo a mantê-lo a um nível constante. No Capítulo 8 são mencionados outros exemplos (ver também o «nicho térmico» de uma ave pequena, Figura 8-4).

## 6. INDICADORES ECOLÓGICOS

Uma vez que, como se viu, factores específicos determinam de uma forma bastante precisa que tipos de organismos estarão presentes, pode-se inverter a situação e ajuizar sobre o ambiente físico a partir dos organismos existentes. Com frequência é útil empregar um ensaio biológico deste tipo, em particular caso se tenha alguma ideia específica e for inconveniente ou difícil medir directamente o factor ou os factores em questão. De facto, o ecologista utiliza constantemente organismos como indicadores na exploração de novas situações ou na avaliação de grandes áreas. As plantas terrestres são especialmente úteis quanto a este aspecto. No oeste dos Estados Unidos da América, por exemplo, as plantas têm sido muito utilizadas como indicadores da água e das condições do solo (especialmente quando estas afectam as potencialidades do pasto ou da agricultura), desde o trabalho inicial de Shantz (1911) e Clements (1916). A utilização de animais vertebrados, bem como de plantas, como indicadores em zonas temperadas — método desenvolvido por Merriam, 1894, 1899 — também tem sido muito estudada. Tem-se dado, mais recentemente, atenção à utilização de métodos de análise funcional, descritos na página 403.

Algumas das considerações importantes que deverão estar presentes ao tratar com indicadores ecológicos são as seguintes:

1. Em geral as espécies «esteno» dão muito melhores indicadores do que as espécies «euri», por razões óbvias. Tais espécies não são com frequência as mais



abundantes na comunidade. Incluem-se no Capítulo 14, Secção 5, uma análise complementar quanto a este aspecto e o conceito de «fidelidade».

2. As espécies grandes dão usualmente melhores indicadores do que as espécies pequenas uma vez que, como se demonstrou no Capítulo 3, pode ser suportada como uma dada corrente de energia uma biomassa ou existência em pé maior e mais estável. O ritmo de renovação dos organismos pequenos pode ser tão grande (hoje presente, amanhã ausente) que uma espécie particular presente num dado momento pode não ser muito instrutiva como um indicador ecológico. Rawson (1956), por exemplo, não encontrou nenhuma espécie de algas que pudesse servir como um indicador de tipos de lagos.

3. Antes de confiar numa dada espécie ou grupo de espécies como indicador, deverá ter-se abundantes provas de campo e, se possível, evidência experimental que o factor em questão é limitante. Também se deverá conhecer a capacidade de compensação ou de adaptação; caso existam ecótipos pronunciados, a ocorrência da mesma série de espécies em diferentes localidades não significa necessariamente que existam as mesmas condições, como já foi salientado neste capítulo.

4. Relações numéricas entre espécies, populações e comunidades inteiras facultam com frequência indicadores mais seguros do que espécies isoladas, uma vez que o todo reflecte melhor do que a parte a integração de condições. Isto tem sido posto em destaque particularmente na busca de indicadores biológicos dos vários tipos de poluição, como será considerado com certo detalhe no próximo capítulo. Na Europa Ellenberg (1950) demonstrou que o conjunto florístico das comunidades de infestantes proporciona indicadores quantitativos excelentes da produtividade agrícola potencial do terreno.

Uma versão interessante própria da era atômica em matéria de indicadores é proporcionada pela descoberta que certas plantas são úteis na prospecção do urânio (Cannon, 1952, 1953, 1954). Quando plantas de raízes profundantes, como os pinheiros e os zimbros crescem sobre depósitos de urânio, as partes aéreas das plantas contêm uma concentração de urânio mais elevada do que a normal. As folhas podem ser facilmente colhidas, reduzidas a cinzas, e examinadas fluorimetricamente; considera-se que mais de duas ppm de urânio na cinza indica a existência de depósitos utilizáveis comercialmente. Uma vez que o selénio acompanha com frequência o minério de urânio, as plantas indicadoras de selénio — por exemplo, espécies de *Astragalus* na região das Montanhas Rochosas — podem também ser úteis na localização de depósitos. De forma semelhante, onde o enxofre e o urânio estão associados, membros da família da mostarda e do lírio também proporcionam indicadores úteis.

## Capítulo 6 — PRINCÍPIOS E CONCEITOS RELATIVOS À ORGANIZAÇÃO A NÍVEL DA COMUNIDADE

---

### 1. CONCEITO DE COMUNIDADE BIÓTICA

#### Enunciado

A comunidade biótica é qualquer conjunto de populações que vivem numa área determinada ou habitat físico; é uma unidade organizada na medida em que tem características adicionais às das suas componentes, indivíduos e populações (ver o princípio dos níveis integrantes, página 47) e funciona como uma unidade mediante transformações metabólicas associadas. É a parte viva do ecossistema, como ficou indicado no Enunciado 1, Capítulo 2. A «comunidade biótica» é, e deverá continuar a ser, um termo amplo que pode ser utilizado para designar conjuntos naturais de vários tamanhos, desde o biota de um tronco a uma vasta floresta ou oceano. As *comunidades maiores* são aquelas que têm um tamanho e um grau de organização tais que são relativamente independentes; isto é, apenas necessitam receber do exterior a energia do sol e são relativamente independentes das entradas e saídas ligadas às comunidades vizinhas. As *comunidades menores* são aquelas que se encontram mais ou menos dependentes dos agrupamentos vizinhos. As comunidades não só possuem uma unidade funcional precisa, com estruturas tróficas e padrões de corrente de energia característicos, como possuem também unidade de composição porquanto existe uma certa probabilidade de que dadas espécies ocorram juntas. Contudo, as espécies são em larga medida substituíveis no tempo e no espaço pelo que comunidades funcionalmente semelhantes podem ter diferentes composições quanto a espécies.

#### Explicação

O conceito de comunidade é um dos princípios importantes na teoria e na prática ecológica. É importante na teoria ecológica porque destaca o facto de diver-

so os organismos viverem usualmente juntos de uma forma ordenada, e não simplesmente como seres independentes distribuídos ao acaso sobre a Terra. À semelhança de uma ameba, a comunidade biótica está constantemente a modificar a sua aparência (visualize-se a floresta no Outono e na Primavera) embora tenha estruturas e funções que podem ser estudadas e descritas, e que constituem atributos do grupo. Victor E. Shelford, um pioneiro no campo da ecologia da comunidade biótica, definiu a comunidade como um «conjunto com unidade de composição taxonómica e uma aparência relativamente uniforme». A isto deverá juntar-se: «e com uma organização trófica e padrão metabólico definidos». As comunidades podem definir-se com precisão e distinguir-se umas das outras, sobretudo quando o habitat da comunidade apresenta alterações bruscas, embora também possam resultar fronteiras relativamente claras da interacção no interior da própria comunidade. Com muita frequência, porém, as comunidades fundem-se gradualmente umas nas outras de tal forma que não há fronteiras claramente definidas. Como será salientado na Secção 3, a continuidade ou descontinuidade é em larga medida uma função da inclinação do gradiente ambiental.

O conceito de comunidade é importante na prática da ecologia porque «segundo vai a comunidade, assim vai o organismo». Deste modo, com frequência, a melhor forma de «controlar» um organismo particular, quer se pretenda estimulá-lo quer combatê-lo, consiste em modificar a comunidade, mais do que proceder a um «ataque» directo ao organismo. Por exemplo, tem sido demonstrado mais de uma vez que se consegue uma melhor população de codornizes mantendo a comunidade biótica particular em que a codorniz melhor prospera do que criando e libertando aves ou manipulando factores limitantes (como sejam os predadores, por exemplo). Os mosquitos podem com frequência ser controlados mais eficiente e economicamente modificando a comunidade aquática inteira (como, por exemplo, por flutuação dos níveis de água) do que tentando envenenar os organismos directamente. Uma vez que as «infestantes» prosperam em condições de um distúrbio contínuo do solo, a melhor maneira de as controlar ao longo das vias de comunicação, por exemplo, consiste em deixar de escavar e lavar os taludes e as bermas das estradas, e estimular o desenvolvimento de uma vegetação estável com a qual as infestantes não podem competir (ver Figura 15-6E). O bem-estar do homem, tal como o da codorniz, do mosquito, ou da infestante depende em última análise da natureza das comunidades e dos ecossistemas sobre os quais ele impõe a sua cultura.

## Exemplos

Porventura a melhor maneira de ilustrar o conceito de comunidade é o de apresentar dois exemplos de estudos concretos de comunidades, um realizado sobretudo do ponto de vista estrutural ou da «existência permanente» e outro realizado

do ponto de vista funcional ou do «metabolismo da comunidade». Para estudo descritivo seleccionou-se um estudo pioneiro sobre as comunidades bióticas da região setentrional do deserto de arbustos em Utah ocidental realizado por R. W. Fautin (1946). Nesta investigação foi seleccionado um certo número de «áreas de estudo», isto é, de áreas suficientemente grandes para caracterizar a região embora suficientemente pequenas para facilitar o estudo quantitativo. Ao longo de um período de três anos foram cuidadosamente medidos a densidade e a frequência das plantas, os números e tipos de animais vertebrados (aves, mamíferos e répteis) e de populações de invertebrados pelos melhores métodos de amostragem então conhecidos, e os dados sobre o biota correlacionados com informação sobre o habitat físico das comunidades, isto é, sobre o clima e as relações água-solo. A principal debilidade de um estudo descritivo desta natureza consiste no facto da componente microrganismo não se deixar submeter a métodos de «colheitas de amostra». O estudo revelou que havia duas comunidades principais (ver definição no Enunciado anterior). Eram elas a comunidade de artemísia e a comunidade de «shad scale» (*Atriplex confertifolia*), cada uma denominada de acordo com o seu organismo mais proeminente, uma planta. As temperaturas eram as mesmas para ambas as comunidades, sendo a água o principal factor limitante da comunidade. A comunidade de artemísia (veja-se uma ilustração do deserto de artemísia na Figura 14-15C, página 630) ocupava áreas onde «a precipitação é maior (cerca de duas vezes maior) e, ou, onde o solo é profundo, mais permeável e relativamente livre de sais». A comunidade de *Atriplex confertifolia*, por outro lado, ocorria onde a secura era maior e onde o solo se encontrava com frequência impregnado de sais minerais. No interior da comunidade maior de «shad scale» havia um certo número de comunidades menores bem desenvolvidas, provocadas por diferenças na disponibilidade em humidade do solo. Todas as comunidades, maiores e menores, tinham limites perfeitamente definidos. Observou-se que os animais grandes, principalmente os predadores, percorriam as comunidades maiores e vagueavam de uma comunidade maior para outra. Os animais mais pequenos e muitas plantas, por outro lado, estavam confinados a comunidades particulares maiores ou menores ou apresentavam nelas as suas maiores abundâncias. As aves, os roedores, os lagartos, as formigas e os coleópteros tenebrionídeos apresentavam adaptações particulares para viver sob condições de secura e consequentemente formavam o grosso da população animal. Os roedores eram especialmente importantes para a comunidade tomada como um todo, por motivo das suas actividades de «pastoreio» e de escavação. Assim, o estudo mostrou com precisão factores e organismos «operacionalmente significativos», proporcionando uma base para análise funcional e de sistemas (como será examinado no Capítulo 10).

Um dos exemplos mais bem conhecidos do método do metabolismo da comunidade é o estudo de Silver Springs, Florida, devido a H. T. Odum (1957). Esta investigação de uma atracção turística muito popular foi várias vezes referida no

Capítulo 3 e encontra-se outra vez citada num outro contexto no Capítulo 10. Análises da existência permanente foram combinadas com medições *in loco* da corrente da energia e da troca de materiais. O estudo está resumido nos dois diagramas da Figura 6-1. Das quarenta e tantas conclusões que foram retiradas do estudo, podem citar-se como tendo interesse geral para o estudo da comunidade ecológica as seguintes:

1. Silver Springs é uma comunidade ecológica termostática, quimiostática e biostática em clímax de estado de equilíbrio de pulsação estacional.
2. O ritmo da produção primária de toda a comunidade é linearmente proporcional à intensidade da luz sob condições naturais.
3. A eficiência da produção primária relativamente à luz incidente de comprimentos de onda utilizáveis que chega ao nível da vegetação é cerca de 5,3 por cento.
4. A comunidade experimenta uma renovação anual de 8 vezes.
5. A maior parte da produção vai para a respiração, embora 12 por cento seja exportada em forma de matéria em partículas.
6. Em todas as épocas do ano tem lugar ao anoitecer o aparecimento de grandes insectos aquáticos, embora a produção larvar seja sempre em pequena proporção.
7. Neste manancial de temperatura constante alguns dos principais componentes dos invertebrados e dos peixes apresentam um forte fotoperiodismo nos ciclos de criação.
8. O quociente metabólico da comunidade ( $O_2/CO_2$ ) têm um valor médio de 1,38 no Verão e de 0,95 no Inverno, o que indica 39 por cento de proteína na produção primária ali onde está envolvida a fixação de azoto.
9. As bactérias constituem uma parte relativamente pequena da biomassa da existência permanente, embora a seguir às plantas verdes sejam os principais consumidores em termos de utilização de energia.
10. A sucessão de organismos pequenos (ver Figura 13-5 na página 574) nas folhas individuais da zoostera (*Sagittaria*) ocorre continuamente à medida que as folhas se desenvolvem a partir do gomo, embora a área total esteja num estado constante com um tipo de distribuição de sucessão estável possivelmente análoga a uma distribuição estável de idades (ver página 281).

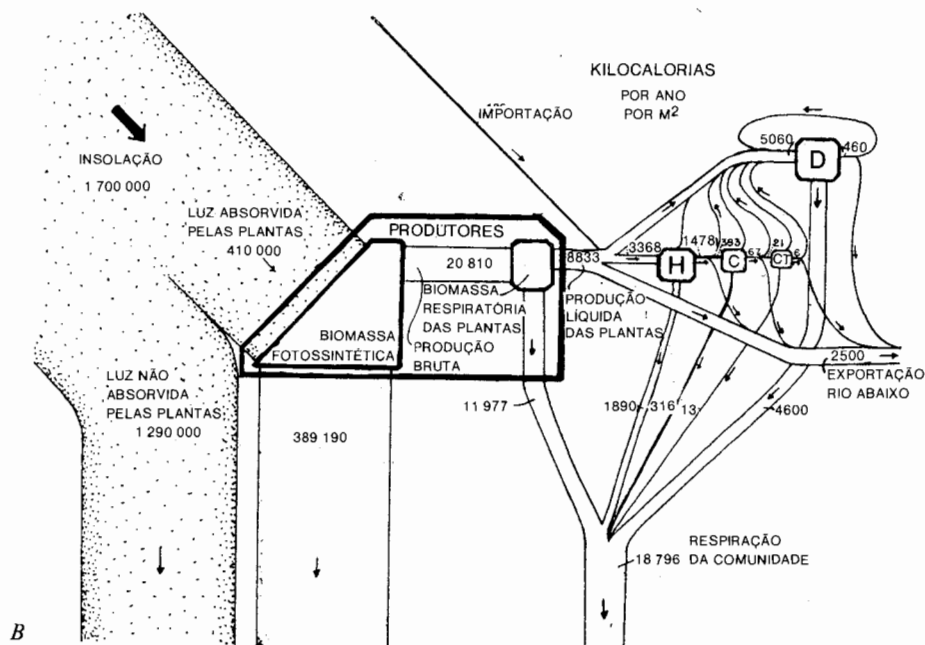
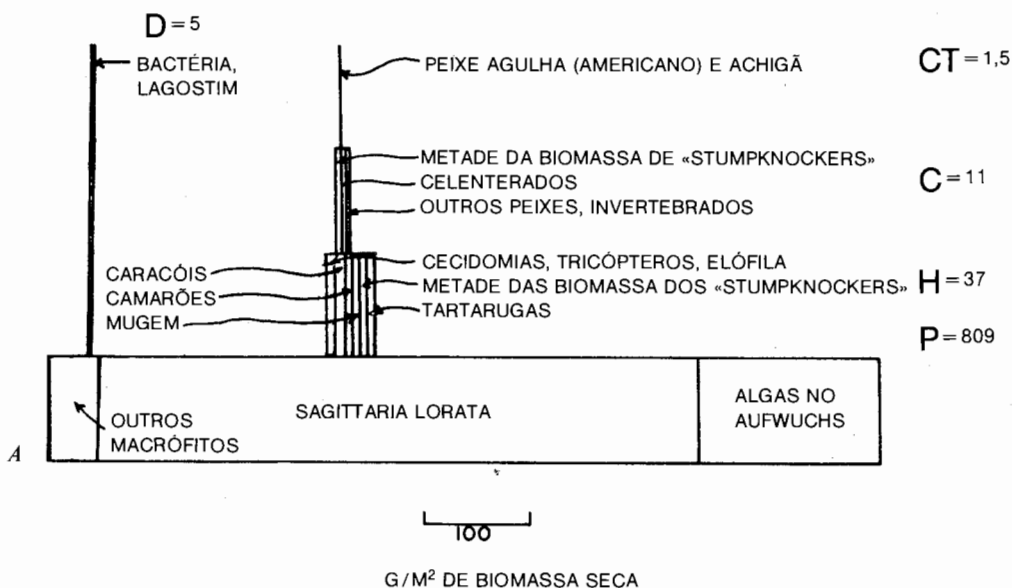


Figura 6-1. Existência permanente (A) e corrente de energia (B) da comunidade de Silver Springs. A biomassa média e a corrente anual de energia estão distribuídas por cinco grupos tróficos como se segue: produtores (P), herbívoros (H), carnívoros (C), carnívoros de topo (CT) e decompositores (D). Nota: os «stumpknockers» são peixes centrárquidos, *Lepomis punctatus*, o peixe pequeno mais abundante no manancial. (Segundo H. T. Odum, 1957.)

## 2. CLASSIFICAÇÃO NO INTERIOR DA COMUNIDADE E CONCEITO DE DOMINÂNCIA ECOLÓGICA

### Enunciado

Os organismos da comunidade não têm todos igual importância na determinação da natureza e do funcionamento da comunidade tomada no seu conjunto. De entre as centenas ou milhares de tipos de organismos que poderão estar presentes numa comunidade, apenas um número relativamente pequeno de espécies ou de grupos de espécies exercem a principal influência controladora em virtude dos respectivos números, tamanho, produção ou outras actividades. A importância relativa na comunidade não é indicada por relações taxonómicas, uma vez que os principais organismos que a controlam ou «regulam» pertencem com frequência a grupos taxonómicos muito diversos que têm relações muito mais sinérgicas do que competitivas (como será analisado no capítulo seguinte). A classificação no interior da comunidade ultrapassa assim o registo taxonómico (da flora e da fauna) e trata de avaliar a importância real dos organismos na comunidade. A classificação principal mais lógica, deste ponto de vista, é baseada nos níveis tróficos ou em outros níveis funcionais como foi analisado nos Capítulos 2 e 3. As comunidades, pelo menos as maiores, têm produtores, macroconsumidores e microconsumidores. Dentro destes grupos as espécies ou os grupos de espécies que controlam em maior grau a corrente de energia e afectam fortemente o ambiente de todas as outras espécies são designados por *dominantes ecológicos*. O grau em que o domínio está concentrado em uma, várias, ou muitas espécies pode ser expresso por um *índice de dominância* apropriado que soma a importância de cada espécie em relação à comunidade tomada como um todo.

### Explicação e Exemplos

O problema da classificação no interior da comunidade biótica pode ser clarificado recorrendo a um exemplo simplificado. Suponha-se que se dá um passeio por um campo de pastagem e se toma nota dos organismos importantes que se vão observando. Depois de um tal «censo» poderá ter-se a seguinte lista:

gramíneas de caule verde-azulado	gado bovino	perus
trevo branco	gado leiteiro	ovelhas
carvalhos	galinhas	cavalos

Uma tal lista «taxonómica» só por si não faculta uma boa imagem da pastagem. O adicionar estimativas quantitativas ajudará:

gramíneas de caule verde-azulado	19 hectares
trevo branco	1 hectare
carvalhos	2 pés
gado bovino	2 cabeças
gado leiteiro	48 cabeças
galinhas	6 bicos
perus	2 bicos
ovelhas	1 cabeça
cavalos	1 cabeça

Nesta base tornar-se-ia claro que as gramíneas de caule verde-azulado são «dominantes» entre os «produtores», assim como o gado leiteiro o é entre os «consumidores». A comunidade é essencialmente uma pastagem de gado leiteiro. Um quadro mais completo poderia ser obtido, certamente, se o agricultor informasse sobre a variação estacional na utilização, a produção anual de feno e de leite, etc., e caso se soubesse alguma coisa sobre as actividades dos microrganismos do solo.

Por certo, há realmente muitos outros tipos de organismos numa pastagem, porém a gramínea de caule verde-azulado e os microrganismos do solo são os mais importantes do ponto de vista da influência controladora (à parte o homem, o dominante supremo neste caso). As comunidades naturais podem ter até um número bem maior de espécies. Mesmo assim, um número relativamente pequeno de espécies controla com frequência a comunidade; designam-se por dominantes. Isto não significa que as espécies raras mais numerosas não sejam importantes; são-no com efeito porque determinam basicamente a diversidade, um aspecto igualmente importante na estrutura da comunidade que será considerado na Secção 4. A remoção das dominantes provocará importantes alterações não apenas na comunidade biótica mas também no ambiente físico (microclima, por exemplo), ao passo que a remoção de espécies não dominantes produzirá uma alteração muito mais pequena. Em geral, as dominantes são aquelas espécies que nos seus grupos tróficos têm a maior produtividade. Na comunidade de Silver Springs representada na Figura 6-1 pode ver-se que a zoostera, *Sagittaria*, é o autotrófico dominante. Para os organismos grandes, embora não necessariamente para os organismos pequenos, a biomassa pode ser um indicador de dominância, como já houve ocasião de destacar. Os ecologistas têm utilizado uma grande variedade de medições para avaliar da importância relativa das espécies como, por exemplo, a «área basal» (a área da secção transversal dos troncos das árvores) nas comunidades florestais, ou o «coberto» (a área da superfície do solo ocupada) numa pastagem. Tal como acontece com os números e a biomassa, estes índices



especializados são apenas aplicáveis se as populações a comparar tiverem aproximadamente a mesma relação tamanho—metabolismo (ver Capítulo 3, Secção 5).

Nas comunidades terrestres, as espermatófitas são usualmente as dominantes principais não apenas entre os autotróficos mas na comunidade tomada no seu conjunto, uma vez que proporcionam o principal refúgio para a grande massa dos organismos da comunidade e modificam os factores físicos por diversas formas. De facto, o termo dominante tem sido largamente utilizado pelos ecologistas das plantas para significar as plantas do «andar superior» ou as mais altas da comunidade. Clements e Shelford (1939) assinalaram que os animais (consumidores) também podem controlar as comunidades. Onde as plantas têm pequena dimensão, os animais podem produzir alterações relativamente maiores no habitat físico. O conceito de dominância não tem sido aplicado ao nível saprotrófico, embora haja motivos suficientes para admitir que entre as bactérias, etc., alguns tipos são mais importantes que os outros. (Ver na página 588 um exemplo de como a população microbiana é dominada por diferentes grupos num gradiente de decomposição no solo).

As comunidades setentrionais têm sempre um número mais pequeno de espécies que podem ser classificadas como dominantes do que as comunidades meridionais. Assim, uma floresta do norte pode ter uma ou duas espécies de árvores que representam 90 por cento ou mais do povoamento. Numa floresta tropical, por outro lado, podem ser dominantes uma dúzia ou mais de espécies aplicando o mesmo critério (ver página 639). Também, as dominantes são em número reduzido quando os factores físicos são extremos, como ficou indicado na secção anterior. Assim, a dominância em todos os grupos ecológicos é muito mais destacada nos desertos, tundras e outros ambientes extremos. Ou, colocando a questão noutros termos, a influência controladora na comunidade em ambientes extremos encontra-se dividida entre um menor número de espécies.

Ilustra-se no Quadro 6-1 uma equação relativa a um índice simples ( $c$ ) para a «concentração da dominância». Para ilustrar o caso, admita-se que se tem uma comunidade composta por 5 espécies, cada qual com importância igual, e que se atribui um valor de importância de 2 a cada espécie (porventura baseado numa densidade de 2 por  $m^2$ ). Numa outra comunidade de 5 espécies admita-se que uma espécie tem um valor de importância de 6 e cada uma das outras espécies apenas de 1. Caso se calcule ( $c$ ) no Quadro 6-1 a partir da equação ter-se-á um valor de 0,2 para a primeira comunidade e de 0,4 para a segunda, na qual a dominância se encontrava mais «concentrada» (numa espécie neste exemplo). Whittaker (1965) calculou índices de dominância para um certo número de florestas baseado no contributo de cada espécie de árvores para a produção primária líquida total; os valores variaram de 0,99 para uma floresta de sequóias (dominância quase total de uma só espécie) a 0,12 e 0,18 para duas florestas densas nas Smoky Mountains onde a dominância é compartilhada por um grande número de espécies, como numa floresta tropical.

## Quadro 6-1

### *Alguns Índices Úteis da Estrutura das Comunidades Quanto a Espécies*

A. ÍNDICE DE DOMINÂNCIA (c) \*

$$c = \sum (ni/N)^2 \quad \text{onde } ni = \text{valor de importância para cada espécie (número de indivíduos, biomassa, produção, etc.)}$$

$$N = \text{total dos valores de importância}$$

B. ÍNDICE DE SEMELHANÇA (S) ENTRE DUAS AMOSTRAS †

$$S = \frac{2C}{A+B} \quad \text{onde } A = \text{número de espécies na amostra } A$$

$$B = \text{número de espécies na amostra } B$$

$$C = \text{número de espécies comuns a ambas as amostras}$$

Nota: Índice de dissimilaridade =  $1 - S$

C. ÍNDICES DE DIVERSIDADE EM ESPÉCIES

(1) *Três índices de riqueza ou variedade em espécies (d) ††*

$$d_1 = \frac{S-1}{\log N} \quad d_2 = \frac{S}{\sqrt{N}} \quad d_3 = S \text{ por 1000 indivíduos}$$

onde  $S$  = número de espécies  
 $N$  = número de indivíduos, etc.

(2) *Índice de uniformidade (e) §*

$$e = \frac{\bar{H}}{\log S} \quad \text{onde } \bar{H} = \text{índice de Shannon (ver mais abaixo)}$$

$$S = \text{número de espécies}$$

(3) *Índice de Shannon ou da diversidade geral ( $\bar{H}$ ) ||*

$$\bar{H} = - \sum \left( \frac{ni}{N} \right) \log \left( \frac{ni}{N} \right)$$

ou

$$- \sum P_i \log P_i$$

onde  $ni$  = valor de importância para cada espécie  
 $N$  = total dos valores de importância  
 $P_i$  = probabilidade de importância para cada espécie =  $ni/N$

\* Ver Simpson (1949).

† Ver Sørensen (1948); para um índice de «diferença percentual» relacionado, ver E. P. Odum (1950).

††  $d_1$ , ver Margalef (1958a);  $d_2$ , ver Menhinick (1964);  $d_3$ , ver H. T. Odum, Cantlon e Kornicker (1960).

§ Ver Pielou (1966); ver um outro tipo de índice de «equidade» em Lloyd e Ghelardi (1964).

|| Ver Shannon e Weaver (1949); Margalef (1968).

Nota: Nas expressões de  $d_1$ ,  $e$  e  $\bar{H}$  são usualmente utilizados os logaritmos naturais ( $\log_e$ ), embora os logaritmos na base 2 ( $\log_2$ ) sejam muitas vezes utilizados para calcular  $\bar{H}$ , de modo a obter-se «bits por indivíduo».

### 3. ANÁLISE DA COMUNIDADE

#### Enunciado

As comunidades podem ser convenientemente designadas e classificadas de acordo com (1) as principais características estruturais, como sejam as espécies dominantes, as formas ou os indicadores de vida, (2) o habitat físico da comunidade, ou (3) atributos funcionais, como por exemplo o tipo de metabolismo da comunidade. Não têm sido formuladas regras precisas para a designação das comunidades, ao contrário do que tem sido feito para a designação ou classificação dos organismos, mesmo que isto seja desejável ou possível. As classificações baseadas nas características estruturais são um tanto específicas para certos ambientes; as tentativas feitas para estabelecer nesta base uma classificação universal têm sido grandemente insatisfatórias. Os atributos funcionais facultam uma base melhor para a comparação de todas as comunidades em habitats muito diferentes, por exemplo, terrestre, marinho, ou de água doce.

A análise da comunidade no interior de uma dada região geográfica ou área de paisagem criou dois métodos contrastantes: (1) o método zonal, no qual as comunidades separadas são reconhecidas, classificadas e catalogadas numa espécie de lista padrão de tipos de comunidade e (2) o método da análise do gradiente, que envolve o arranjo das populações ao longo de um gradiente ou eixo ambiental uni- ou multi-dimensional com o reconhecimento da comunidade baseada nas distribuições de frequência, em coeficientes de semelhança, ou outras comparações estatísticas. O termo *ordenação* é frequentemente utilizado para designar a disposição das espécies e comunidades ao longo de gradientes e o termo *contínuo* para designar o gradiente que contém as espécies ou as comunidades dispostas ordenadamente. Em geral, quanto mais rápido é o gradiente ambiental, mais distintas ou descontínuas são as comunidades, não só por motivo de uma maior probabilidade da ocorrência de alterações bruscas no ambiente físico, mas também porque as fronteiras são mais nítidas, em consequência dos processos de competição e de coevolução entre as espécies com interacção e interdependência.

#### Explicação e Exemplos

Em primeiro lugar, considere-se a designação e a classificação numa base estrutural. Uma vez que a comunidade é composta de organismos, muitos ecologistas creem que as comunidades deverão ser sempre designadas de acordo com os seus organismos importantes, geralmente os dominantes. Isto dá bom resultado quando só há uma ou duas espécies ou grupos de espécies (talvez géneros) dominantes.

como por exemplo nas comunidades do deserto de artemisia e de *Atriplex confertifolia* descritas na Secção 1, que se mantêm sempre conspícuas. Em muitos casos a dominância não está tão comodamente concentrada, tal como se indicou na Secção 2, ou as espécies podem mudar continuamente com as estações como acontece em muitos tipos de comunidades de fitoplâncton. Como se pôs em realce num dos primeiros princípios (Capítulo 2), o ecossistema é, mais do que a comunidade, a unidade básica real. Portanto, não há razão lógica para que a comunidade não possa ser designada segundo alguma característica do seu habitat não vivo, caso este procedimento proporcione a qualquer pessoa uma imagem clara da comunidade. Os nomes das comunidades, tal como os nomes de quaisquer coisas, deverão ter significado embora sendo tão curtos quanto possível; caso contrário, os nomes não serão utilizados. Deste modo, a melhor forma de designar uma comunidade consiste em escolher alguma característica estável conspícua, quer seja viva ou não, e utilizá-la na designação. Na terra, as plantas principais facultam usualmente um ponto de referência manifesto e estável. Nas comunidades aquáticas, porém, o habitat físico pode também servir o objectivo, tal como, por exemplo, uma comunidade de rápidos de um rio, uma comunidade de banco de lodo, uma comunidade pelágica de oceano (de mar alto), ou uma comunidade de areal de praia. Se os animais são notórios e altamente característicos, como por exemplo os animais sésseis de fundo no habitat marinho de maré, a comunidade pode ser convenientemente designada com base neles, como seja uma comunidade de banco de ostras ou de percebes. Em geral, a inclusão no nome da comunidade de animais altamente móveis não é satisfatória porque o componente animal varia muito, em geral, de um momento para outro; raramente ocorre aí uma dominância clara a longo prazo por uma ou duas espécies. Shelford defendeu a inclusão de animais no nome das comunidades com vista a destacar que os animais são, tanto como as plantas, partes integrantes da comunidade biótica. No entanto, este objectivo é alcançado pela descrição da comunidade que acompanha a designação. As comunidades, tal como os organismos, precisam ser descritas tanto como designadas.

O decidir onde se devem traçar os limites é um dos problemas interessantes na classificação da comunidade, tal como o é em qualquer outro tipo de classificação. Existe, porventura, um paralelismo entre as comunidades e as espécies no sentido de que ambas estão mais nitidamente delimitadas umas das outras quando os gradientes ambientais e de evolução apresentam descontinuidades. Durante os últimos 20 anos (1950-1970) os ecologistas das plantas envolveram-se numa animada controvérsia sobre se as comunidades das plantas terrestres devem ser concebidas como unidades discretas com limites definidos, como foi sugerido por Clements (1905, 1916), Braun-Blanquet (1932, 1951) e Daubenmire (1966), ou até que ponto as populações respondem independentemente aos gradientes ambientais a tal ponto que as comunidades se sobrepõem parcialmente num contínuo

de modo que o reconhecimento de unidades discretas é arbitrário, como o consideram Gleason (1926), Curtis e McIntosh (1951), Whittaker (1951), Goodall (1963) e outros. Whittaker (1967) ilustra estes pontos de vista contrastantes com o seguinte exemplo. Se no ponto alto da coloração outonal no Parque Nacional de Great Smoky Mountain for seleccionado um local conveniente ao longo da estrada por forma a se ganhar um panorama do vale até ao cimo da montanha, observar-se-iam cinco zonas de cor como se segue: (1) uma floresta de galeria com muitos tons, (2) uma floresta de tsuga verde escura, (3) uma floresta de carvalhos de um vermelho escuro, (4) uma vegetação de carvalho e urze de um castanho-avermelhado, e (5) no topo o verde aberto da floresta de pinheiros. Poder-se-á considerar cada uma destas cinco zonas como tipos de comunidades discretas e proceder à sua análise em conformidade, ou poder-se-á considerar todas as cinco como fazendo parte de um *contínuo único* a submeter a alguma forma de análise de gradiente que ponha em destaque a distribuição e as respostas das populações das espécies individuais às condições ambientais que se alteram no gradiente. Esta situação está ilustrada na Figura 6-2, que mostra a distribuição de frequência (como curvas hipotéticas em forma de sino) de 15 espécies de árvores dominantes (de *a* a *o*) que se sobrepõem ao longo do gradiente e a designação um tanto arbitrária de cinco tipos de comunidades (*A*, *B*, *C*<sub>1</sub>, *C*<sub>2</sub> e *D*), baseada nos máximos de uma ou mais dominantes. Há muitas razões a favor de se tomar toda a vertente como uma comu-

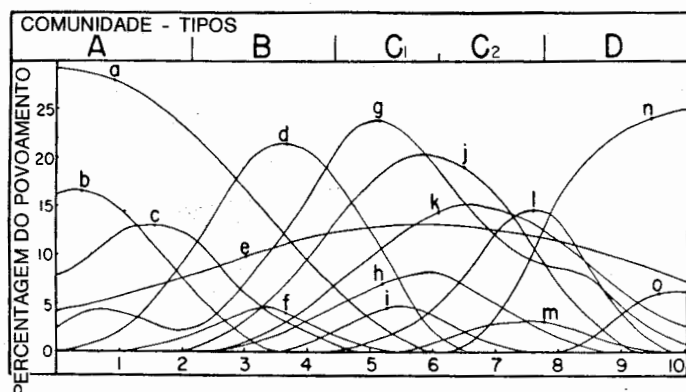


Figura 6-2. Distribuição das populações das árvores dominantes ao longo de um gradiente hipotético, de 0 a 10, ilustrando o arranjo das populações componentes no seio de uma comunidade de tipo «contínuo». Cada espécie exibe uma distribuição em forma de «boca de sino» com um pico de abundância relativa (percentagem do povoamento) num ponto diferente ao longo do gradiente; algumas espécies exibem um âmbito mais largo de tolerância (e usualmente um menor grau de dominância) do que outras. No interior da comunidade ampla podem delimitar-se subcomunidades (como se indica de A a D na parte superior da figura) na base de combinações de dois ou mais dominantes, indicadores ou outras características. Tais divisões serão um tanto arbitrárias, se bem que úteis para efeitos de descrição e comparação. As curvas foram configuradas segundo dados de diversos estudos de distribuição de árvores ao longo de um gradiente de altitude. (Segundo Whittaker, 1954a.)

nidade maior, uma vez que todas as florestas estão ligadas entre si por trocas de nutrientes, energia e animais à maneira de um ecossistema de bacia hidrográfica que, como se destacou no Capítulo 2, é a unidade de ecossistema com dimensão mínima manejável para estudos funcionais e, sobretudo, para efeitos de ordenamento pelo homem. Por outro lado, o reconhecimento das zonas como comunidades separadas é útil para o florestal ou o ordenador da paisagem, por exemplo, uma vez que cada tipo de comunidade difere no ritmo de crescimento da madeira, na qualidade desta, no valor quanto a recreio, na vulnerabilidade ao fogo e às doenças e em outros aspectos.

Como acontece com frequência, os conceitos e os métodos são uma função da geografia; assim, os ecologistas que trabalham em áreas de gradientes suaves e uniformes, substratos maduros (ver página 208 para efeitos de análise do conceito de solos maduros versus solos geograficamente novos) são a favor do conceito de contínuo e das várias técnicas de *ordenação* (isto é, meios estatísticos de ordenar as populações das espécies e comunidades ao longo de gradientes), ao passo que os ecologistas que trabalham em áreas de gradientes rápidos ou com descontinuidades topográficas preferem o conceito zonal. Beals (1969) fez uma comparação directa das alterações na vegetação ao longo de gradientes de altitude um rápido outro suave na Etiópia, ilustrando-se na Figura 6-3 dois aspectos deste estudo. Havia mais descontinuidade no gradiente rápido como demonstram os vários picos pronun-

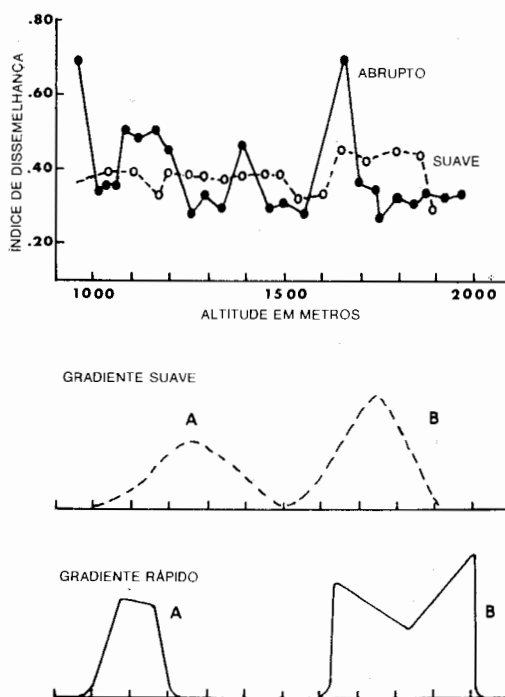


Figura 6-3. Análise de gradiente das alterações da vegetação ao longo de uma encosta íngreme (linhas contínuas) em comparação com uma encosta suave (linhas tracejadas), ambas com a mesma amplitude altitudinal, na Etiópia. *Em cima*: uma representação gráfica de índices de dissimilaridade (ver Quadro 6-1) para segmentos adjacentes ao longo de gradientes. *Em baixo*: Distribuição de frequência de duas espécies, A - *Acacia senegal* e B - *Carissa edulis*. As espécies e os grupos de comunidades encontram-se delimitados mais nitidamente ao longo do gradiente rápido. (Reproduzido de Beals, 1969.)

ciados no gráfico dos índices de dissemelhança calculados para pares de amostras vizinhas (Figura 6-3, *em cima*). (As fórmulas para os coeficientes de semelhança e dissemelhança encontram-se no Quadro 6-1.) Por outro lado, verificou-se uma tendência nítida para o aparecimento e o desaparecimento mais bruscos de espécies ao longo do gradiente rápido do que ao longo do suave. Como se ilustra na Figura 6-3, *em baixo*, as curvas de distribuição de frequência para as espécies dominantes tendem a ser normais e em boca de sino (parecendo-se com as hipotéticas que constam da Figura 6-2) ao longo do gradiente suave, ao passo que eram de lado mais inclinado e truncadas no gradiente rápido, indicando uma delimitação mais pronunciada das populações. Beals concluiu que «ao longo de um gradiente rápido a vegetação, ela própria, pode impor disjunções num gradiente ambiental extrinsecamente contínuo, ao passo que ao longo de um gradiente suave pode não o poder fazer» (ver também página 251). Três importantes processos, a analisar em capítulos ulteriores, podem contribuir para distinguir uma comunidade de outra, a saber, (1) exclusão competitiva, (2) simbiose de grupos de espécies entre si dependentes (ambos estes aspectos são tratados no Capítulo 7) e (3) coevolução de grupos de espécies (ver Capítulo 9, Secção 5). Factores como o fogo e a produção de antibióticos também podem criar limites pronunciados (ver Figura 5-17). Buell (1956) descreveu uma situação no Itasca Park, Minnesota; aqui, no interior de uma matriz geral de floresta de ácer e tília, ilhas de floresta de píceas e abeto mantêm limites bastante pronunciados que se encontram associados a mudanças na topografia. As comunidades bênticas marinhas apresentam uma zonagem bastante pronunciada em gradientes rápidos, tal como se encontra descrito no Capítulo 12 (ver Figuras 12-9 e 12-14D).

Em qualquer análise das comunidades é extremamente importante considerar o gradiente tempo, tanto a nível do desenvolvimento como à escala mais lenta da evolução. Esses aspectos são examinados a fundo no Capítulo 9. Aqui chega dizer que as comunidades de diferentes idades estão com frequência delimitadas umas das outras muito pronunciadamente.

Para resumir, a análise de gradientes (ver Whittaker, 1967 e McIntosh, 1967, para efeito de bons resumos) juntamente com padrões matriciais ou métodos multiaxiais complexos, e ainda pouco utilizados, pode detectar descontinuidades de uma forma objectiva e pôr em destaque relações entre as populações componentes. A forma como as comunidades devem ser delimitadas e classificadas dependerá dos objectivos do estudo e das aplicações projectadas. Devem ser lembrados novamente dois métodos básicos de ecologia mencionados no Capítulo 2, a saber, o método merológico, que se inicia com as partes (populações de espécies) e constrói um sistema a partir delas, e o método holístico que parte com o todo. Um contínuo inteiro ou qualquer sub-unidade que esteja delimitada pode, assim, constituir o ponto de partida.

## 4. DIVERSIDADE DE ESPÉCIES NAS COMUNIDADES

### Enunciado

De um número total de espécies num componente trófico, ou numa comunidade tomada no seu conjunto, uma percentagem relativamente pequena é como regra abundante (representada por números grandes de indivíduos, uma grande biomassa ou produtividade, ou qualquer outra indicação de «importância») e uma grande percentagem é rara (tem valores de «importância» pequenos). Enquanto as poucas espécies comuns ou dominantes (ver Secção 2, deste capítulo) contribuem largamente para a corrente de energia em cada grupo trófico, é o grande número de espécies raras que determina essencialmente a *diversidade de espécies* dos níveis tróficos das comunidade tomadas no seu conjunto. As razões entre o número de espécies e os «valores de importância» (números, biomassa, produtividade, e assim por diante) dos indivíduos designam-se por *índices de diversidade de espécies*. A diversidade de espécies tende a ser pequena nos ecossistemas controlados fisicamente (isto é, sujeitos a fortes factores limitantes físico-químicos) e alta nos ecossistemas controlados biologicamente. Em geral, a diversidade aumenta com um decréscimo na razão da manutenção antitérmica para a biomassa (a razão R/B ou «razão de Schrödinger», ou renovação ecológica — ver página 58). Está directamente relacionada com a estabilidade, embora não se saiba até que ponto se trata de uma relação de causa-efeito.

### Explicação

A relação geral entre espécies e números (ou outros índices de «importância») pode ser representada por uma curva côncava ou em forma de «cova», como se ilustra na Figura 6-4. Embora o padrão de um pequeno número de espécies com um grande número de indivíduos associado com muitas espécies raras com um pequeno número de indivíduos seja característico da estrutura da comunidade em toda a parte, as relações da abundância quantitativa em espécies variam grandemente. Como se mostra na Figura 6-4, a tensão tenderá a aplanar a curva à medida que o número de espécies raras se reduz e aumenta a importância de, ou a concentração da dominância em, poucas espécies comuns (que são tolerantes, ou especialmente adaptadas à tensão). Utilizam-se dois métodos gerais para analisar a diversidade de espécies em diferentes situações, a saber, (1) comparações baseadas nas formas, padrões, ou equações das curvas da abundância de espécies e (2) comparações baseadas em *índices de diversidade*, que são razões ou outras expressões mate-



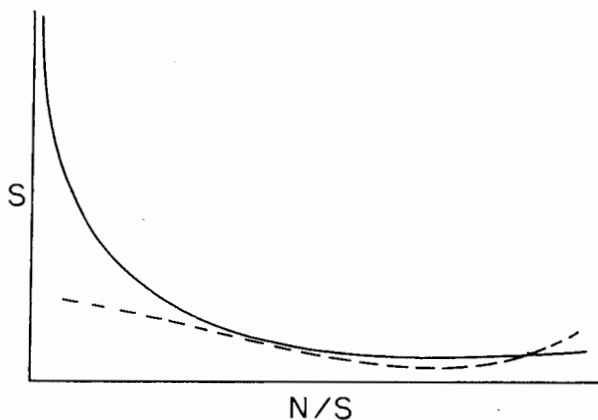
máticas de relações entre espécies e importância. Encontram-se formalizados no Quadro 6-1 exemplos de vários tipos úteis de índices de diversidade e o respectivo uso é ilustrado na Figura 6-5; a Figura 6-6 mostra exemplos de tratamentos gráficos.

É importante reconhecer que a diversidade de espécies tem um certo número de componentes que podem responder de forma diferente aos factores geográficos, de desenvolvimento ou físicos. Um componente principal poderá designar-se *riqueza em espécies ou componente variedade*, se for expresso por razões simples entre a totalidade das espécies,  $S$ , e os números totais (ou valores de importância),  $N$ , como nos três índices « $d$ » apresentados no Quadro 6-1. Estes índices podem ser utilizados para comparar uma comunidade, ou grupo de populações, com outra, desde que seja primeiro determinado que  $S$  é uma função linear do logaritmo ou da raiz quadrada de  $N$ . Um índice espécies/área (isto é, o número de espécies por unidade de área) também é utilizado para exprimir a variedade, embora ao fazer comparações seja preciso assegurar que as dimensões das amostras são comparáveis. Com frequência, embora não sempre, as relações tanto de espécies para números como de espécies para áreas são logarítmicas ou exponenciais (isto é, são adicionadas novas espécies em proporção com o logaritmo ou a função exponencial do número de indivíduos ou da área amostrada).

Um segundo componente principal da diversidade é aquele que pode ser designado por *uniformidade* ou *equidade* na distribuição dos indivíduos pelas espécies. Por exemplo, dois sistemas contendo cada qual 10 espécies e 100 indivíduos têm o mesmo índice  $S/N$ , embora possam ter índices de uniformidade fortemente diferentes na distribuição dos 100 indivíduos pelas 10 espécies, por exemplo, 91-1-1-1-1-1-1-1-1-1 num extremo (uniformidade mínima) e 10 indivíduos por espécie (uniformidade perfeita) no outro extremo. O índice « $e$ » do Quadro 6-1 constitui um exemplo de uma expressão conveniente para este componente. A utilização ampla da função de Shannon ou índice  $\bar{H}$ , que é uma imitação da chamada fórmula da teoria da informação que contém factoriais difíceis de calcular, combina os componentes da variedade e da uniformidade à maneira de um *índice de diversidade*. Este índice é um dos melhores para fazer comparações quando se não esteja interessado em separar os componentes da diversidade (como se ilustra na Figura 6-5C) uma vez que é razoavelmente independente do tamanho da amostra (o que significa que na prática se requiere um pequeno número de amostras para se obter um índice seguro para efeitos de comparação). Também está normalmente distribuído (Bowman *et al.*, 1970; Hutcheson, 1970), pelo que se podem utilizar os métodos estatísticos de rotina para testar a significância das diferenças entre médias. Pode notar-se que tanto  $e$  como  $\bar{H}$  se comportam inversamente ao índice de predomínio mencionado na Secção 2 (Quadro 6-1A) uma vez que os valores altos indicam uma baixa concentração de dominância.

Há um certo número de princípios ecológicos importantes associados aos

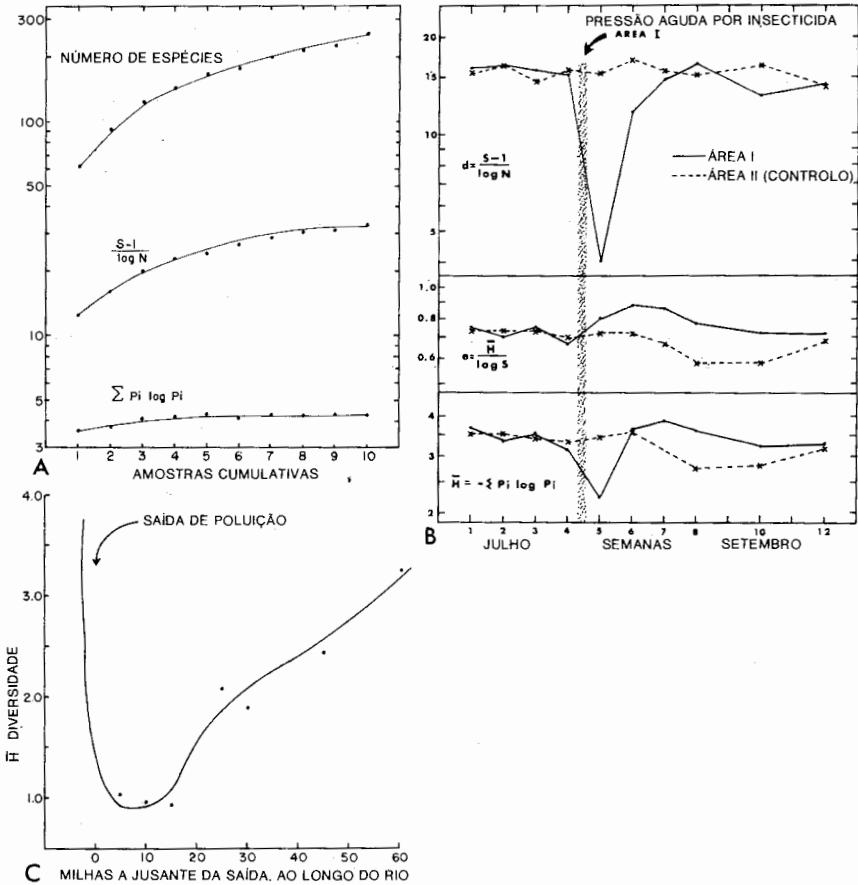
Figura 6-4. Relação geral entre o número de espécies (S) e o número de indivíduos por espécie (N/S). A maior parte das comunidades naturais contém um pequeno número de espécies com grande número de indivíduos (as espécies comuns e dominantes) e muitas espécies representadas, cada uma delas, por poucos indivíduos (as espécies raras). O ambiente físico rigoroso, a poluição, ou outras pressões, tenderão a aplanar a curva, como se ilustra com a linha tracejada.



conceitos de diversidade, como ficou esboçado no enunciado do resumo anterior. Como foi expresso por Margalef (1968), «os ecologistas vêem em qualquer medida da diversidade uma expressão das possibilidades de construção de sistemas de retroacção». Maior diversidade significa cadeias alimentares maiores e mais casos de simbiose (mutualismo, parasitismo, comensalismo, e assim por diante; ver Capítulo 7), e maiores possibilidades para o controlo de retroacção negativa, que reduz oscilações e aumenta assim a estabilidade. Onde os custos da manutenção antitérmica impostos pelo ambiente físico são reduzidos (isto é, quando a razão R/B é baixa; ver Capítulo 3, página 58), pode destinar-se à diversidade maior quantidade da energia da comunidade. Consequentemente, as comunidades em ambientes estáveis como seja a floresta tropical húmida têm diversidades de espécies mais altas do que as comunidades submetidas a perturbações estacionais ou periódicas por acção do homem ou naturais. Não foi porém ainda medido até que ponto um incremento na diversidade da comunidade no mesmo habitat pode, por si, aumentar a estabilidade do ecossistema em presença de oscilações externas no habitat físico. O significado das tendências da diversidade no desenvolvimento e na evolução dos ecossistemas é considerado mais detalhadamente no Capítulo 9. Chega dizer nesta altura que a diversidade tende a ser mais alta nas comunidades mais velhas e mais baixa nas estabelecidas recentemente. Embora a produtividade ou a corrente total de energia afectem certamente a diversidade de espécies, as duas quantidades não estão relacionadas de uma forma linear simples. As comunidades muito produtivas podem ter diversidades de espécies tanto muito altas (exemplo, um recife de coral) como muito baixas (exemplo, um estuário temperado). Como já ficou indicado, a estabilidade parece estar mais directamente correlacionada com a diversidade do que o está a produtividade.

Quando se tomam em consideração níveis tróficos, elementos taxonomicamente bem estudados (como sejam aves, insectos, ou populações bênticas aquá-

ticas), ou outras *partes* das comunidades, verifica-se que a diversidade de espécies é muito influenciada pelas relações funcionais entre os níveis tróficos. Por exemplo, o grau de apascentação ou de predação afecta grandemente a diversidade das popu-



**Figura 6-5.** Alguns exemplos da utilização de índices de diversidade de espécies. **A.** O efeito do aumento da dimensão da amostra em dois índices de diversidade, representado em papel semilogarítmico, juntamente com o número de espécies acumuladas em sucessivas amostras de artrópodos, colhidas, em parcelas de  $0,1 \text{ m}^2$ , na vegetação de um campo de milho miúdo (*Panicum*) na Geórgia. (Ver Figura 2-5.) **B.** O efeito de uma simples aplicação do insecticida Sevin (um insecticida organofosfatado que se mantém tóxico apenas uns 10 dias) na população de artrópodos, numa parcela de um acre, de um campo de milho miúdo. Dois componentes de diversidade ( $d$ ,  $e$ ) e um índice geral de diversidade total ( $H$ ) baseiam-se em 10 amostras de  $0,1 \text{ m}^2$  obtidas na área tratada e numa área de controlo, a intervalos semanais ou bissemanais, desde princípios de Julho até fins de Setembro. A representação semilogarítmica facilita a comparação directa de desvios relativos resultantes da pressão aguda do insecticida. **C.** Alterações no índice de diversidade de Shannon ( $H$ ) do bentos (organismos que vivem no fundo) ao longo do rio, para jusante de uma desembocadura de poluição (mistura de esgotos domésticos e industriais de uma pequena cidade), ilustrando o efeito pronunciado da poluição crónica de um curso de água por resíduos inadequadamente tratados. (*A* e *B* traçado por E. P. Odum a partir de dados de Barrett, 1969; *C* reproduzido de Wilhm, 1967.)

lações de pasto ou de presa. Uma «predação» moderada reduz com frequência a densidade dos dominantes, proporcionando assim às espécies menos competitivas acrescida oportunidade de utilizar os espaços e os recursos. Harper (1969) relata que a diversidade das plantas herbáceas diminuiu nas colinas calcáreas inglesas quando se evitou com cercados o pastoreio dos coelhos. Uma apascentação severa, por outro lado, actua como uma pressão e reduz o número de espécies a poucas e de mau paladar. Paine (1966) verificou que a diversidade de espécies de organismos sésseis no habitat rochoso de maré (onde o espaço é geralmente mais limitante do que o alimento) era maior, tanto nas regiões temperadas como tropicais, nos locais onde os predadores de primeira e segunda ordem estavam activos. Em tais situações a remoção experimental de predadores reduziu a diversidade de espécies de todos os organismos sésseis quer fossem ou não directamente submetidos a predação. Paine conclui que «diversidade em espécies locais está directamente relacionada com a eficiência com que os predadores evitam a monopolização dos principais requisitos do ambiente por uma espécie». Esta conclusão não é necessariamente válida para os habitats onde a competição pelo espaço é menos severa. O homem, enquanto predador, produz o efeito oposto uma vez que tende a reduzir a diversidade e a favorecer as monoculturas.

Durante os últimos 10 anos (1960 a 1970) aumentou muito entre os ecologistas o interesse sobre a diversidade em espécies, porventura porque o homem está a reduzir a diversidade natural tão rapidamente, e com frequência com tanta negligência, que se levantam sérias dúvidas sobre se esta tendência aponta ou não no sentido dos seus melhores interesses. Em consequência, foi produzida acerca deste assunto uma «explosão de literatura» que no fecho da década é difícil de resumir ou de avaliar. O ensaio de Hutchinson sobre «Why are there so many species...» (1959) pode certamente ser uma leitura recomendada como um ponto de partida para o estudo de outra literatura. O simpósio editado por Woodwell e Smith (1969) proporciona uma boa amostra dos pontos de vista e dos métodos e é especialmente útil para o principiante, dado que os autores de 19 trabalhos do simpósio se ocupam com as relações entre a diversidade e a estabilidade, e com a importância dos conceitos para as actividades humanas. Resumos mais curtos incluem Connell e Orias (1964), Whittaker (1965), MacArthur (1965), Pianka (1967) e McIntosh (1967a).

## Exemplos

Exemplos da utilização dos índices de diversidade para avaliar as tensões provocadas pelo homem estão ilustradas na Figura 6-5, enquanto dois tipos de análises gráficas estão representados na Figura 6-6. Antes de serem utilizados os

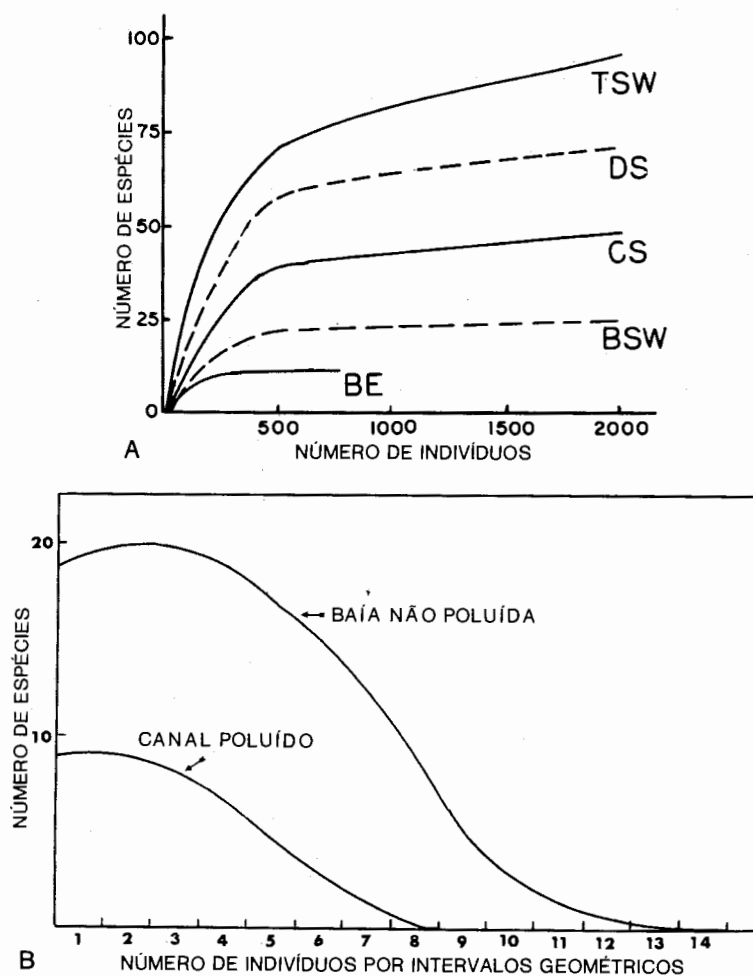


Figura 6-6. A utilização das curvas de abundância de espécies para comparar a diversidade em habitats diferentes. A. O método da «rarefação», envolvendo a construção de curvas baseadas na composição, em percentagem de espécies, em amostras avulsas de sedimentos marinhos suficientemente grandes para conter de 500 a 3000 indivíduos de poliquetas e bivalves, com o objectivo de determinar o número hipotético de espécies em amostras sucessivamente mais pequenas. Os habitats, por ordem decrescente de diversidade de espécies, são: água tropical pouco profunda (TSW, «tropical shallow water»), mar profundo (DS, «deep sea»), plataforma continental (CS, «continental shelf»), água boreal pouco profunda (BSW, «boreal shallow water») e estuário boreal (BE, «boreal estuary»). B. A estrutura em espécies da componente diatomácea de duas comunidades de estuário no Texas, como a exibem as curvas normais truncadas obtidas representando o número de espécies em sucessivos intervalos geométricos de abundância; isto é, 1 a 2 indivíduos formam o primeiro intervalo, 2 a 4 o segundo, 4 a 8 o terceiro, 8 a 16 o quarto, e assim por diante. No canal poluído (o Houston ship channel) o número de espécies em todas as classes de abundância foi fortemente reduzido. (A reproduzido de Sanders, 1968; B reproduzido de Patrick, 1967.)

índices de diversidade para comparar uma situação com outra, tem de ser averiguado o efeito do tamanho da amostra. Uma maneira de o fazer encontra-se ilustrado na Figura 6-5A, na qual os índices são calculados com base em amostras de artrópodes cumulativas correspondentes a 0,1 m<sup>2</sup> num campo uniforme de cultivo de grãos com utilização de um aspirador de vácuo, como mostra a Figura 2-5A. Como pode ver-se na Figura 6-5A, o índice de Shannon nivelou-se a 4 ou 5 amostras (não obstante haver sido amostrada uma pequena parte das espécies presentes), ao passo que o índice de variedade ( $S - 1/\log N$ ) não começou a nivelar-se até terem sido colhidas 9 ou 10 amostras. Na Figura 6-5B apresenta-se o efeito de uma tensão severa por acção de um insecticida. Deve notar-se que embora o índice de variedade tenha sido grandemente reduzido pelo tratamento, a uniformidade aumentou e permaneceu elevada durante a maior parte da estação de crescimento. Neste exemplo a diversidade da população de artrópodos era baixa antes do tratamento, com uma grande dominância exercida por um pequeno número de espécies em cada nível trófico. Quando o insecticida matou um grande número das espécies dominantes, resultou em consequência uma maior uniformidade na abundância das populações sobreviventes. Caso a diversidade se tivesse apresentado na população original mais elevada do que baixa, quer a componente variedade quer a componente uniformidade teriam sido reduzidas. O índice de Shannon exprime a interacção destes dois componentes da diversidade e exhibe, portanto, uma resposta intermédia (Figura 6-5B). Embora o insecticida utilizado nesta experiência apenas tenha permanecido tóxico durante 10 dias e a depressão aguda somente haja durado umas duas semanas, foram evidentes durante muitas semanas superações e oscilações nas razões de diversidade. Este exemplo mostra a conveniência de separar os componentes riqueza em espécies e abundância relativa. Tramer (1969), que analisou estes componentes em populações de aves, verificou que as diferenças na diversidade geral em vários tipos de comunidades do ártico até aos trópicos eram principalmente o resultado de diferenças no componente riqueza em espécies, mantendo-se o componente abundância relativa estável a um valor elevado (provavelmente em virtude do comportamento territorial de muitas espécies; ver página 336). Tramer sugere além disso que as comunidades de ambientes rigorosos deverão variar em diversidade de acordo com o seu componente abundância relativa, enquanto a diversidade nos ambientes não rigorosos (controlados biologicamente) deverá ser uma função do número de espécies. O efeito dos esgotos municipais (contendo uma mistura de resíduos domésticos e industriais) na diversidade de organismos bênticos (de fundo) num rio de Oklahoma está representado graficamente na Figura 6-5C. A diversidade bêntica foi reduzida ao longo do rio até uma distância superior a 100 quilómetros. Como será analisado no Capítulo 16, tais esgotos deveriam primeiro ser introduzidos numa série de tanques de estabilização, ou submetidos a qualquer outro tratamento por forma a que o efluente final descarre-

gado no ambiente geral não produzisse um efeito tão drástico. Os índices de diversidade facultam um dos melhores meios de detectar e de avaliar a poluição (ver Wilhm, 1967; Wilhm e Dorris, 1968). Para este objectivo apenas é necessário estar em condições de reconhecer as espécies, sem necessidade de as identificar pelos respectivos nomes. Os erros resultantes de se não ser capaz de distinguir entre espécies muito semelhantes ou de considerar etapas diversas da vida de uma mesma espécie como espécies distintas não são graves porque (1) não é fácil que se encontre na mesma amostra espécies muito aparentadas (ver página 342) e (2) as etapas distintas da vida de uma espécie fazem parte das próprias da diversidade. Além disso, as espécies não são as únicas unidades úteis. Por exemplo, a razão entre a clorofila e a biomassa microbiana em material deslizante pode ser utilizada como índice de poluição (baixo em curso de água «poluído», alto em curso de água «limpo»).

Na Figura 6-6 ilustram-se dois tratamentos gráficos de diversidade em espécies. No gráfico superior a diversidade de componentes invertebrados principais («in-fauna», ver página 539) de sedimentos em diferentes habitats marinhos é comparada mediante aquilo que se tem designado por método da «rarefação», que envolve a representação gráfica do número cumulativo de espécies versus o número cumulativo de indivíduos contados e a avaliação das diferenças em diversidade a partir da forma da curva (Sanders, 1968). Surpreendentemente, os sedimentos marinhos profundos mostraram alojar uma alta diversidade de animais embora a densidade (número por m<sup>2</sup>) se apresentasse muito baixa. A sucessão da diversidade decrescente das águas superficiais tropicais (TSW) até ao estuário boreal (BE) suporta a teoria de que a estabilidade do habitat é um factor principal na regulação da diversidade em espécies. Um outro tipo de análise gráfica encontra-se ilustrado na Figura 6-6B. Quando o número de espécies é representado graficamente versus o número de indivíduos por intervalos geométricos (isto é, 1-2, 2-4, 4-8, 8-16, e assim por diante), obtém-se uma curva normal truncada, que é diferente das curvas côncavas apresentadas na Figura 6-4. Uma vez mais, a poluição ou outras tensões tendem a baixar e a aplanar a curva (isto é, a reduzir neste caso a altura da moda).

As análises gráficas têm duas vantagens sobre os índices: (1) o erro sistemático da amostragem é reduzido e (2) não se admite nenhuma relação matemática específica. Contudo, as equações ajustadas a tais curvas podem ajudar a revelar se existem «leis» matemáticas governando as relações entre «S» e «N». Isto é assunto para textos avançados, porém pode-se abrir a porta notando que há quatro hipóteses principais, a saber, que a relação é (1) geométrica (Motomura, 1932), (2) lognormal (Preston, 1948), (3) logarítmica (Fisher, Corbet e Williams, 1943), ou (4) controlada casualmente pelo nicho (MacArthur, 1957; ver também Capítulo 8, página 379).

O Quadro 6-2 apresenta uma comparação das densidade e diversidade de populações de artrópodes num campo de cultura de grãos e numa comunidade herbácea natural que o substituiu no ano seguinte. Os valores apresentados são médias de dez

amostras colhidas ao longo do período vegetativo. Apenas após um ano sob «ordenamento da natureza», por assim dizer, ocorreram as seguintes alterações (comparar 1966 e 1967): (1) o número de insectos herbívoros (fitófagos) foi grandemente reduzido, tal como a densidade total dos artrópodos; (2) o componente variedade da diversidade e o índice da diversidade total aumentaram significativamente em cada componente, o mesmo acontecendo para o total da comunidade de artrópodos; (3) o componente uniformidade aumentou na amostra total e em alguns dos componentes tróficos; (4) o número, a diversidade e a composição percentual dos predadores e dos parasitas aumentou grandemente: os predadores e os parasitas representavam apenas 17 por cento da densidade da população no campo de cultivo de grãos em comparação com a percentagem de 47 por cento no campo natural (onde superaram de facto o número de herbívoros). Esta comparação proporciona alguns indícios sobre as razões pelas quais as comunidades artificiais requerem com frequência o controlo dos insectos, químico ou outro, ao passo que as áreas naturais não o necessitarão caso seja dada à natureza a oportunidade de desenvolver a sua própria autoprotecção!

## Quadro 6-2

*Densidade Média e Diversidade de Populações de Artrópodes na Cultura de Grãos de 1966 não Submetida a Colheita \*, Comparadas com as da Comunidade da Sucessão Natural que a Substituiu em 1967 †*

		INSECTOS HERBÍVOROS	INSECTOS PREDADORES	ARACNÍDEOS	TOTAL DE PREDADORES	INSECTOS PARASITAS	ARTRÓPODES DIVERSOS	TOTAL DE ARTRÓPODES
Densidade	1966	482 ± 36,0§	64 ± 8,9	18 ± 1,9	82 ± 8,8	24 ± 4,3	36 ± 2,5	624 ± 36,6§
n.º/m²	1967	156 ± 13,6	79 ± 12,2	38 ± 8,0	117 ± 19,0	51 ± 6,4§	31 ± 3,1	355 ± 35,8
Índice de	1966	7,19 ± 0,14	2,75 ± 0,13	1,56 ± 0,22	3,92 ± 0,20	6,32 ± 0,29	3,29 ± 0,29	15,57 ± 0,27
Varie-	1967	10,56 ± 0,46§	5,96 ± 0,52§	7,21 ± 0,58§	11,42 ± 0,93§	12,40 ± 1,21§	4,35 ± 0,30§	30,88 ± 1,92§
dade (d) ††								
Índice de	1966	0,65 ± 0,021	0,76 ± 0,014	0,56 ± 0,083	0,77 ± 0,018	0,89 ± 0,019	0,72 ± 0,014	0,60 ± 0,019
Uniformi-	1967	0,79 ± 0,017§	0,76 ± 0,024	0,86 ± 0,030	0,80 ± 0,020	0,90 ± 0,013	0,85 ± 0,017§	0,84 ± 0,006§
dade (e) ††								
Índice de	1966	2,58 ± 0,082	2,04 ± 0,059	1,12 ± 0,216	2,37 ± 0,071	2,91 ± 0,072	1,96 ± 0,066	3,26 ± 0,092
Diversidade	1967	3,28 ± 0,095§	2,60 ± 0,067§	2,96 ± 0,101§	3,32 ± 0,092§	3,69 ± 0,134§	2,54 ± 0,071§	4,49 ± 0,075§
Total ( $\bar{H}$ ) ††								

\* Um campo de painço, *Panicum*, num cercado de um acre (ver Figura 2-5A, página 26), povoado com três espécies de pequenos mamíferos. Fertilizante aplicado na forma prescrita para a agricultura na altura da instalação, embora sem utilização de insecticida ou outro tratamento químico (representada na Figura 6-5B a parcela de controlo para a experiência).

† Dados não publicados, E. P. Odum, G. Barrett, R. Pulliam, Inst. of Ecology, University of Georgia. Os números são médias ± um erro padrão.

†† As fórmulas dos índices encontram-se no Quadro 6-1; estes cálculos baseiam-se em logaritmos naturais.

§ A média mais alta é significativamente diferente da mais baixa ao nível dos 99 por cento.

|| Diferença significativa ao nível dos 95 por cento.



Deverá destacar-se que se tem vindo a tratar da diversidade *no seio das comunidades* ou porções funcionais das mesmas (produtores, por exemplo) e não da diversidade da flora e da fauna de áreas geográficas contendo uma variedade de habitats e de comunidades mistas, se bem que amostras destes habitats mistos (por exemplo, insectos atraídos a uma armadilha luminosa) possam mostrar tendências semelhantes. As amostras regionais tenderão, porém, a reflectir mais a variedade de habitats presentes do que a variedade no interior de um habitat determinado. A diversidade geográfica é uma função do isolamento e da extensão da área; as ilhas pequenas têm um número menor de espécies do que as ilhas grandes, que por seu turno têm uma menor diversidade biótica do que os continentes.

## 5. PADRÕES NAS COMUNIDADES

### Enunciado

A estrutura que resulta da distribuição dos organismos nos seus ambientes, e as respectivas interacções com esses ambientes pode designar-se por *padrão* (Hutchinson, 1953). Muitos tipos diferentes de arranjos na existência permanente dos organismos contribuí para a *diversidade de padrão* (\*) na comunidade, como por exemplo: (1) padrões de estratificação (disposição de camadas na vertical), (2) padrões de zonagem (segregação horizontal), (3) padrões de actividade (periodicidade), (4) padrões de teia alimentar (organização em rede nas cadeias alimentares), (5) padrões reprodutivos (associações de progenitores e descendentes, clones de plantas, etc.), (6) padrões sociais (manadas e bandos), (7) padrões coactivos (resultantes da competição, antibiose, mutualismo, etc.) e (8) padrões estocásticos (resultantes de forças fortuitas).

### Explicação e Exemplos

A variedade de espécies e as suas abundâncias relativas (tal como se examinou na secção anterior) não são de nenhuma maneira os únicos elementos que intervêm na diversidade da comunidade. Os padrões de arranjo e as actividades programadas também contribuem para a função e a estabilidade da comunidade. Uma vez que são apresentados na Parte 2 detalhes dos padrões da comunidade nos habitats terrestre e

---

(\*) Pielou (1966a) utilizou a expressão «diversidade de padrão» num sentido muito mais restrito, a saber, para referir o grau de segregação dos indivíduos de uma população relativamente aos de outra.

aquático, será apenas necessário ilustrar nesta altura o princípio com diversos exemplos.

Numa floresta, as duas camadas básicas — o estrato autotrófico e o estrato heterotrófico — que são característicos de todas as comunidades (ver Capítulo 2) estão com frequência distintamente estratificados em camadas adicionais. Assim, a vegetação pode apresentar a camada herbácea, a arbustiva, a das árvores do andar inferior e a das árvores do andar superior, ao mesmo tempo que o solo se encontra fortemente estratificado, como ilustram as Figuras 5-11 e 5-12. Uma tal estratificação não é limitada às plantas sésseis ou aos organismos pequenos mas é também característica dos animais maiores e mais móveis. Assim, Dowdy (1947) amostrou as populações de artrópodos de cinco estratos principais de uma floresta de carvalho e cária no Missouri ao longo do ano. Encontrou que das 240 espécies de insectos, aracnídeos e miriápodes, 181 espécies (ou cerca de 75 por cento) tinham sido colectadas apenas num só estrato, 32 de dois estratos, 19 de três e apenas 3 a 5 espécies tinham sido encontradas em quatro ou em todos os cinco estratos. Isso indica uma ligação notável aos estratos por parte de grupos de organismos altamente móveis.

Mesmo as aves, que podem voar facilmente do solo até ao topo das árvores mais altas em poucos segundos se assim o desejarem, demonstram com frequência uma ligação estreita a certas camadas, especialmente durante a estação de cria. Não apenas os ninhos mas também a totalidade das áreas de alimentação estão com frequência restringidas a um intervalo vertical surpreendentemente estreito. A estratificação em grupos altamente móveis tais como as aves é mais marcada ali onde há um certo número de espécies semelhantes (com frequência estreitamente aparentadas), em competição potencial. Por exemplo, nas florestas perenifólias de New England, a toutinegra (*Dendroica magnolia*) ocupa os níveis inferiores, a espécie «black-throated green warbler» (*Dendroica virens*) os níveis médios e a «blackburnian warbler» (*Dendroica fusca*) os níveis altos da floresta. Todas estas espécies são membros da família Parulidae e têm habitats alimentares semelhantes. Outras espécies de aves canoras ocupam na floresta posições horizontais diferentes. MacArthur e MacArthur (1961), mostraram que, pelo menos na zona temperada, a diversidade em espécies de aves está correlacionada com a altura da vegetação e o seu grau de estratificação. Como já foi indicado, factores adicionais, para além da diversidade de padrão, encontram-se envolvidos na alta diversidade em espécies observada nos trópicos.

Para que se obtenha um contraste em matéria de estratificação na floresta, compare-se a floresta tropical húmida com múltiplas camadas, constante da Figura 14-20, com a floresta de pinheiros controlada pelo fogo, essencialmente com duas camadas, apresentada na Figura 14-12C.

Um exemplo interessante de uma população estratificada na água é ilustrado pela distribuição em profundidade de três espécies de peixe de pesca em represa da TVA por meados do Verão (Figura 6-7). Como acontece em muitos lagos

profundos nas regiões temperadas, desenvolve-se durante o Verão uma estratificação física nítida com uma camada de água circulante aquecida, rica em oxigénio, sobreposta a uma camada mais fria, e não circulante, que com frequência fica exaurida de oxigénio. (Ver Capítulo 11, Secção 5, para efeitos de uma análise adicional da estratificação num lago). Como se indica na figura, o achigã de boca grande é a espécie mais tolerante às altas temperaturas (como também é indicado pelo facto de ocorrer na natureza mais a sul do que as outras duas espécies) e encontra-se próximo da superfície. As outras duas espécies agrupam-se em águas mais profundas, seleccionando a perca do Canadá a água mais funda (e, portanto, a mais fria) que ainda contenha um abastecimento adequado de oxigénio. Determinando a distribuição em profundidade do oxigénio e da temperatura é assim possível prever onde o peixe será encontrado em maior número. Os diagramas como os da Figura 6-7 têm, de facto, sido publicados em revistas locais com o objectivo de ajudar os pescadores a se decidirem sobre qual a maneira de pescar para conseguir as espécies que desejam. Porém, como todo o pescador sabe, o simples conhecimento do sítio onde o peixe se encontra não dá garantia de sucesso; mas pode ajudar!

No oceano os bancos de peixe estão com frequência notavelmente estratificados, a tal ponto que criam «camadas difusoras do som» estritamente delimitadas, como a Figura 12-16 mostra.

Uma das falhas dos estudos sobre a diversidade em espécies, tal como se descreveu na secção anterior, consiste no facto de tais análises não revelarem como as populações de espécies estão ligadas entre si funcionalmente. Uma elevada razão de espécies para indivíduos apenas é *assumida* para indicar uma teia alimentar complexa com as consequentes interações e estabilidade de retroacção. Um método mais avançado será o de determinar directamente a diversidade das ligações ou das vias na rede padrão. Os testes de precipitina (ver Dempster, 1960) ou, como se encontra descrito detalhadamente no Capítulo 17, os traçadores radionuclidos permitem estabelecer diagramas das correntes reais de materiais e energia de uma espécie da população para outra (Wiegert, E. P. Odum e Schnell, 1967). Na Figura 6-8 (diagrama central) é apresentado um exemplo de uma parte de uma teia alimentar cujo diagrama se obteve através do traçador fósforo-32. Neste exemplo de uma comunidade de campo agrícola abandonado há um ano havia duas espécies de plantas superiores e mais de 120 espécies de artrópodos associadas com o estrato da vegetação acima do solo. Das últimas apenas 15 espécies se alimentavam efectivamente das duas plantas, como ficou indicado por uma transferência apreciável do traçador durante um período de seis semanas de estudo em meados do Verão. Assim, a maioria das espécies animais presentes não estava realmente envolvida no primeiro elo da cadeia alimentar de pastoreio; muitas, claro, eram de predadores e parasitas, porém muitas espécies utilizavam a vegetação principalmente como abrigo ou alimentavam-se de plantas menos comuns, não marcadas, ou de detritos, microrganismos, e assim

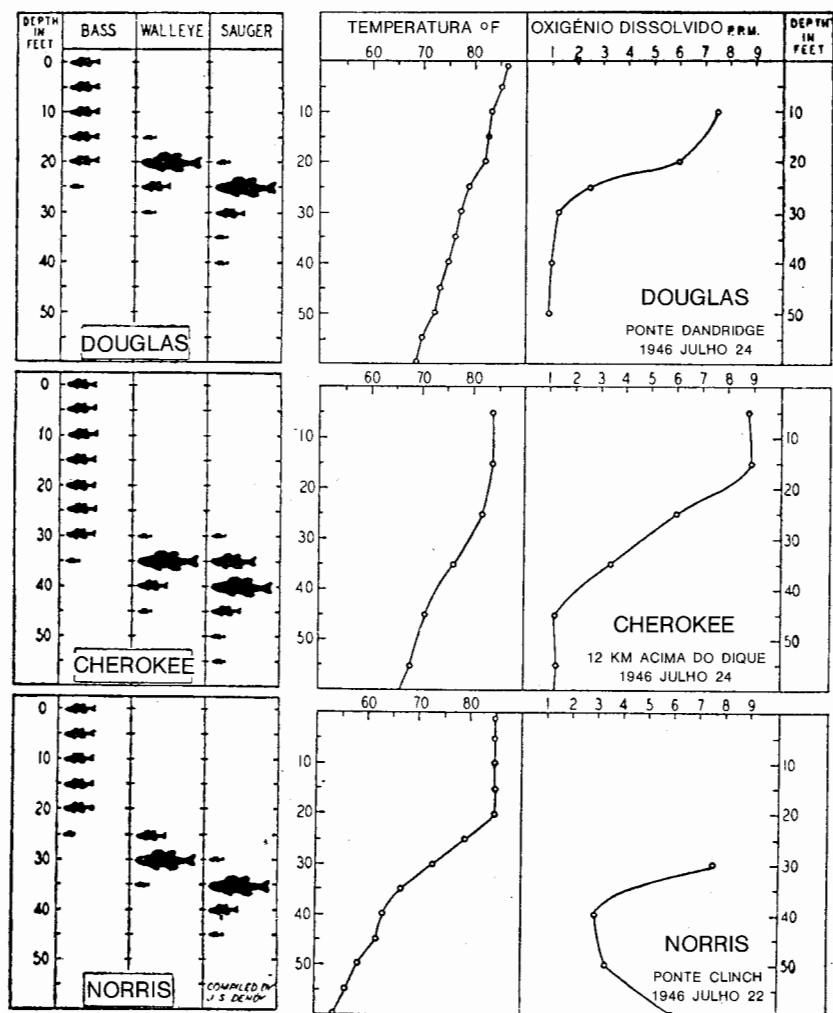


Figura 6-7. Distribuição em profundidade de três espécies de peixe de pesca desportiva em três albufeiras da TVA (Tennessee Valley Authority), por meados do Verão. Apresentam-se à direita as condições de temperatura e oxigênio que determinam o nível a que as diferentes espécies se agregam. (Segundo Dendy, 1945.)

por diante. Como se ilustra na Figura 6-8, das plantas dominantes uma das espécies (conhecida como produtora de antibióticos) foi «pastoreada» por um menor número de espécies do que a outra. A diversidade da teia (segundo se pode quantificar contando o número de vias e de interações) evidenciou-se como intermédia entre os modelos hipotéticos de baixa e de alta diversidade que se ilustram a um e outro lado do modelo para a comunidade real.

Uma vez que a progressão diária da luz, da temperatura e de outros factores

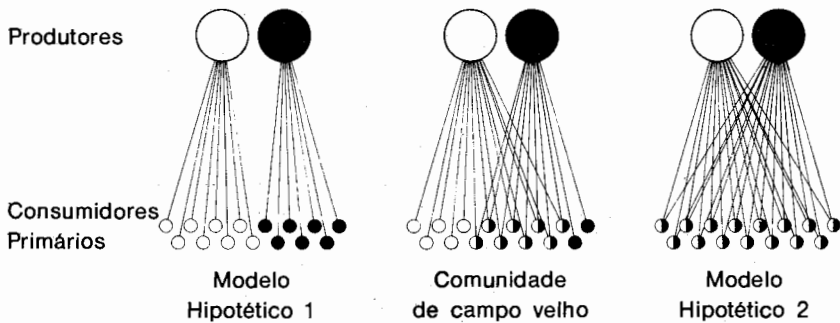


Figura 6-8. O diagrama do centro modela a teia alimentar real tal como resulta de transferências do traçador  $^{32}\text{P}$  para uma comunidade de um ano, de um campo agrícola abandonado, que tem duas plantas dominantes principais e 15 espécies de insectos que se alimentam de uma delas ou de ambas. A teia alimentar real é intermédia, em diversidade da cadeia alimentar, entre os dois extremos hipotéticos figurados. (Segundo Wiegert e E. P. Odum, 1969.)

físicos se faz ela própria sentir em todas as comunidades, excepto nas comunidades das águas profundas, do solo ou das cavernas, deverá esperar-se que a maioria das populações na maior parte das comunidades apresentem periodicidades que estão relacionadas, tanto directa como indirectamente, com as alterações que ocorrem durante o período noite-dia de 24 horas. O termo *periodicidade diel* (= dia) refere-se a acontecimentos que ocorrem em intervalos de 24 horas ou menos, enquanto que o termo *ritmo circadiano* (= cerca de um dia) se refere à periodicidade persistente regulada pelo relógio biológico que conjuga os ritmos ambiental e fisiológico (ver página 393). Produz-se periodicidade na comunidade quando grupos inteiros de organismos exibem padrões de actividade síncronos no ciclo noite-dia. Alguns, por exemplo, estão activos apenas durante o período de obscuridade (*nocturnos*), outros durante o dia (*diurnos*) e outros ainda apenas durante os períodos de crepúsculo (*crepusculares*).

Um exemplo notável de periodicidade diel em habitats aquáticos foi encontrado na «migração» vertical de organismos do zooplâncton que ocorre regularmente tanto nos lagos como nos oceanos. Os copépodos, cladóceros, formas larvares, etc., que integram a vasta vida flutuante nas áreas abertas têm geralmente um movimento ascendente ou no sentido da superfície durante a noite e descendente durante as horas de sol (Figura 6-9). Embora a luz seja aqui claramente o factor controlador, estes movimentos diel são complexos, e os mecanismos fisiológicos envolvidos ainda não foram completamente elucidados. Cada espécie, e algumas vezes diferentes estados da mesma espécie, responde de uma maneira diferente de tal forma que todos os organismos não tendem a acumular-se na mesma zona, se bem que a estratificação seja muito mais marcada a meio do dia do que a meio da noite.

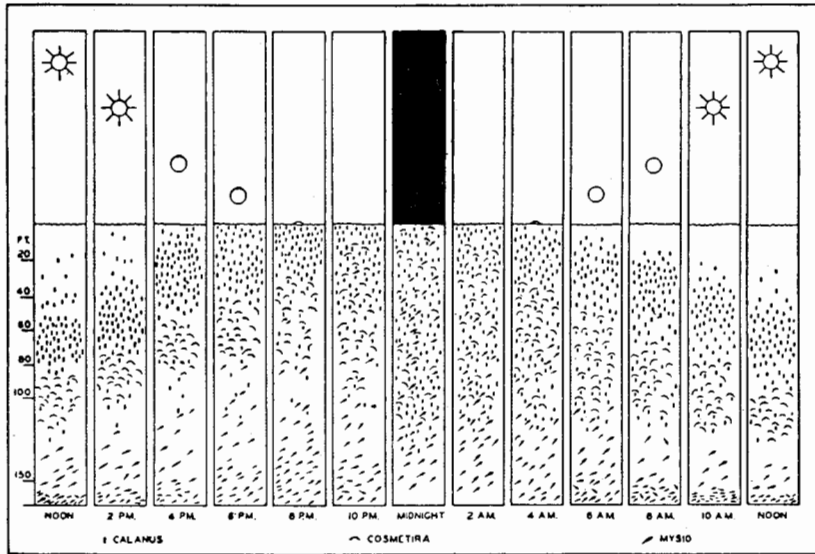


Figura 6-9. Diagrama de migração vertical diel de três espécies de plâncton marinho, nomeadamente, um copépodo (*Calanus finmarchicus*), uma pequena medusa (*Cosmetira pilosella*) e um crustáceo (*Leptomysis gracilis*) no Atlântico Norte. (De Allee *et al.*, 1949, segundo Russell e Yonge.)

As *periodicidades estacionais* são do mesmo modo quase universais nas comunidades e determinam com frequência uma alteração quase completa na estrutura da comunidade durante o ciclo anual. Os efeitos da temperatura, fotoperíodo, estações húmidas e secas, fogo e outras periodicidades estacionais na regulação da estrutura e da função da comunidade foram revistos no capítulo anterior. Na zona temperada a temperatura interage com a duração do dia. Assim, Leopold e Jones (1947) verificaram que a variação de ano para ano na época de floração de plantas e a chegada das aves migratórias é maior no princípio da Primavera, quando as temperaturas são críticas, do que no fim desta, embora experiências (realizadas por outros autores) mostrem que a duração do dia é o factor controlador em muitos casos.

Conquanto se pense convencionalmente em termos de quatro estações (Primavera, Verão, Outono, Inverno), os ecologistas que estudam as comunidades terrestres e de água doce nas regiões temperadas verificaram que (como se sugere no parágrafo anterior) o princípio e o fim da Primavera e o princípio e o fim do Verão são tão diferentes uns dos outros como o são o Outono e o Inverno. Assim, parecem mais representativas da periodicidade das comunidades seis estações: *hibernal* ou *hiemal* (Inverno), *prevernal* (Primavera temporã), *vernal* (Primavera tardia), *estival* (princípio de Verão), *serotinal* (Verão tardio) e *outonal*.

## 6. ECOTONOS E CONCEITO DE EFEITO DE BORDADURA

### Enunciado

Um ecotono é a transição entre duas ou mais comunidades diversas como, por exemplo, entre a floresta e a pradaria ou entre uma comunidade marinha de fundo brando e outra de fundo duro. É uma zona de união ou um cinturão de tensão que pode ter comprimento considerável embora seja mais estreita do que as áreas das próprias comunidades adjacentes. A comunidade ecotonal contém vulgarmente muitos dos organismos de cada uma das comunidades que se encontram e, em adição, organismos que são característicos do ecotono e amiúde lhe são restritos. Com frequência, tanto o número de espécies como a densidade da população de algumas espécies são maiores no ecotono do que nas comunidades que o marginam. A tendência para o aumento da variedade e da densidade nas uniões de comunidades é conhecida por *efeito de bordadura* ou *efeito de margem*.

### Explicação

Como já se destacou na Secção 3 deste capítulo as comunidades alteram-se com frequência muito gradualmente, como ao longo de um gradiente, ou podem antes alterar-se abruptamente. No último caso será de esperar uma zona de tensão entre duas comunidades em competição. O que poderá não ser tão evidente com base numa observação casual é o facto da zona de transição suportar com frequência uma comunidade com características adicionais à das comunidades adjacentes ao ecotono. Assim, a menos que o ecotono seja muito estreito, alguns habitats e, portanto, alguns organismos são capazes de encontrar na região de transição aquilo que não está presente em qualquer das comunidades de per si. Uma vez que comunidades ecotonais bem desenvolvidas podem conter organismos característicos de cada uma das comunidades que se encontram e, ainda, espécies vivendo apenas na região do ecotono, não se deverá ficar surpreendido por encontrar no ecotono maior variedade e densidade de vida (efeito de bordadura). Por outro lado, algumas espécies necessitam de facto como uma parte do habitat, ou como uma parte da sua biologia, de duas ou mais comunidades adjacentes que diferem grandemente na estrutura. (Ver exemplo do habitat do tetraonídeo ilustrado na Figura 5-17.) Os organismos que ocorrem principalmente ou com mais abundância, ou despendem a maior parte do tempo, nas junções entre comunidades designam-se com frequência por espécies de «bordadura».

## Exemplos

Nas comunidades terrestres o conceito de efeito de bordadura tem-se mostrado especialmente aplicável às populações de aves. Por exemplo, Beecher (1942) fez uma tentativa decidida para localizar todos os ninhos de aves numa extensão de terreno que continha um certo número de comunidades de pântano e de terrenos elevados. Verificou que havia menos ninhos num amplo estrato de pântano de espadana, por exemplo, em comparação com uma área equivalente composta por lotes numerosos e pequenos da comunidade da mesma planta. Para o estudo em conjunto ficou demonstrado que a densidade da população aumentava com o aumento do número de metros de bordadura por unidade de área da comunidade. Numa escala mais ampla, é conhecido vulgarmente que a densidade de aves canoras é maior nas quintas, nos terrenos dos colégios e em lugares semelhantes, que têm habitats mistos e, conseqüentemente, uma maior «bordadura» em comparação com extensões uniformes de floresta ou pastagem.

Como já foi destacado no enunciado anterior, os ecotonos podem ter espécies características que se não encontram nas comunidades que lhes dão origem. Por exemplo, num estudo sobre populações de aves ao longo de um gradiente de desenvolvimento da comunidade (ver Quadro 9-3) as áreas estudadas foram seleccionadas por forma a minimizar a influência das junções com outras comunidades. Observou-se que 30 espécies de aves tinham uma densidade de pelo menos 5 casais por 40 hectares nalguns desses trechos. Contudo, cerca de 20 espécies adicionais eram conhecidas como aves correntes de cria das comunidades das terras altas da região tomada como um todo; 7 destas espécies foram encontradas em pequenos números, ao passo que 13 espécies não foram mesmo registadas nas áreas uniformes estudadas. Entre as últimas incluíam-se espécies tão comuns como o tordo americano (*Turdus migratorius*), o «bluebird» (*Sialia sialis*), o «mockingbird» (*Mimus polyventos*), o pássaro-anil (*Passerina cyanea*), o «chipping sparrow» (*Spizela passerina*) e o «orchard oriole» (*Icterus spurius*). Muitas destas espécies necessitam de árvores para nidificar ou para postos de observação embora comam abundantemente na erva do solo ou em outras áreas abertas; portanto, as suas necessidades quanto a habitat são satisfeitas nos ecotonos entre as comunidades de floresta e de pradaria ou arbustivas, embora não apenas na área de qualquer delas. Assim, neste caso cerca de 40 por cento (20 de cada 50) das espécies comuns que se sabe criarem na região podem ser consideradas principalmente ou inteiramente ecotonais.

Um dos tipos gerais mais importantes de ecotonos no que respeita ao homem é a *bordadura da floresta*. Esta pode ser definida como um ecotono entre as comunidades de floresta e de pastagem ou arbustiva. Onde quer que se estabeleça, o homem tende a manter as comunidades de bordadura da floresta na vizinhança das suas habitações. Assim, caso se estabeleça na floresta reduz esta a pequenas áreas entre-



meadas com campos de pastagem, campos de cultura e outros habitats mais abertos. Caso se estabeleça nas planícies, planta árvores, criando um padrão semelhante. Alguns dos organismos originais da floresta ou da planície são capazes de sobreviver nas bordaduras florestais criadas pelo homem, ao passo que aqueles organismos especialmente adaptados à bordadura da floresta, em especial muitas espécies de «plantas infestantes», aves, insectos e mamíferos, aumentam com frequência em número e expandem os respectivos territórios em resultado da criação pelo homem de vastos novos habitats de bordadura florestal (ver páginas 181 e 389).

Antes de se deixar este assunto deverá destacar-se que um aumento de densidade nos ecotonos não constitui de nenhum modo um fenómeno universal. Muitos organismos podem, de facto, apresentar um efeito oposto. Assim, por exemplo, a densidade das árvores é obviamente menor no ecotono da bordadura da floresta do que nesta. Embora muitas espécies de animais económicos, como os animais de caça, sejam espécies «de bordadura», ou utilizem os ecotonos em grande parte, Barick (1950) mostrou que na região de Adirondack para o veado e o tetraonídeo o conceito de efeito de bordadura deve ser exagerado. De facto, parece provável que os ecotonos adquiram maior importância ali onde o homem modificou grandemente as comunidades naturais. Na Europa, por exemplo, onde a maior parte da floresta tem sido reduzida a bordaduras florestais, os tordos e outras aves da floresta vivem em cidades e subúrbios em maior grau do que as espécies afins da América do Norte.

## **7. PALEOECOLOGIA: A ESTRUTURA DAS COMUNIDADES EM IDADES PASSADAS**

### **Enunciado**

Uma vez que se sabe a partir dos fósseis e outras evidências que os organismos eram diferentes nas idades passadas e que evoluíram até ao estado presente, segue-se naturalmente que a estrutura das comunidades e a natureza do ambiente também foram diferentes. O conhecimento das comunidades e dos climas do passado contribui grandemente para o conhecimento das comunidades presentes. É este o objecto da paleoecologia, um domínio intermédio entre a ecologia e a paleontologia que foi definido por Stanley Cain (1944) como «o estudo do biota do passado com base em conceitos e métodos ecológicos na medida em que podem ser aplicados», ou, numa forma mais ampla, como «o estudo das interacções da terra, atmosfera e biosfera no passado». As hipóteses da paleoecologia são: (1) que a acção dos princípios ecológicos tem sido fundamentalmente a mesma através

dos vários períodos geológicos e (2) que a ecologia dos fósseis pode ser inferida a partir daquilo que se conhece acerca das espécies equivalentes ou aparentadas que vivem actualmente.

## Explicação

Desde que Charles Darwin trouxe a teoria da evolução para o primeiro plano do pensamento humano, a reconstrução da vida no passado através dos estudos dos registos fósseis tem constituído um objectivo científico absorvente. A história evolucionária de muitas espécies, géneros e grupos taxonómicos mais altos está agora reunida. Por exemplo, a história da evolução do esqueleto do cavalo desde um animal de quatro dedos do tamanho de uma raposa até à sua actual configuração é hoje ilustrada graficamente na maior parte dos livros de texto de biologia elementar. Porém o que se sabe sobre os elementos associados ao cavalo durante as suas etapas de desenvolvimento? O que comia, e quais eram os seus habitat e densidade? Quais eram os respectivos predadores e competidores? Como era, então, o clima? Como contribuíram estes factores ecológicos para a selecção natural que teve de desempenhar o seu papel na configuração da evolução estrutural? Algumas destas questões, claro, poderão nunca ser respondidas. Contudo, obtida informação quantitativa sobre fósseis mutuamente associados no mesmo tempo e lugar, poderá ser possível ao cientista determinar alguma coisa da natureza das comunidades, e dos seus dominantes, no passado. De forma análoga, estas provas, juntamente com as de carácter puramente geológico, podem ajudar a determinar condições climáticas e outras condições físicas existentes na altura. O desenvolvimento da «marcação radioactiva do tempo» e outros instrumentos geológicos novos têm aumentado grandemente a capacidade humana para estabelecer o tempo preciso em que um dado grupo de fósseis viveu.

Até há pouco tempo tinha sido prestada escassa atenção às questões referidas no parágrafo anterior. Os paleontologistas estavam ocupados em descrever as suas descobertas e a interpretá-las à luz da evolução ao nível taxonómico. Porém, à medida que uma tal informação se acumulou e tornou mais quantitativa era mais que natural que fosse despertando o interesse pela evolução do grupo, e assim nasceu um novo ramo de ciência, a paleoecologia. Em resumo, o paleoecologista trata, assim, de determinar a partir de registos fósseis que organismos estavam associados no passado, como interagiam com as condições físicas existentes e como as comunidades se alteraram com o correr do tempo. As hipóteses básicas da paleoecologia são fundamentalmente as mesmas que as da paleontologia, isto é, que as «leis naturais» eram no passado iguais às de hoje e que os organismos com estruturas semelhantes às dos organismos que hoje vivem tinham padrões de comportamento

e características ecológicas semelhantes. Assim, se a prova fóssil deu indicação de que existiu há 10 000 anos uma floresta de píceas onde agora se encontra presente uma floresta de carvalhos e cárias, existem todas as razões para pensar que o clima era mais frio há 10 000 anos, uma vez que as espécies de píceas são conhecidas hoje como adaptadas a climas mais frios do que os carvalhos e as cárias.

## Ilustrações

Uma vez que o padrão geral da evolução da comunidade através de todo o percurso do tempo geológico se encontra examinado no Capítulo 9, podem seleccionar-se exemplos com base em estudos de comunidades em períodos geológicos recentes.

O pólen fóssil proporciona excelente material para a reconstituição das comunidades terrestres que foram existindo desde o período Pleistocénico. A Figura 6-10 é um diagrama que mostra como a natureza das comunidades pós-glaciares e os climas podem ser reconstruídos determinando quais as árvores dominantes. À medida que os glaciares se retiraram deixaram com frequência locais côncavos que se converteram em lagos. O pólen das plantas que cresceram à volta do lago chega ao fundo e torna-se fossilizado no lodo do sedimento. Um lago desta natureza poderá encher-se e converter-se num pântano. Caso se obtenha uma amostra com uma sonda vertical do fundo do pântano ou do lago, obtém-se um registo cronológico na base do qual se pode determinar as percentagens dos vários tipos de pólen. Assim, na Figura 6-10, o pólen «mais velho» amostrado é composto principalmente por picea, abeto, lariço, videeiro e pinheiro, indicando um clima frio. Uma alteração para o carvalho, a tsuga e a faia indica a ocorrência de um período húmido quente vários milhares de anos mais tarde, ao passo que o carvalho e a cária sugerem um período seco e quente ainda mais à frente, com um retorno às condições um tanto mais frias e húmidas na parte mais recente do perfil. Finalmente, o «calendário» do pólen reflecte claramente os efeitos da acção recente do homem ao abrir a floresta, como fica provado por um aumento do pólen das plantas herbáceas. De acordo com Davis (1969) os perfis de pólen na Europa mostram até os efeitos da peste negra quando a agricultura entrou em decadência, determinando um decréscimo do pólen de herbáceas nas camadas de sedimento datadas do mesmo tempo em que ocorreu a morte em massa muito generalizada de seres humanos.

A Figura 6-10 também ilustra como a quantificação aperfeiçoada pode alterar as interpretações dos registos fósseis. Quando a abundância de pólen é representada graficamente como uma percentagem da quantidade total na amostra (o método convencional, pelo menos até há pouco), fica-se com a impressão de que a New England estava coberta por uma floresta densa de píceas há 12 000 a 10 000 anos. Não obstante, quando o registo da idade pelo carbono tornou possível determinar a

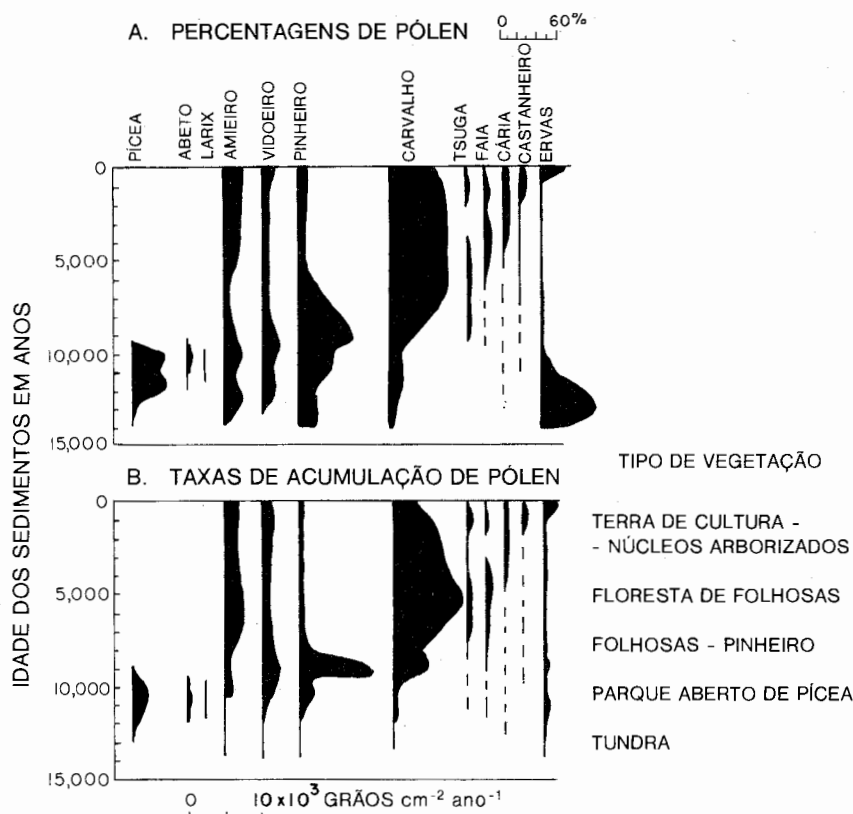


Figura 6-10. Perfis de pólen fósil de camadas datadas representadas em sondas de sedimento de um lago localizado no sul da Nôva Inglaterra. Em *A*, o número de grãos de pólen de cada grupo de espécies está representado como uma percentagem do número total na amostra, enquanto que em *B* está representada a taxa estimada de depósito de pólen para cada grupo de plantas. O perfil da taxa facultava uma melhor indicação da natureza quantitativa da vegetação do pós-pleistocénio do que o perfil da percentagem. (Reproduzido de Davis, 1969.)

*proporção do depósito de pólen em camadas datadas* e as proporções foram representadas graficamente na Figura 6-10*B*, tornou-se evidente que as árvores de todas as espécies eram escassas há 10 000 anos e que a vegetação então existente era na realidade um campo aberto de parque de píceas, provavelmente não muito distinto do que no presente ocorre ao longo da bordadura sul da tundra. Isto constitui um bom exemplo daquilo para que os estatísticos com frequência advertem: cuidado com as análises percentuais; podem ser enganosas!

No oceano, as conchas e os ossos dos animais proporcionam com frequência o melhor registo. Os depósitos de conchas são especialmente bons para análises de diversidade, exactamente como o são as populações actuais, tal como se representa na Figura 6-6*A*. Valentine (1968) apresenta um modelo interessante (Quadro 6-3)

### Quadro 6-3

*Comparação da Densidade em Espécies de Moluscos de Concha Bênticos na Plataforma Marítima Continental, num Gradiente do Equador ao Pólo Norte, Durante Períodos Geológicos Quentes (I) e Frio (II) \**

ZONAS DA LATITUDE	I PÓLOS PERÍODO QUENTE		II PÓLOS PERÍODO FRIO	
	<i>N.º de Espécies</i>	<i>Espécies Acumuladas (a partir do equador)</i>	<i>N.º de Espécies</i>	<i>Espécies Acumuladas (a partir do equador)</i>
6 (polo)	850	1 000	250	2 050
5	875	1 000	400	2 000
4	900	1 000	550	1 825
3	925	1 000	700	1 625
2	950	1 000	850	1 350
1 (equador)	1 000	1 000	1 000	1 000

\* Segundo Valentine, 1968.

que põe em destaque a importância de distinguir entre diversidade «na comunidade» e diversidade «geográfica». Assim, em idades passadas quando não havia gelo nos pólos (Quadro 6-3, coluna I) havia a norte muito mais espécies nos fundos do mar do que hoje (Quadro 6-3, coluna II). Não obstante, no gradiente completo do pólo ao equador há agora duas vezes mais espécies de moluscos bênticos — numa altura em que os pólos estão cobertos de gelo — em virtude do gradiente mais rápido aumentar a especiação.

## Capítulo 7 — PRINCÍPIOS E CONCEITOS RELATIVOS À ORGANIZAÇÃO A NÍVEL DA POPULAÇÃO

---

### 1. PROPRIEDADES DO GRUPO POPULAÇÃO

#### Enunciado

A população, que tem sido bem definida como um conjunto de organismos da mesma espécie (ou outros grupos no seio dos quais os indivíduos podem trocar informação genética) ocupando um dado espaço, tem várias características que, embora melhor expressas como funções estatísticas, fazem parte unicamente do grupo e não são características dos indivíduos que o compõem. Algumas destas propriedades são a densidade, a natalidade (taxa de nascimento), a mortalidade (taxa de morte), a distribuição de idades, o potencial biótico, a dispersão e a forma de crescimento. As populações também possuem características genéticas directamente relacionadas com a sua ecologia, nomeadamente adaptabilidade, capacidade reprodutiva (darwiniana) e persistência (isto é, probabilidade de deixar descendentes durante longos períodos de tempo). Ver Dobzhansky (1968).

#### Explicação

Tal como foi expresso correctamente por Thomas Park (em Allee *et al.*, 1949), uma população tem características ou «atributos biológicos» que compartilha com os organismos componentes, e tem características próprias do grupo ou «atributos de grupo». Entre os primeiros, a população tem um ciclo biológico dado que cresce, se diferencia e se mantém tal como acontece com o organismo. Tem uma organização e uma estrutura definidas que podem ser descritas. Por outro lado, os atributos de

grupo, como a taxa de nascimento, a taxa de morte, a proporção de idades e a capacidade genética, apenas se aplicam à população. Assim, um indivíduo nasce e morre e tem idade, embora não tenha um índice de natalidade, um índice de mortalidade ou uma proporção de idades. Estes últimos atributos só têm sentido ao nível de grupo. Como se indica no Enunciado, os atributos das populações podem ser considerados em duas categorias: (1) aqueles que respeitam a relações numéricas e a estrutura e (2) as três propriedades genéticas gerais. Nas secções seguintes serão considerados os atributos importantes de grupo e apresentados exemplos.

Em populações simples de laboratório observadas sob condições controladas muitos dos atributos mencionados podem ser medidos, e estudados os efeitos que sobre eles exercem os vários factores. Nas populações naturais, contudo, é com frequência difícil ou impossível medir todos os atributos. Algumas destas dificuldades têm sido ultrapassadas à medida que vão sendo melhorados os métodos de estudo das populações. O desenvolvimento de melhores métodos para medir as propriedades das populações dos diferentes organismos importantes é, assim, uma linha muito frutuosa da actual investigação ecológica. Mesmo com um grande aperfeiçoamento nos métodos, é duvidoso que todos os atributos da população possam ser medidos na natureza com igual precisão. Felizmente, não é com frequência necessário medir realmente todos eles para que se obtenha uma imagem suficiente da população. Frequentemente uma característica de dada população pode ser calculada a partir de dados relativos a outra característica. Assim, medições adequadas de uma ou duas propriedades podem ter mais valor do que a medição defeituosa de várias.

## 2. DENSIDADE DA POPULAÇÃO E ÍNDICES DE ABUNDÂNCIA RELATIVA

### Enunciado

A densidade da população é a grandeza desta relativamente a uma unidade de espaço. É geralmente analisada e expressa como o número de indivíduos, ou a biomassa da população, por unidade de área ou volume — por exemplo, 400 árvores por hectare, 5 000 000 diatomáceas por m<sup>3</sup> de água, ou 100 kg de peixe por hectare de superfície de água. Como ficou sugerido no Capítulo 2, podem servir como unidade de biomassa atributos muito diversos, variando desde o peso seco ao DNA ou ao teor em RNA. Por vezes é importante distinguir entre *densidade bruta*, o número (ou biomassa) por unidade do espaço total, e *densidade específica* ou *ecológica* (\*), o número (ou biomassa) por unidade de espaço de habitat (área ou volume disponível que pode ser realmente colonizado pela população). Com frequência é

(\*) Também denominada *densidade económica* por Elton (1933).

mais importante saber se a população se está a alterar (a crescer ou a decrescer) do que conhecer o seu tamanho em qualquer momento. Em tais casos, são úteis os índices de *abundância relativa*; estes podem ser «relativos ao tempo», como, por exemplo, o número de aves observadas por hora, ou podem ser percentagens de vários tipos, tais como a percentagem de parcelas de amostra ocupadas por uma dada espécie de planta.

## Explicação

Ao iniciar o estudo de uma população, a densidade será com frequência o primeiro atributo desta a que se dedica atenção. Poderá dizer-se que a história natural se converte em ecologia assim que se consideram tanto «quantos» como «que tipos». De facto, o efeito que uma população exerce na comunidade e no ecossistema depende não apenas do tipo do organismo envolvido mas também do respectivo número — noutras palavras, da densidade da população. Assim, uma gralha num campo de cereal com 50 hectares terá um efeito pequeno sobre a produção final e não causa preocupações ao agricultor, embora 1000 galhas em 50 hectares seja coisa inteiramente diferente!

A densidade da população é, tal como acontece com alguns dos outros atributos da população, muito variável. Contudo, não é de nenhum modo infinitamente variável; *há limites superiores e inferiores definidos para as dimensões das populações de espécies que são observados na natureza ou que podem existir teoricamente durante qualquer período de tempo*. Assim, uma vasta área de floresta poderá apresentar uma média de 10 aves por hectare e 20 000 artrópodos do solo por m<sup>2</sup>, porém nunca poderá ter um número de 20 000 aves por m<sup>2</sup> ou um número tão pequeno como 10 artrópodos por hectare! Tal como se destacou no Capítulo 3, o limite superior da densidade é determinado pela corrente de energia (produtividade) no ecossistema, o nível trófico a que o organismo pertence e a taxa metabólica do organismo. O limite inferior pode não estar tão bem definido, porém nos ecossistemas em equilíbrio, pelo menos, os mecanismos homeostáticos operam mantendo a densidade dos organismos comuns ou dominantes dentro de limites um tanto definidos.

## Exemplos

Na Figura 7-1 apresenta-se o intervalo da densidade registada para mamíferos comuns. A densidade (expressa como biomassa por hectare) é a da espécie dentro da sua área geográfica normal, no seu habitat preferido (isto é, a densidade ecológica) e sob condições em que o homem ou outras forças «exteriores» não



são excessivamente restritivos. As espécies estão distribuídas no gráfico de acordo com o nível trófico e dentro dos quatro níveis segundo o tamanho do indivíduo. Vê-se que enquanto a densidade dos mamíferos como uma classe pode variar ao longo de aproximadamente cinco ordens de grandeza, o intervalo para uma dada espécie ou nível trófico é muito menor. A influência do nível trófico é, certamente, impressionante, e o efeito do tamanho também está indicado, uma vez que os grandes mamíferos em cada nível tendem a manter uma biomassa maior do que os mamíferos pequenos. O efeito do nível trófico na densidade de peixes numa lagoa encontra-se ilustrado pelos dados do Quadro 7-1A: quanto mais baixo for o nível trófico maior será a densidade. O ponto a salientar é que a primeira ordem de regulação da população é a corrente de energia — factor físico complexo; a segunda ordem de controlo envolve a matéria que constitui o objecto deste capítulo, nomeadamente a interacção das populações umas com as outras.

Quando o tamanho e a taxa metabólica dos indivíduos na população são relativamente uniformes, a densidade expressa em termos de número de indivíduos é, como medida, bastante satisfatória; porém ocorre com frequência a situação ilustrada no Quadro 7-1B. Os méritos relativos dos padrões de números, biomassa e corrente de energia como índices encontram-se discutidos no Capítulo 3 (ver página 125, e especialmente o Quadro 3-14). Será conveniente lembrar o seguinte

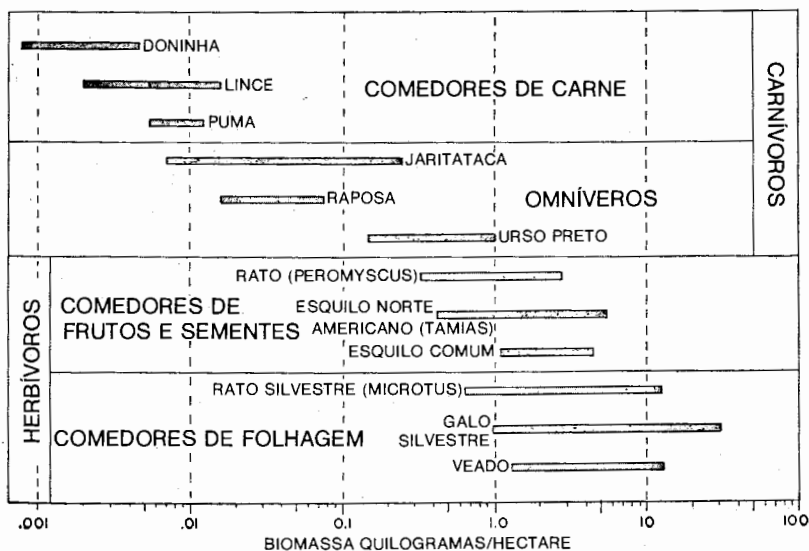


Figura 7-1. O âmbito da densidade da população (como biomassa por hectare) de várias espécies de mamíferos, reportado ao habitat preferido das espécies em áreas onde o homem não é excessivamente restritivo. As espécies estão distribuídas segundo os níveis tróficos e de acordo com a dimensão individual, dentro dos quatro níveis tróficos, para ilustrar os limites impostos pela posição trófica e dimensão do organismo na existência permanente esperada. (Gráfico preparado a partir de dados obtidos por Mohr, 1940, e de resultados de estudos posteriores.)

enunciado desse capítulo: «Os números estimam por excesso a importância dos organismos pequenos, e a biomassa estima por excesso a importância dos organismos grandes», porém os componentes da corrente de energia «proporcionam um índice mais apropriado para comparar toda e qualquer população num dado ecossistema».

Há numerosas medidas e termos especiais largamente utilizados que se aplicam apenas a populações específicas ou a grupos de populações. Os florestais, por exemplo, determinam os «metros cúbicos por hectare» ou outras medidas da parte comercialmente utilizável da árvore. Assim, esta é, como muitas outras, uma medida de densidade de acordo com a definição ampla que se fez do conceito, uma vez que expressa de uma certa maneira a quantidade de «existência ou biomassa permanente» por unidade de área.

Uma das maiores dificuldades em medir e expressar a densidade resulta do facto dos indivíduos nas populações estarem com frequência irregularmente distribuídos no espaço, isto é, apresentarem uma distribuição «agregada». Por tal motivo, deve haver cuidado na escolha da dimensão e do número de parcelas de amostra utilizadas para determinar a densidade. Este problema será discutido mais adiante neste capítulo.

Como ficou indicado no Enunciado no princípio desta secção, a abundância relativa é com frequência uma medida útil quando importa conhecer como a população se está a alterar, ou quando as condições são tais que a densidade absoluta não pode ser determinada. Os termos «abundante», «comum», «raro», e assim por diante, são mais úteis quando estão ligados a algo que se mediu ou avaliou de uma forma que dá sentido à comparação. Algumas formas de investigar a importância ou o predomínio (e o conceito de «valor de importância») das populações das espécies na comunidade foram revistas nas Secções 4 e 5 do capítulo anterior. Como seria de prever, os «índices» de abundância relativa são de uso muito generalizado com populações de animais maiores e de plantas terrestres, onde é imperativo obter sem dispêndio excessivo de tempo e dinheiro uma medida aplicável a grandes áreas. Por exemplo, os administradores federais encarregados de estabelecer os regulamentos de caça para as aves migratórias aquáticas têm de saber se as populações são mais pequenas, maiores ou de igual dimensão do que as do ano anterior, caso queiram adaptar os regulamentos de caça ao melhor interesse tanto das aves como dos caçadores. Para o fazer precisam basear-se em índices de abundância relativa obtidos com base em provas de campo, inventários, levantamentos dos caçadores, inquéritos e censos de nidificação. Os índices percentuais são largamente utilizados no estudo da vegetação, tendo entrado no uso geral termos especialmente definidos; por exemplo, frequência = percentagem de parcelas de amostra nas quais a espécie ocorre, abundância = percentagem de indivíduos numa dada amostra, coberto = percentagem da superfície do solo coberto obtida por projecção vertical das partes aéreas. No Capítulo 14 examinam-se outros índices desta natu-

reza. Deverá haver o cuidado de não confundir índices de abundância relativa com a densidade verdadeira, que é colocada sempre em termos de uma porção definida de espaço.

O contraste entre *densidade bruta* e *densidade ecológica* pode ser ilustrado pelo estudo de Kahl (1964) sobre a cegonha do bosque nos Everglades da Florida. Como a Figura 7-2 ilustra, a densidade de peixes pequenos na área tomada no seu conjunto baixa à medida que os níveis de água baixam durante a estação seca de Inverno, ao passo que a densidade ecológica nos pegos de água em contracção aumenta à medida que os peixes se vão amontoando em superfícies de água cada vez mais pequenas. A cegonha põe os ovos numa altura tal que a cria sai do ovo quando a densidade ecológica de peixe está no auge e é fácil aos adultos apanharem peixe que proporciona o principal alimento para as crias.

### Quadro 7-1

*Densidade em Populações de Peixe Ilustrando o Efeito do Nível Trófico na Densidade da Biomassa (A) e as Relações Entre Números e Biomassa numa População com uma Estrutura de Idades e Volumes em Rápida Alteração (B)*

#### A. POPULAÇÕES MISTAS, BIOMASSA POR UNIDADE DE ÁREA:

Peixe em lagoas artificiais, em Illinois (dados de Thompson e Bennett, 1939). Grupos de peixes dispostos segundo ordem aproximada das relações na cadeia alimentar, com o «peixe grosseiro» a ocupar o nível trófico mais baixo e o «peixe de pesca desportiva» o mais alto.

	PEIXE EM LIBRAS POR ACRE		
	Lagoa N.º 1	Lagoa N.º 2	Lagoa N.º 3
Peixe de pesca desportiva e de prato (achigã, <i>Lepomis macrochirus</i> , etc.)	232	46	9
Peixe gato ( <i>Ictalurus nebulosus</i> e <i>I. punctatus</i> )	0	40	62
Peixe de forragem ( <i>Notropis</i> sp., <i>Dorosoma cepedianum</i> , etc.)	0	236	3
Peixe herbívoro ( <i>Catostomus commersoni</i> , carpa, etc.)	0	87	1 143
Totais	232	409	1 217

#### B. COMPARAÇÃO DA DENSIDADE INDIVIDUAL E DA BIOMASSA QUANDO O TAMANHO DO ORGANISMO SOFRE UMA PRONUNCIADA ALTERAÇÃO COM A IDADE:

O salmão da espécie *Oncorhynchus nerka* num lago da Colúmbia Britânica. O salmão incuba em rios e em Abril entra no lago, onde permanece até à maturidade. Observe-se que entre Maio e Outubro os peixes crescem rapidamente em tamanho, do que resulta a triplicação da biomassa, muito embora o seu número seja fortemente reduzido. De Outubro até ao Abril seguinte ocorre um crescimento muito pequeno, e a morte continuada de peixe reduz a biomassa total. (Dados de Ricker e Forester, 1948).

	Maio	Outubro	Abril
Indivíduos, milhares no lago	4 000	500	250
Biomassa, toneladas métricas no lago	1,0	3,3	2,0

Têm sido ensaiadas muitas técnicas diferentes para a medição da densidade da população, e a metodologia constitui ela própria um importante campo da investigação. Não seria esta a altura de entrar em detalhes quanto a métodos uma vez que estes se examinam melhor no campo e nos manuais que deles tratam. Por outro lado, o indivíduo no campo verificará geralmente que tem primeiro de proceder à revisão da literatura original aplicada à sua situação e que depois tem de desenvolver modificações e aperfeiçoamentos nos métodos existentes para os adaptar ao seu caso específico. Não há substituto para a experiência quando chega a altura de efectuar o inventário de campo! Pode assinalar-se, contudo, que os métodos caem em diversas categorias gerais: (1) Contagem total, algumas vezes possível com organismos grandes ou conspícuos ou com aqueles que se encontram agregados em colónias. Por exemplo, Fisher e Vevers (1944) foram capazes de estimar a dimensão da população mundial do ganso-patola (*Sula bassana*), uma grande ave marinha branca que nidifica num pequeno número de colónias densamente povoadas nas costas do Atlântico Norte da América do Norte e da Europa, em  $165\,600 \pm 9500$  indivíduos. (2) Os métodos de amostragem por parcelas de amostra envolvendo a contagem e a pesagem de organismos em parcelas ou faixas com dimensão e número apropriado para obter uma estimativa da densidade na área amostrada. (3) Métodos

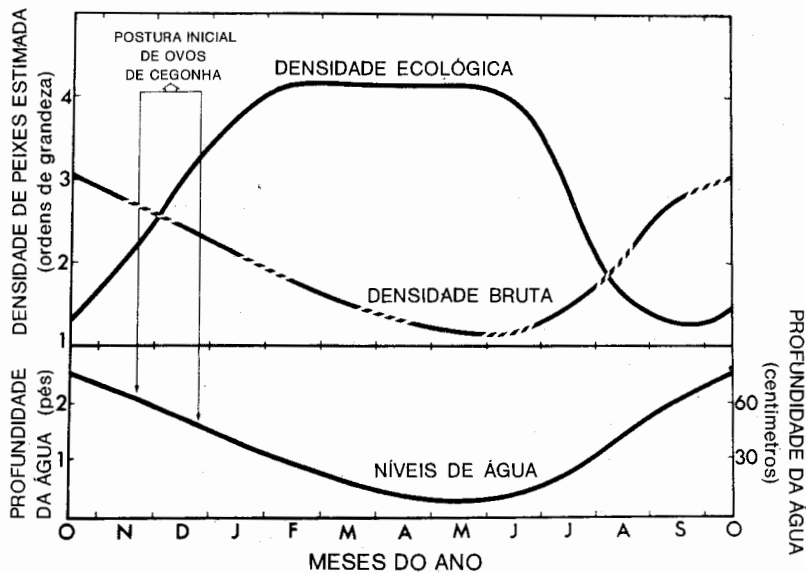


Figura 7-2. Densidade ecológica e bruta do peixe-presa em relação com a criação da cegonha predadora. Quando no sul da Florida os níveis da água descem durante a estação quente, declina a densidade bruta do peixe miúdo (isto é, o número de peixes por quilómetro quadrado da área total declina dado que a dimensão e o número de lagoas diminui), embora a densidade ecológica (isto é, o número por metro quadrado de superfície da água remanescente) aumente com a acumulação do peixe em áreas mais pequenas de água. A nidificação da cegonha está regulada de modo a que a máxima disponibilidade em alimento coincide com a maior procura de alimento pelos filhotes em crescimento. (Segundo Kahl, 1964.)

de marcação e nova captura (para os animais móveis), nos quais uma amostra da população é capturada, marcada e libertada, e a proporção dos indivíduos marcados encontrados numa amostra posterior utilizada para determinar o total das populações. Por exemplo, se 100 indivíduos forem marcados e libertados e caso se verifique que 10 de uma segunda amostra de 100 se encontram marcados, então a população poderá ser avaliada como se segue:  $100/P=10/100$ , ou  $P=1000$ . Uma variante designada por método do «calendário» envolve registar um indivíduo presente entre a primeira e a última capturas quer esteja realmente ou não registado no período de tempo intermédio. Os métodos de marcação e nova captura são mais seguros quando o tempo de renovação é baixo; o método não resulta bem quando a densidade está sujeita a uma rápida alteração. (4) Amostragem de supressão, na qual o número de organismos removidos de uma área em amostras sucessivas é marcado no eixo das ordenadas de um gráfico e o número previamente removido registado no eixo das abcissas. Se a probabilidade de captura permanece razoavelmente constante, os pontos distribuir-se-ão segundo uma linha recta que pode prolongar-se até ao ponto zero (eixo dos  $x$ ), o que indicaria teoricamente uma remoção de 100 por cento na área considerada (ver Zippin, 1958; Menhinick, 1963). (5) Métodos sem parcelas (aplicáveis a organismos fixos tais como as árvores). Por exemplo, o métodos dos quadrantes — a partir de uma série de pontos casuais mede-se a distância ao indivíduo mais próximo em cada um dos quatro quadrantes. A densidade por unidade de área pode ser estimada a partir da distância média (ver Phillips, 1959).

### 3. CONCEITOS BÁSICOS RELATIVOS ÀS TAXAS

#### Enunciado

Uma vez que a população é uma entidade em mudança, está-se interessado não apenas na sua dimensão e composição em qualquer momento mas também na forma como está a alterar-se. Um certo número de características importantes da população dizem respeito aos ritmos. O ritmo pode medir-se dividindo a alteração pelo período de tempo em que ela ocorre; esta fracção designada por taxa ou índice indicará a rapidez com que uma dada entidade se altera com o tempo. Assim, o número de quilómetros que um carro percorre por hora é a taxa de velocidade, e o número de nascimentos por ano é a taxa de natalidade. O vocábulo «por» significa «dividido pelo». Por exemplo, a taxa de crescimento de uma população é o número de organismos a ela adicionado com o decorrer do tempo e é obtido dividindo o acréscimo da população pelo período de tempo transcorrido. Ao tratar das taxas médias da alteração da população, a notação é  $\Delta N/\Delta t$ , onde  $N$  = tamanho

da população (ou outra medida de importância) e  $t$  = tempo. Para taxas instantâneas a notação é  $dN/dt$ .

### Explicação

Caso o tempo seja registado no eixo horizontal (das abcissas) e o número de organismos no vertical (das ordenadas) de um gráfico, obtém-se a curva de crescimento da população. Na Figura 7-3, estão ilustradas as curvas de crescimento para colónias de dois tipos de abelhas criadas no mesmo apiário. Também se marcou versus o tempo o ritmo aproximado de crescimento durante intervalos semanais. Note-se que o ritmo de crescimento aumenta ou diminui conforme aumenta ou diminui a inclinação da curva de crescimento. O índice ou taxa de crescimento da população  $B$  é consideravelmente menor do que o da população  $A$  durante as primeiras oito semanas pouco mais ou menos, embora eventualmente a população  $B$  cresça tão rapidamente como a  $A$ . As curvas de crescimento da população não só facultam uma forma de resumir os fenómenos ao longo do tempo, como o tipo da curva pode também proporcionar indícios sobre os processos básicos que controlam as alterações da população. Certos tipos de processos originam tipos característicos de curvas das populações. Como se verá na Secção 8, as curvas de crescimento em forma de  $S$  e as curvas de ritmos de crescimento com oscilações em torno de um nível máximo são com frequência características de populações que se encontram em fase pioneira.

Por conveniência, é uso abreviar um tanto «a alteração em» escrevendo o símbolo  $\Delta$  (delta) em frente da letra que representa aquilo que se está a alterar. Assim, se  $N$  representar o número de organismos e  $t$  o tempo, então:

$\Delta N$  = alteração no número de organismos.

$\frac{\Delta N}{\Delta t}$  ou  $\Delta N/\Delta t$  = a taxa média da alteração no número de organismos com o (dividido pelo, ou relativo ao) tempo, isto é, o índice ou taxa de crescimento.

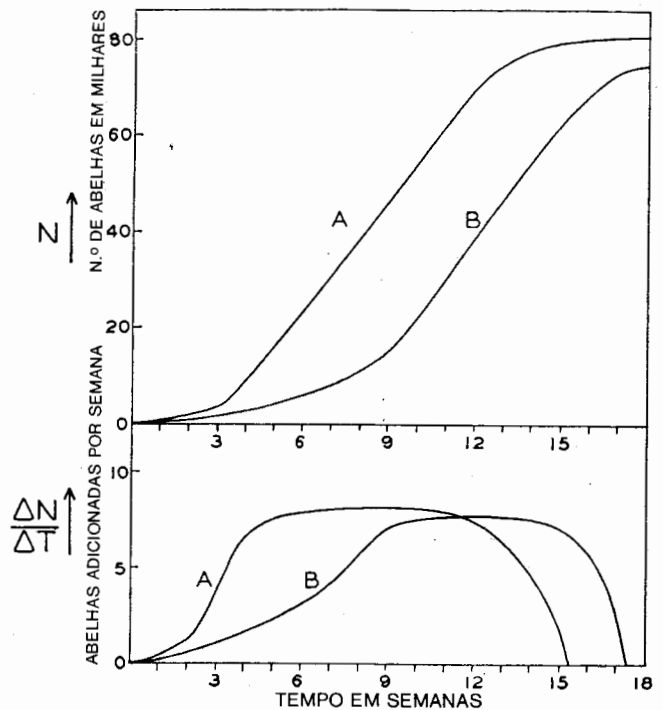
$\frac{\Delta N}{N\Delta t}$  ou  $\Delta N/(N\Delta t)$  = a taxa média da alteração no número de organismos com o tempo e por organismo (a taxa ou o índice de crescimento dividido pelo número de organismos inicialmente presente ou, alternativamente, pelo número médio de organismos existentes durante o período de tempo). Isto designa-se com frequência por taxa ou índice específico de crescimento e é útil quando se comparam populações de diferentes dimensões. Caso se multiplique por 100 [isto é,  $100 \times \Delta N/(N\Delta t)$ ], converte-se em taxa ou índice percentual de crescimento.

Muitas vezes está-se interessado não apenas na taxa média ao longo de um período de tempo mas também na taxa teórica instantânea em momentos determinados; por outras palavras, na taxa de alteração quando  $\Delta t$  se aproxima de zero. Em linguagem de cálculo, um ramo da matemática que respeita (em parte) ao estudo das taxas, a letra  $d$  (para a derivada) substitui o  $\Delta$  quando estão a ser consideradas as taxas instantâneas. Neste caso as notações anteriores convertem-se em:

$dN/dt$  = taxa ou índice de alteração no número de organismos com o tempo num instante particular.

$dN/(Ndt)$  = taxa ou índice de alteração no número de organismos com o tempo por indivíduo num instante particular.

Figura 7-3. Curva de crescimento da população (em cima) e curva da taxa de crescimento (em baixo) para duas colónias de abelhas no mesmo apiário. A - abelhas italianas; B - abelhas de Chipre. (Reproduzido de Bodenheimer, 1937.)



Em termos de curva de crescimento a inclinação (a linha recta tangente) em qualquer ponto é o índice ou taxa de crescimento. Assim, no caso da população A constante da Figura 7-3, o índice ou taxa de crescimento atingiu o máximo entre as 4 e as 11 semanas e o valor zero depois de 16 semanas. A notação  $\Delta N/\Delta t$  serve para ilustrar o modelo no caso dos objectivos correntes de medição, embora seja ne-

cessário substituí-la pela notação  $dN/dt$  em muitos tipos de manipulação matemática real dos modelos.

### Exemplo

Suponha-se que uma população de 50 protozoários num charco está a aumentar por divisão. Suponha-se que a população de 50 aumentou para 150 transcorrida uma hora. Então

$$N \text{ (o número inicial)} = 50$$

$$\Delta N \text{ (alteração no número)} = 100$$

$$\Delta N/\Delta t \text{ (taxa média da alteração com o tempo)} = 100 \text{ por hora}$$

$$\Delta N/(N\Delta t) \text{ (taxa média da alteração com o tempo por indivíduo)} = 2 \text{ por hora}$$

por indivíduo (um acréscimo de 200% por hora)

A taxa instantânea,  $dN/dt$ , não pode ser medida directamente, nem  $dN/(Ndt)$  pode ser calculada directamente a partir de contagens realizadas na população. Seria preciso conhecer o tipo da curva do crescimento exibido pela população e depois disso calcular a taxa instantânea a partir das equações, tal como será explicado na Secção 7. Não se pode fixar um «velocímetro» à população e determinar a sua taxa de velocidade instantânea como se pode fazer com um carro. Pode, certamente, obter-se uma aproximação realizando o censo da população a intervalos de tempo muito curtos. Seria natural que se descobrisse que o ritmo de crescimento varia de tempos a tempos, uma coisa sobre a qual o valor médio não dá nenhuma indicação. No exemplo anterior, a taxa específica de crescimento é apresentada em termos da população original no princípio da medição (isto é, 50 protozoários). Por outras palavras os 50 protozoários deram origem de uma maneira ou de outra a 2 protozoários adicionais por cada um dos 50 originais. Há várias vias segundo as quais isto poderia ter acontecido; alguns indivíduos poderiam ter-se dividido duas vezes, alguns nenhuma, e alguns outros poderiam ter desaparecido da população. Os censos realizados antes e depois não informam sobre o que aconteceu. A taxa específica de crescimento poderá também ser expressa em termos da população média durante o período de tempo. Ao avaliar a taxa percentual do crescimento anual para as populações humanas é usual utilizar como base a estimativa da densidade obtida a meio do ano. Assim, uma taxa de 1 por cento por ano significa que foi adicionada uma nova pessoa à população por cada 100 pessoas presentes a meio do ano. Exprimindo a taxa em termos do número presente é possível comparar taxas de crescimento de populações com dimensões muito diferentes, como, por exemplo, a população de um país pequeno com a de um grande.



#### 4. NATALIDADE

##### Enunciado

A natalidade é a capacidade de crescer inerente a uma população. O índice ou taxa de natalidade é equivalente ao «índice ou taxa de nascimento» na terminologia do estudo da população humana (demografia); de facto, é simplesmente um termo mais amplo que cobre a produção de novos indivíduos de qualquer organismo quer esses novos indivíduos «nasçam», «eclodam», «germinem», «se produzam por divisão», ou como quer que seja. A *natalidade máxima* (por vezes designada por absoluta ou fisiológica) é a produção de novos indivíduos teoricamente máxima sob condições ideais (isto é, na ausência de factores ecológicos limitantes, sendo a reprodução apenas limitada por factores fisiológicos); é uma constante para uma dada população. A *natalidade ecológica* ou *realizada* (ou simplesmente «natalidade» sem qualquer adjectivo qualificativo) refere-se ao acréscimo da população face a uma dada condição ambiental real ou específica. Não é uma constante para uma dada população podendo sim variar com o tamanho e a composição da população e com as condições físicas do ambiente. A natalidade é geralmente expressa como uma taxa (ou índice) obtida por divisão do número de novos indivíduos produzidos pelo tempo ( $\Delta N_n/\Delta t$ , a taxa absoluta de natalidade) ou como o número de novos indivíduos por unidade de tempo e por unidade de população [ $\Delta N_n/(N\Delta t)$ , a taxa específica de natalidade].

##### Explicação

A natalidade pode ser medida e expressa de várias formas. Seguindo a notação da secção anterior tem-se:

$\Delta N_n$  = produção de novos indivíduos na população.

$\frac{\Delta N_n}{\Delta t}$  = B ou índice ou taxa de natalidade.

$\frac{\Delta N_n}{N\Delta t}$  = b ou índice ou taxa de natalidade por unidade de população.

$N$  pode representar o total da população ou apenas a parte reprodutiva desta. Com os organismos superiores, por exemplo, é costume exprimir o índice de natalidade por fêmea. A taxa específica de natalidade,  $b$ , pode ser definida, para diferentes grupos de idade na população, através de *taxas específicas de natalidade por idade*. Por exemplo, Lord (1961), no seu estudo de uma população de coelhos silvestres,

verificou que as fêmeas com um e dois anos de idade produziam em média quatro crias por ano e por fêmea, ao passo que este índice por idade era de apenas 1,5 para fêmea com menos de um ano de idade. Considerando todos os «tipos» diferentes de taxas de nascimento é natural que facilmente resulte daí confusão a menos que o conceito utilizado seja claramente definido, de preferência utilizando notações matemáticas normalizadas como as anteriores. O conceito utilizado dependerá dos dados disponíveis e do tipo de comparações ou de previsões que se pretenda fazer.

Embora as mesmas notações possam ser utilizadas relativamente à taxa de natalidade e à taxa de crescimento da população, as duas não são iguais uma vez que  $\Delta N$  representa quantidades um tanto diferentes nos dois casos. No que respeita à natalidade,  $\Delta N_n$  representa os *novos indivíduos* adicionados à população. *A taxa de natalidade é zero ou positiva, nunca negativa.* No que se refere à taxa de crescimento,  $\Delta N$  representa o *acréscimo ou o decréscimo líquido* na população o qual é o resultado não apenas da natalidade mas igualmente da mortalidade, emigração, imigração, etc. A taxa de crescimento pode ser tanto negativa como nula ou positiva, uma vez que a população tanto pode estar a decrescer como permanecer inalterada ou estar a crescer. A taxa de crescimento da população voltará a ser considerada nas Secções 7 e 8.

A natalidade máxima, tal como ficou indicado no enunciado anterior, é o limite superior teórico que a população, ou a parte reprodutiva da população, será capaz de produzir sob condições ideais. Como se poderá pensar, é difícil de determinar embora tenha interesse por duas razões. (1) Proporciona uma medida com que comparar a natalidade realizada. Assim, a informação de que a natalidade de uma população de ratos foi de seis jovens por fêmea e ano terá mais significado caso se conheça até que ponto poderia ter sido mais elevada se as condições fossem menos limitantes. (2) Sendo uma constante, a natalidade máxima é útil no estabelecimento de equações para determinar ou prever o ritmo de crescimento numa dada população, como haverá ocasião de se ver em secções subsequentes. Para efeitos práticos, a natalidade máxima pode averiguar-se aproximadamente mediante métodos experimentais. Por exemplo, a média de produção seminal mais elevada alcançada numa série de experiências com luzerna, nas quais se combinaram as melhores condições conhecidas de humidade, temperatura e fertilizante, poderá ser tomada como natalidade máxima para essa população particular. Outro método para estabelecer uma base consiste em observar o índice de reprodução de uma população quando esta é colocada num ambiente favorável, ou quando os principais factores limitantes não actuam temporariamente. Por exemplo, se um pequeno grupo de paramécias é colocado numa nova série de meios favoráveis, a taxa máxima de reprodução alcançada constituirá uma boa medida da taxa máxima de natalidade. Este método pode com frequência ser utilizado no campo, caso o ecologista esteja atento, uma vez que há na natureza circunstâncias fortuitas durante as quais os factores limitantes se

encontram temporariamente abrandados. Como será salientado mais adiante, muitas populações naturais apresentam regularmente a natalidade máxima durante breves períodos estacionais ou outros. Os resultados da reprodução durante tais períodos favoráveis poderão constituir uma aproximação prática da natalidade máxima. *Uma vez que o valor do conceito de natalidade máxima reside no seu uso como uma constante com a qual se podem comparar natalidades observadas variáveis, qualquer avaliação razoável poderá ser utilizada desde que sejam definidas as condições sob as quais foi feita.*

Deverá repetir-se que a natalidade, e os outros conceitos discutidos nesta secção, se referem à população e não a indivíduos isolados. A capacidade de reprodução média deverá ser tomada como uma medida de natalidade, e não como a capacidade do indivíduo mais ou menos produtivo. É bem conhecido que numa dada população indivíduos ocasionais apresentarão taxas de reprodução anormais, embora os resultados obtidos por tais indivíduos não devam constituir uma medida satisfatória das possibilidades máximas da população tomada no seu conjunto. Além do mais, nalgumas populações a taxa de reprodução mais elevada ocorre quando a densidade da população é baixa, embora noutras — alguns dos vertebrados superiores com padrões reprodutivos complicados, por exemplo — a taxa mais elevada possa ocorrer quando a população tem tamanho médio ou até relativamente grande (efeito de Allee, ver Secção 14 e Figura 7-26). Assim, a melhor estimativa da natalidade máxima deverá ser feita não só quando os factores físicos não são limitantes mas também quando o tamanho da população é óptimo. Nalgumas das secções que se seguem imediatamente é necessário facultar mais informações sobre este problema de uma população actuar como um factor limitante sobre ela própria.

## Exemplos

No Quadro 7-2 tratam-se dois exemplos, um com dados de campo e outro com dados de laboratório, para ilustrar os conceitos de natalidade realizada máxima e de taxas absoluta e específica de natalidade. A natalidade máxima está baseada em condições um tanto arbitrárias, como deve acontecer sempre, embora estas condições se encontrem claramente definidas no quadro. As natalidades ecológicas são medições reais. A partir destes exemplos observa-se que o insecto aqui considerado tem uma natalidade enormemente maior do que o vertebrado, embora o último realize uma maior percentagem do seu potencial sob as condições consideradas. Isto explica a razão pela qual o insecto dos cereais se pode converter tão facilmente numa praga, ao passo que é improvável que o pássaro (*Sialia sialis*) alcance níveis de sobrepopulação; quando a temperatura e outras condições são favoráveis no cereal armazenado, o insecto «realiza» uma grande parte da sua natalidade potencial, produzindo assim uma explosão na população. Para efeitos de comparação

é mais satisfatório utilizar as taxas específicas (isto é, tantos ovos ou jovens por fêmea e por unidade de tempo). No caso da ave, o número exacto de fêmeas na população não se conhecia e assim os cálculos das taxas apresentadas no Ponto III do Quadro 7-2 são aproximações. Também será de destacar que as aves fêmeas podem realmente pôr mais de 15 ovos por estação, se uma ou várias das posturas forem destruídas. Sob condições ideais, porém, não se perderão ovos e três posturas de cinco ovos cada constituirão teoricamente tudo aquilo que uma fêmea poderá fisiologicamente realizar durante uma estação. Os dados relativos à ave também demonstram uma variação estacional na natalidade que desperta a atenção; as posturas tardias apresentam poucos ovos e são inférteis mais ovos, não criando, ou perdem-se por outros motivos. A variação estacional na natalidade é um fenómeno por assim dizer universal, tal como a variação devida a diferenças ocorridas na população quanto a distribuição de idades e de sexos.

Um dos problemas que ocorre na comparação da natalidade de populações de espécies diferentes reside na dificuldade de medir a natalidade em fases comparáveis dos respectivos ciclos biológicos; isto aplica-se especialmente a organismos como os insectos e as aves que têm ciclos biológicos complicados. Assim, num caso pode conhecer-se o número de ovos enquanto num outro caso apenas pode ser determinado o número de larvas ou crias independentes. Ao comparar uma espécie ou uma população com outra, é, portanto, importante estar-se seguro de que existe uma base comparável.

## 5. MORTALIDADE (\*)

### Enunciado

A mortalidade refere-se à morte dos indivíduos numa população. É mais ou menos a antítese da natalidade com os mesmos subconceitos paralelos. O índice ou taxa de mortalidade é equivalente ao «índice ou taxa de morte» na demografia humana. Tal como a natalidade, a mortalidade pode ser expressa como o número dos indivíduos que morrem num dado período (mortes por unidade de tempo), ou como um índice específico em termos de unidade da população total ou de qualquer parte dela. A *mortalidade realizada* ou *ecológica* — a perda de indivíduos sob um dado conjunto de condições ambientais — não é, à semelhança da natalidade ecológica, uma constante, variando com a população e as condições ambientais. Há uma *morta-*

---

(\*) O autor deve um agradecimento ao Dr. W. T. Edmondson da Universidade de Washington por ter sugerido, com base na sua longa experiência no ensino dos fundamentos de ecologia, a inclusão de matérias nesta secção e secções subsequentes.

idade mínima, teórica, uma constante para uma dada população, que representa a perda sob condições ideais ou condições não limitantes. Há, mesmo sob as melhores condições, indivíduos que morrerão de «velhice» determinada pela *longevidade fisiológica*.

## Quadro 7-2

*Comparação das Natalidades Máxima e Realizada de Duas Espécies.  
As Natalidades Estão Expressas como Taxa de Natalidade por Tempo (B)  
e Taxa de Natalidade por Tempo e por Fêmea (b)*

I. População natural de aves da espécie *Sialia sialis* num parque de cidade, Nashville, Tenn., 1938 (de Laskey, 1939):

	NATALIDADE MÁX.		TAXA DE NATALIDADE ECOLÓGICA OU REALIZADA			
	<i>Total de Ovos</i>		<i>Ovos Produzidos</i>		<i>Crias Formadas</i>	
	<i>Postos</i>		<i>N.º</i>	<i>Em % do Máx.</i>	<i>N.º</i>	<i>Em % do Máx.</i>
1.ª postura	170*		170	100	123	72
2.ª postura	175*		163	93	90	51
3.ª postura	165*		122	74	52	32
Total para o ano	510*		455	89	265	52

II. População de laboratório de insectos da farinha da espécie *Tribolium confusum*, 18 casais durante 60 dias (aprox. uma geração) (de Park, 1934):

	NATALIDADE MÁX.		TAXA DE NATALIDADE ECOLÓGICA OU REALIZADA			
	<i>Total de Ovos</i>		<i>Ovos Produzidos</i>		<i>Larvas Produzidas</i>	
	<i>Postos</i>		<i>N.º</i>	<i>Em % do Máx.</i>	<i>N.º</i>	<i>Em % do Máx.</i>
Farinha fresca	11988 †		2617	22	773	6
Farinha velha ou «condicionada» ††	11988 †		839	7	205	2

III. Natalidade das populações das aves e dos insectos expressa como taxas específicas ( $\Delta N_n/N\Delta t$ ):

AVE:

TAXA ESPECÍFICA DE NATALIDADE MÁXIMA	NATALIDADE ESPECÍFICA REALIZADA POR FÊMEA	
<i>Ovos por Fêmea e por Ano</i>	<i>Ovos</i>	<i>Crias Formadas</i>
15	13,4	7,8

INSECTO:

TAXA DE NATALIDADE MÁXIMA	NATALIDADE REALIZADA POR FÊMEA	
<i>Ovos por Fêmea e por Dia</i>	<i>Ovos</i>	<i>Larvas</i>
Farinha fresca	11,1	2,40
Farinha velha	11,1	0,73

\* Calculado multiplicando por 5 o número de ninhos examinados; cinco ovos por ninho é o número médio que a população é capaz de produzir na parte mais favorável da estação.

† Determinado segundo a taxa média de 11,1 ovos por fêmea e por dia, o que representa a média de duas culturas de 60 dias sob condições óptimas (ver Table 4, em Park, Ginsburg e Horwitz, 1945).

†† Farinha em que viveu previamente uma cultura; contém produtos metabólicos ou «resíduos». Esta situação poderia ser semelhante àquela em que na natureza os organismos não usufruem continuamente do benefício de ambiente ainda «não utilizado».

*lógica* que, certamente, é com frequência bastante maior do que a *longevidade ecológica* média. Com frequência o *índice* ou *taxa de sobrevivência* tem maior interesse do que o índice ou taxa de morte. Se este último for expresso como uma fração,  $M$ , o índice ou taxa de sobrevivência será  $1-M$ .

## Explicação e Exemplos

A natalidade e a mortalidade são características complexas da população que podem ser expressas sob várias formas. Para evitar confusões, portanto, o termo geral «mortalidade» carece de ser qualificado e de ser, sempre que possível, expresso por símbolos matemáticos definidos, tal como se indicou nas secções anteriores. Geralmente, a *mortalidade específica* é expressa como uma percentagem da população inicial que morreu durante um dado período de tempo (\*). Uma vez que se está com frequência mais interessado nos organismos que sobrevivem do que naqueles que o não fazem, é muitas vezes mais útil exprimir a mortalidade em termos da taxa de sobrevivência recíproca. Tal como a natalidade, também a taxa da mortalidade mínima (teoricamente constante) e a taxa da mortalidade real ou ecológica (variável) têm interesse, a primeira para servir como uma base ou «padrão de medida» para comparações. Uma vez que mesmo sob condições ideais os indivíduos de qualquer população morrem de «idade avançada», há uma mortalidade mínima que ocorrerá sob as melhores condições possíveis que possam ser visualizadas, e isto será determinado pela longevidade fisiológica média dos indivíduos. Na maior parte das populações no seu estado natural a longevidade média é muito inferior à fisiologicamente inerente ao ciclo de vida, e, portanto, os índices reais de mortalidade são muito maiores do que o mínimo. Contudo, nalgumas populações, ou por períodos curtos de tempo noutras, a mortalidade pode, para todos os efeitos práticos, alcançar o mínimo e facultar assim uma oportunidade para medição prática sob condições naturais.

Uma vez que a mortalidade varia grandemente com a idade, como acontece com a natalidade, especialmente nos organismos maiores, têm um grande interesse as mortalidades específicas em tantas idades ou fases do ciclo biológico quantas possível, uma vez que permitem determinar as forças que se encontram na base da mortalidade bruta, envolvendo toda a população. Um quadro completo de mortalidade numa população é proporcionado de uma forma sistemática pelo *quadro de vida*, um dispositivo estatístico desenvolvido pelos estudiosos das populações humanas. Raymond Pearl foi o primeiro a introduzir o quadro de vida na biologia geral aplicando-o

---

(\*) Tal como acontece com as outras taxas que têm vindo a ser discutidas, a taxa de mortalidade pode ser expressa como uma percentagem da média da população em vez da população inicial; isto terá interesse em situações em que a densidade varia grandemente durante o período da medição.

a dados obtidos de estudos laboratoriais com a mosca do vinagre *Drosophila* (Pearl e Parker, 1921). Deevey (1947 e 1950) reuniu dados para a construção de quadros de vida para um certo número de populações naturais, de rotíferos a ovelhas de montanha. Desde os trabalhos de Deevey, têm sido publicados numerosos quadros de vida para uma variedade de populações naturais e experimentais. Num laboratório pode-se começar com um grupo de, por exemplo, 1000 indivíduos novos e seguir a esteira do número de sobreviventes a intervalos de tempo até ao fim dessa geração. No campo é também muitas vezes possível determinar a intervalos regulares os indivíduos sobreviventes de uma população inicial marcada. Também podem ser construídas para as populações naturais quadros de vida aproximados caso se conheça a idade no momento da morte, ou caso possa ser determinada a intervalos a estrutura de idades (isto é, a proporção das diferentes idades).

A título de exemplo, considere-se a ovelha de montanha de Dall (Quadro 7-3). A idade destas ovelhas pode ser determinada pelos chifres. Quando uma ovelha é morta por um lobo ou morre por qualquer outra razão, os seus chifres permanecem preservados durante um longo período de tempo. Adolph Murie dedicou vários anos a um estudo intensivo de campo sobre a relação entre lobos e esta ovelha de montanha no Mt. McKinley National Park, Alasca. Durante esse período recolheu uma grande quantidade de chifres, proporcionando assim dados admiráveis sobre a idade em que a ovelha morreu num ambiente sujeito a todas as contingências naturais, incluindo a predação pelo lobo (embora não incluindo a predação pelo homem, uma vez que a ovelha não era caçada no McKinley National Park). Como o Quadro 7-3 mostra, o quadro de vida consiste de várias colunas, encabeçadas por notações normalizadas, facultando: ( $l_x$ ), o número de indivíduos de uma população determinada (1000 ou qualquer outro número conveniente) que sobrevive depois de intervalos regulares de tempo (dia, mês, ano, etc. — ver coluna  $x$ ); ( $d_x$ ), o número de mortes durante intervalos sucessivos de tempo; ( $q_x$ ), a taxa de mortalidade ou morte durante intervalos sucessivos (em termos da população inicial no princípio do período); e ( $e_x$ ), a esperança de vida no fim de cada intervalo. Como resulta do Quadro 7-3, a idade média é superior a sete anos, e se uma ovelha consegue sobreviver ao primeiro ano ou à volta disso, as probabilidades que tem de sobreviver até uma idade relativamente avançada são boas, não obstante a abundância de lobos e outras vicissitudes do ambiente.

As curvas construídas a partir dos dados dos quadros de vida podem ser muito instrutivas. Quando os dados da coluna  $l_x$  são representados em intervalos de tempo no eixo horizontal de coordenadas e o número de sobreviventes no eixo vertical de coordenadas, a curva resultante designa-se por *curva de sobrevivência*. Caso se utilize um gráfico semilogarítmico com o intervalo de tempo no eixo horizontal, expresso como uma percentagem da duração média de vida (ver coluna  $x'$ , Quadro 7-3) ou como uma percentagem da extensão de vida total, podem ser com-

paradas espécies com ciclos de vida muito diferentes. Além do mais, a linha recta num gráfico semilogarítmico indica uma taxa específica de sobrevivência constante.

As curvas de sobrevivência são de três tipos gerais, como se ilustra na Figura 7-4. Uma curva altamente convexa (A na Figura 7-4) é característica de espécies como a ovelha de Dall, nas quais a taxa da mortalidade da população permanece baixa até próximo do fim do ciclo de vida. (Sugere-se representar num gráfico em papel semilogarítmico a coluna  $l_x$ , Quadro 7-3, e comparar a forma da curva com os modelos constantes da Figura 7-4). Muitas espécies de animais grandes, e naturalmente o homem, exibem este tipo de curva de sobrevivência. No outro extremo uma curva altamente côncava (C na Figura 7-4) ocorre quando a mortalidade é alta durante a fase jovem. As ostras e outros moluscos e os carvalhos podem servir de bons exemplos; a mortalidade é extremamente alta durante as fases larvar de natação livre ou de germinação das gândes, embora uma vez que o individuo esteja bem estabelecido num substrato favorável a esperança de vida aumente consideravelmente! São intermédios os padrões em que a sobrevivência específica da idade se aproxima de uma constante, pelo que as curvas tendem para a linha recta diagonal num gráfico semilogarítmico (B na Figura 7-4). Um tipo de curva de sobrevivência em «degrau de escada» pode esperar-se se a sobrevivência difere grandemente em etapas sucessivas do ciclo biológico, como ocorre com frequência no caso de insectos holometabólicos (isto é, insectos com metamorfoses completas como sejam as borboletas). No modelo apresentado (B-1 na Figura 7-4), os segmentos rápidos representam fases de ovo, pré-pupa e de adulto de vida curta, ao passo que os segmentos mais planos representam os estados larvar e de pupa sujeitos a menor mortalidade (ver Itô, 1959). Provavelmente nenhuma população no mundo real tem uma taxa de sobrevivência específica da idade constante ao longo de todo o ciclo de vida (B-2, Figura 7-4), embora uma curva ligeiramente côncava ou sigmóide (B-3, Figura 7-4) seja característica de muitas aves, ratos e coelhos. Nestes casos, a taxa de mortalidade é alta na juventude embora mais baixa e mais aproximadamente constante na idade adulta (um ano ou mais).

Itô (1959) salientou que a forma da curva de sobrevivência se encontra relacionada com o grau de cuidado dos pais ou de outra protecção facultada na juventude. Assim, as curvas de sobrevivência para as abelhas ou os tordos americanos (*Turdus migratorius*), que protegem as crias, são muito menos côncavas do que as dos gafanhotos ou das sardinhas, que as não protegem. As últimas espécies compensam, claro está, produzindo muito mais ovos.

A forma da curva de sobrevivência pode variar com a densidade da população, como a Figura 7-5 ilustra. Foram utilizados dados sobre a estrutura de idades por Taber e Dasmann (1957) para a construção de curvas relativas a duas populações de veados vivendo na região do chaparral da Califórnia (ver Capítulo 14, página 630, para efeitos de uma descrição deste tipo de habitat). Como pode ver-se na figura,



### Quadro 7-3

*Quadro de Vida para a Ovelha de Dall Mountain (Ovis d. dalli) \*. Baseado na Idade Conhecida de 608 Ovelhas Quando das Respectivas Mortes Antes de 1937 (ambos os sexos). † Duração Média de Vida, 7,09 Anos*

IDADE (ANOS)	IDADE EM DESVIO PERCENTUAL PARA A IDADE MÉDIA DE VIDA	NÚMERO DOS QUE MORREM DE CADA 1000 NASCIMENTOS NO INTERVALO DE IDADE	NÚMERO DE SOBREVIVENTES, DE CADA 1000 NASCIMENTOS, NO INÍCIO DO INTERVALO DE IDADE	TAXA DE MORTALIDADE POR MILHAR DE INDIVÍDUOS VIVOS NO PRINCÍPIO DO INTERVALO DE IDADE	ESPERANÇA DE VIDA, OU TEMPO MÉDIO DE VIDA RESTANTE PARA OS QUE ALCANÇAM O INTERVALO DE IDADE (ANOS)
$x$	$x'$	$d_x$	$l_x$	$1000 q_x$	$l_x$
0- 0,5	- 100	54	1 000	54,0	7,06
0,5- 1	- 93,0	145	946	153,0	-
1- 2	- 85,9	12	801	15,0	7,7
2- 3	- 71,8	13	789	16,5	6,8
3- 4	- 57,7	12	776	15,5	5,9
4- 5	- 43,5	30	764	39,3	5,0
5- 6	- 29,5	46	734	62,6	4,2
6- 7	- 15,4	48	688	69,9	3,4
7- 8	- 1,1	69	640	108,0	2,6
8- 9	+ 13,0	132	571	231,0	1,9
9- 10	+ 27,0	187	439	426,0	1,3
10- 11	+ 41,0	156	252	619,0	0,9
11- 12	+ 55,0	90	96	937,0	0,6
12- 13	+ 69,0	3	6	500,0	1,2
13- 14	+ 84,0	3	3	1 000	0,7

\* De Deevey (1947); dados de Murie (1944).

† Um pequeno número de crâneos sem cornos, embora por sua osteologia considerados pertencentes a ovelhas de nove ou mais anos, foram repartidos proporcionalmente pelas classes de idade mais elevadas.

a curva de sobrevivência da população mais densa é muito côncava. Por outras palavras, o veado que vive em área ordenada, onde o abastecimento de alimentos aumentou mediante recurso ao fogo controlado, tem uma expectativa de vida mais curta do que o veado da área não ordenada, presumivelmente em virtude do aumento da pressão venatória, da competição intra-específica, e assim por diante. Do ponto de vista do caçador, a área ordenada é mais favorável, embora do ponto de vista do veado individual, a área menos populosa ofereça uma melhor oportunidade de uma vida longa. A história regista um número de casos paralelos a esta situação nas populações humanas onde a elevada densidade não é sempre favorável ao indivíduo. Muitos ecologistas crêem que a presente explosão da população humana não é tanto uma ameaça para a sobrevivência do homem como o é para a qualidade de vida do indivíduo, muito embora o homem civilizado tenha aumentado grandemente a sua longevidade «ecológica» em resultado dos modernos conhecimentos

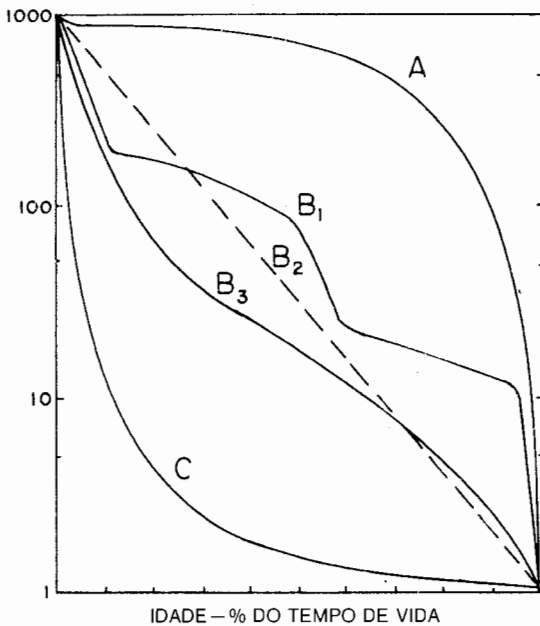


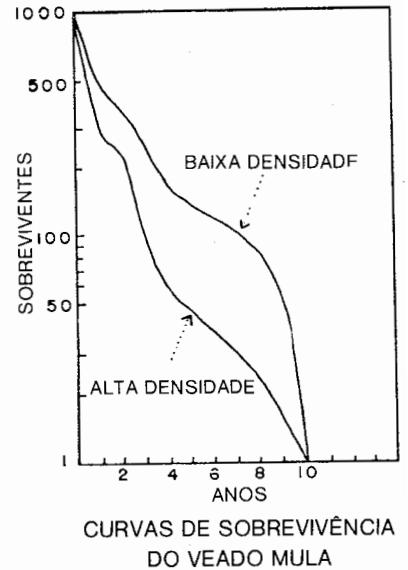
Figura 7-4. Vários tipos de curvas de sobrevivência traçadas com base nos sobreviventes por milhar em escala logarítmica (coordenada vertical) e na idade como uma percentagem do tempo de vida (coordenada horizontal). A. Tipo convexo, em que a maior parte da mortalidade ocorre para o fim do tempo de vida. B<sub>1</sub>. Tipo degrau de escada, em que a taxa de sobrevivência sofre alterações bruscas na transição de uma etapa do ciclo de vida para outra. B<sub>2</sub>. Curva teórica (linha recta), em que a sobrevivência específica da idade permanece constante. B<sub>3</sub>. Tipo ligeiramente sigmóide que se aproxima de B<sub>2</sub>. C. Tipo côncavo, em que a mortalidade é muito alta durante as etapas novas.

médicos, melhor nutrição, e assim por diante, de tal forma que a curva do homem se aproxima da curva convexa, a da mortalidade mínima. Não obstante, o homem não aumentou segundo parece a sua longevidade máxima ou «fisiológica», uma vez que agora não vive mais gente para além dos 100 anos do que acontecia nos séculos passados. No Capítulo 21 voltar-se-á a tais paradoxos.

É óbvio que nem o tamanho nem a tendência da população (quer se trate de aumento ou decréscimo) a esperar podem ser determinados apenas a partir do conhecimento da mortalidade. Têm de ser igualmente consideradas a natalidade e outras características da população.

Com o objectivo de preparar o caminho para modelos matemáticos do crescimento da população a considerar em secções subsequentes é instrutivo juntar ao quadro de vida a natalidade específica da idade por forma a que não se trate apenas de um quadro de «morte» (como é o Quadro 7-3). No Quadro 7-4 incluem-se dois quadros de vida abreviados que incluem tanto dados sobre a natalidade como sobre a sobrevivência. O Quadro 7-4A apresenta um conjunto simplificado de dados hipotéticos para ilustrar os princípios e os cálculos; o Quadro 7-4B baseia-se em dados de um estudo real de uma população de laboratório de gorgulho dos cereais. As notações  $x$ ,  $d_x$  e  $l_x$  têm o significado atrás descrito; as taxas de natalidade específica da idade (como descendência por fêmea produzida numa unidade de tempo) estão indicadas pela coluna encabeçada por  $m_x$ . Caso se multiplique  $l_x$  por  $m_x$

Figura 7-5. Curvas de sobrevivência para duas populações estáveis de veados da região do chaparral da Califórnia. A população de densidade alta (uns 64 veados por milha quadrada) encontra-se numa área ordenada, onde é mantido um coberto aberto de arbustos e de herbáceas pelo fogo controlado, proporcionando, deste modo, uma quantidade maior de renovos na forma de novo crescimento. A população de densidade baixa (cerca de 27 por milha quadrada) encontra-se numa área, sem ordenamento, de arbustos velhos não incendiados durante os últimos 10 anos. As áreas recentemente incendiadas podem suportar até 86 veados por milha quadrada, porém, a população é instável e, portanto, não é possível construir curvas de sobrevivência a partir dos dados da distribuição de idades. (Segundo Taber e Dasmann, 1957.)



e se obtenha a soma dos valores das diferentes classes de idade, obtém-se aquilo que pode ser designado por índice ou taxa reprodutora líquida ( $R_0$ ). Assim:

$$R_0 \text{ (taxa reprodutora líquida)} = \sum l_x m_x$$

(Neste caso  $l_x$  refere-se apenas ao número de fêmeas). No Quadro 7-4A a taxa reprodutora líquida de 1,9 indica que para cada fêmea existente à partida se produziu uma descendência de 1,9. Caso os sexos se apresentassem em igual proporção, significaria isto que a população se substitui aproximadamente a ela própria durante a geração. Na população de laboratório de gorgulhos de grãos em condições óptimas a população multiplica-se 113,6 vezes em cada geração (isto é,  $R_0 = 113,6$ )! Na natureza, sob condições estáveis,  $R_0$  deveria andar à volta de 1 em termos da população total. Paris e Pitelka (1962), utilizando o método do quadro de vida e dados de  $l_x$  e  $m_x$  para as classes de anos, calcularam  $R_0$  para uma população de bicho-de-conta numa pastagem como sendo 1,02, o que indica um equilíbrio aproximado entre nascimento e morte.

É importante destacar que o esquema reprodutivo tem grande influência sobre o crescimento da população e outros dos seus atributos. A selecção natural pode provocar vários tipos de alteração no ciclo biológico que se traduzirão em arranjos adaptativos. Assim, a pressão de selecção pode alterar a altura em que começa a reprodução sem afectar o número total de descendentes produzidos, ou pode afectar a produção ou o «tamanho da ninhada» sem alterar o tempo da reprodução. Estes e muitos outros aspectos podem ser revelados pela análise do quadro de vida.

## Quadro 7-4

### Quadros de Vida que Incluem a Sobrevivência e a Natalidade Específicas da Idade

#### A. QUADRO DE VIDA PARA UMA POPULAÇÃO HIPOTÉTICA COM UMA BIOLOGIA SIMPLES

Idade	Taxa de Sobrevivência Específica da Idade (como Fração)	Taxa de Morte Específica da Idade	Taxa de Natalidade Específica da Idade (Descendência por Fêmea de x anos)	$l_x m_x^*$
x	$l_x$	$d_x$	$m_x$	$l_x m_x^*$
0	1,00		0	0,00
1	0,80	0,20	0	0,00
2	0,60	0,20	1	0,60
3	0,40	0,20	2	0,80
4	0,20	0,10	2	0,40
5	0,10	0,05	1	0,10
6	0,05	0,05	0	0,00
7	0,00			

$$\sum l_x m_x = \text{taxa de reprodução líquida } (R_0) = 1,90$$

#### B. QUADRO DE VIDA PARA UMA POPULAÇÃO DE GORGULHO DOS CEREAIS (*Calandra oryzae*) SOB CONDIÇÕES ÓPTIMAS (29 °C e 14% de teor de humidade do arroz); IGUAL PROPORÇÃO DE SEXOS †

Idade em Semanas, Valor Central	Sobrevivência Específica da Idade (como Fração)	Natalidade Específica da Idade (N.º de Descendentes Fêmeas por Fêmea de x anos)	$l_x m_x$
x	$l_x$	$m_x$	$l_x m_x$
4,5	0,87	20,0	17,400
5,5	0,83	23,0	19,090
6,5	0,81	15,0	12,150
7,5	0,80	12,5	10,000
8,5	0,79	12,5	9,875
9,5	0,77	14,0	10,780
10,5	0,74	12,5	9,250
11,5	0,66	14,5	9,570
12,5	0,59	11,0	6,490
13,5	0,52	9,5	4,940
14,5	0,45	2,5	1,125
15,5	0,36	2,5	0,900
16,5	0,29	2,5	0,800
17,5	0,25	4,0	1,000
18,5	0,19	1,0	0,190

$$R_0 = 113,560$$

\* Baseado em  $l_x$  no início do período de idade.

† Segundo Birch, 1948.

## 6. DISTRIBUIÇÃO DE IDADES NA POPULAÇÃO

### Enunciado

A distribuição de idades ou etária é uma característica importante da população que influencia tanto a natalidade como a mortalidade, como foi demonstrado pelos exemplos discutidos na secção anterior. Consequentemente, a proporção entre os vários grupos de idade numa população determina a condição reprodutiva corrente desta e indica o que poderá esperar-se no futuro. Usualmente uma população em expansão rápida conterà uma grande proporção de indivíduos novos, uma população estacionária uma distribuição mais uniforme das classes de idade, e uma população em declínio uma grande proporção de indivíduos velhos. Contudo, uma população pode passar por alterações na estrutura etária sem alterações na dimensão. Há provas de que as populações têm uma distribuição de idades estável ou «normal» para a qual tendem as distribuições de idades reais. Uma vez alcançada a distribuição de idades estável, aumentos anormais na natalidade ou na mortalidade determinam alterações temporárias, com retorno espontâneo à situação estável ou de equilíbrio.

### Explicação

No que à população respeita, há três idades ecológicas que foram catalogadas por Bodenheimer (1938) como *pré-reprodutora*, *reprodutora* e *pós-reprodutora*. A duração relativa destas idades em proporção com o ciclo de vida varia grandemente de uns organismos para os outros. Para o homem moderno, as três «idades» têm uma relação relativamente semelhante, cerca de um terço da sua vida cai em cada classe. O homem primitivo, em comparação, tinha um período pós-reprodutor muito mais curto. Muitas plantas e animais têm um largo período pré-reprodutor. Alguns animais, com destaque para os insectos, têm períodos pré-reprodutores extremamente longos, um período reprodutor curto, e não têm período pós-reprodutor. O insecto «mayfly» (*Ephemera*) e a cigarra de dezassete anos são exemplos clássicos. O primeiro necessita de um a vários anos para se desenvolver em estado larvar na água e vive apenas um pequeno número de dias na forma de adulto; a última tem uma biologia de desenvolvimento extremamente longa (não necessariamente dezassete anos, contudo), com uma vida adulta de duração inferior a uma só estação. É óbvio, portanto, que a duração das idades ecológicas deve ser considerada na interpretação dos dados sobre a distribuição de idades.

Lotka (1925) demonstrou sob bases teóricas que uma população tende a desenvolver uma distribuição de idades estável ou de equilíbrio, isto é, uma propor-

ção mais ou menos constante entre os indivíduos das diferentes idades, e que se esta situação estável é interrompida por alterações temporárias no ambiente ou por entrada proveniente de ou saída para outra população, a distribuição de idades tenderá a voltar à situação prévia uma vez repostas as condições normais. Alterações mais permanentes determinarão, por certo, o desenvolvimento de uma nova distribuição estável. Uma citação directa de Lotka constitui porventura a melhor forma de clarificar o importante conceito da distribuição de idades estável:

... a força da mortalidade varia muito decisivamente com a idade, e deverá assim supor-se que qualquer análise do ritmo de crescimento de uma população de organismos tem de tomar inteiramente em conta a distribuição de idades. Contudo, esta suposição envolve uma hipótese, a saber, a hipótese de que a distribuição de idades é ela própria variável. Ora bem, a distribuição de idades é realmente variável, embora apenas dentro de certos limites restritos. Certas distribuições etárias nunca ocorrerão na prática, e se por acção de interferência arbitrária ou por uma catástrofe da natureza, alguma forma inteiramente anormal afectar a distribuição de idades de uma população isolada, as irregularidades tenderão rapidamente a desaparecer. Há, de facto, um certo tipo estável de distribuição de idades em torno do qual varia a distribuição etária real e para a qual tende a retornar caso qualquer acção daí a retire. A forma dessa distribuição numa população isolada (isto é, com imigração e emigração desprezáveis) é deduzida com facilidade...

A prova matemática deste parâmetro e o método teórico de calcular a distribuição de idades estável está fora do âmbito desta exposição (ver Lotka, 1925, Capítulo IX, páginas 110 a 115). Chega dizer que os dados do quadro de vida e o conhecimento da taxa específica de crescimento (ver Secções 2 e 7) são necessários para determinar a distribuição de idades estável.

A ideia de uma distribuição de idades estável é importante. De novo, assim como no caso da constante natalidade máxima, faculta uma base para avaliar as distribuições de idade reais tal como podem ocorrer. É mais uma constante que pode ajudar a desvendar a ordem aparentemente confusa das variáveis que ocorrem na natureza. A teoria global de uma população é, certamente, a de que esta é uma unidade biológica real com constantes biológicas definidas e limites definidos para as variações que podem ocorrer à volta destas constantes ou em sentidos que delas se afastam.

## Exemplos

Uma forma conveniente de representar a distribuição de uma população consiste em dispor os dados segundo a forma de um polígono ou pirâmide de idades (não confundir com as pirâmides ecológicas analisadas no Capítulo 3), no qual o número de indivíduos ou a percentagem nas diversas classes de idade são indicados pelas larguras relativas das sucessivas barras horizontais. As pirâmides supe-

riores da Figura 7-6 ilustram três casos hipotéticos: (à esquerda) uma pirâmide com base larga, indicando uma elevada percentagem de indivíduos novos; (ao centro) um polígono em forma de sino, indicando uma proporção moderada de jovens para adultos; e (à direita) uma figura em forma de urna, indicando uma baixa percentagem de indivíduos novos. A última será geralmente uma característica de uma população senil ou em declínio. As pirâmides relativas ao rato silvestre apresentadas na Figura 7-6 mostram uma distribuição de idades estável em condições de uma taxa máxima de aumento de população (à esquerda) e sem qualquer aumento (à direita), isto é, com a natalidade a igualar a mortalidade. Quanto mais rapidamente crescer a população maior será a proporção dos indivíduos novos.

Nas aves de caça e nos mamíferos produtores de pele, a proporção dos animais do primeiro ano para os animais mais velhos, averiguada durante a estação de colheita (Outono ou Inverno) pelo exame de amostras da população obtidas por caçadores ou armadilhas, proporcionam um índice das suas tendências. Em geral, uma proporção alta de juvenis para adultos, como os diagramas inferiores constantes da Figura 7-6 ilustram, indica uma estação de cria muito bem sucedida e a probabilidade de ocorrer no próximo ano uma população maior, com a condição de não ser excessiva a mortalidade juvenil. No exemplo do rato almiscarado (em baixo à direita, Figura 7-6) a percentagem mais elevada de juvenis (85 por cento) ocorreu numa população que tinha sido submetida a caça com armadilhas nos anos anteriores; ao que parece a redução no total da população assim verificada traduziu-se num aumento da natalidade dos indivíduos sobreviventes. Assim, como diria Lotka, a população estava a voltar «expontaneamente» a uma distribuição de idades mais estável que presumivelmente se situaria algures entre os extremos apresentados.

A medida que as técnicas de determinação da idade foram sendo melhoradas, também foi aumentando o conhecimento da distribuição de idades nas populações silvestres. Verificou-se com coelhos que o peso do cristalino do olho constitui um bom indicador da idade. Utilizando este indicador, Meslow e Keith (1968) investigaram a distribuição de idades em populações da lebre-das-neves, que, segundo se descreve na Secção 9, são famosas por apresentarem pronunciados ciclos de abundância. Quando a população se expandia rapidamente (um ou dois anos antes da máxima abundância) nada menos de 76 por cento da população de Verão tinha um ano de idade com apenas 4 por cento de indivíduos de três ou mais anos. Em contraste, 35 por cento tinha três ou mais anos e apenas uma percentagem semelhante se encontrava na classe de idade de um ano durante os anos de declínio, justamente antes de ser alcançado o ponto mais baixo do ciclo de abundância.

Um fenómeno conhecido como a «classe de idade dominante» tem sido repetidamente observado em populações de peixes que têm un índice potencial de natalidade muito alto. Quando uma classe de idade grande ocorre em resultado de uma sobrevivência anormal de ovos e larvas de peixes, a reprodução é suprimida

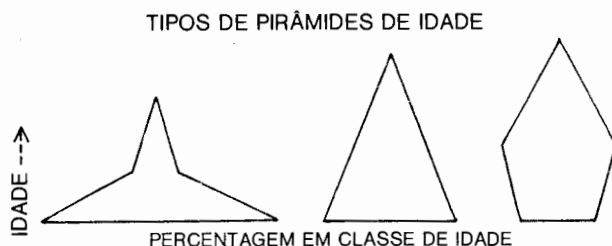
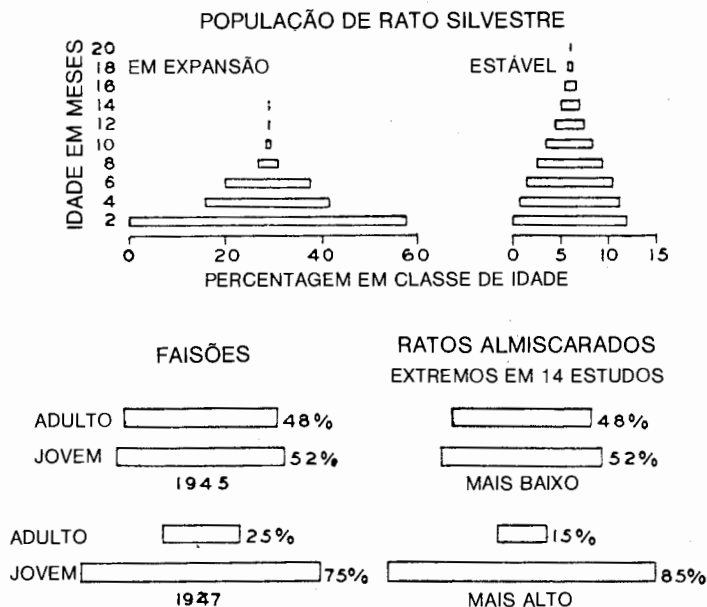


Figura 7-6. Pirâmides de idade. Em cima: Três tipos de pirâmides de idade representando uma percentagem grande, moderada e pequena de indivíduos novos na população. No centro: Pirâmides de idade para a população de laboratório do rato silvestre, *Microtus agrestis*, (esquerda) quando em expansão a uma taxa exponencial num ambiente não limitado, e (direita) quando as taxas de natalidade e de mortalidade são iguais (dados de Leslie e Ransom, 1940). Em baixo: Extremos na proporção entre jovens e adultos em faisões no Dakota do Norte (dados de Kimball, 1948) e em ratos almiscarados no leste dos Estados Unidos da América (dados de Petrides, 1950).



durante alguns dos anos seguintes. O arenque no Mar do Norte proporciona um exemplo clássico, como se ilustra na Figura 7-7. Os peixes da classe do ano de 1904 dominaram a captura desde 1910 (quando esta classe de idade atingiu os 6 anos e tinha dimensão suficiente para ser efectivamente capturada pelas redes comerciais de pesca) até 1918 quando, com 14 de anos de idade, ainda superava em número os grupos de idade mais jovens! Observa-se aqui uma espécie de mecanismo compensatório no qual uma sobrevivência alta é seguida por uma elevada probabilidade de sobrevivência baixa nos anos subsequentes. Os ecologistas das questões da pesca procuram correntemente saber que condições ambientais determinam uma sobrevivência anormal que ocorre de quando em quando.

Como exemplos finais, a Figura 7-8 ilustra uma série de interessantes pirâmides de idade para populações humanas em duas localidades na Escócia. Ambas as populações eram novas e vigorosas em 1861, e por volta de 1901 tinham atingido



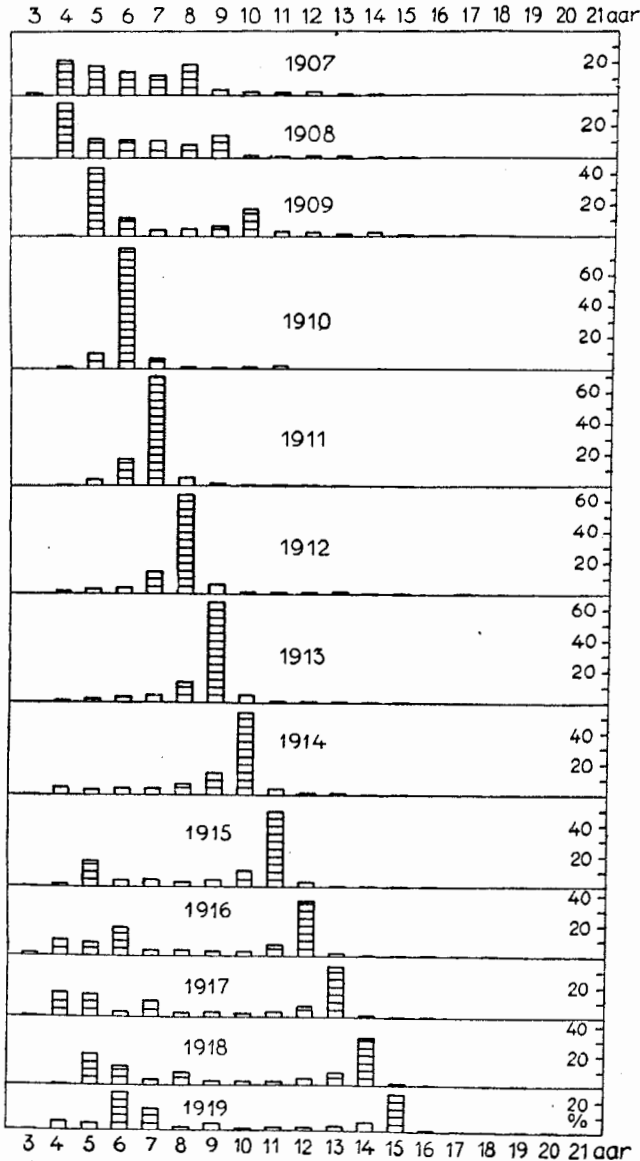


Figura 7-7. Distribuição de idades na captura comercial de arenque no Mar do Norte entre 1907 e 1919, ilustrando o fenômeno da classe de idade dominante. A classe de idade de 1904 foi muito grande e dominou a população por muitos anos. Uma vez que o peixe com menos de 5 anos não é capturado pelas redes, a classe de 1904 não apareceu até 1909. A idade do peixe foi determinada pelos anéis de crescimento nas escamas, que se vão depositando anualmente da mesma maneira que os anéis de crescimento anual nas árvores. (Segundo Hjort, 1926.)

uma distribuição de idades de uma população estacionária. Em 1931 uma população tinha adquirido uma estrutura de idades com o topo muito pesado (relativamente poucas crianças, uma grande proporção de pessoas velhas) em resultado da deterioração do habitat. Estes dados são interessantes, também, porque mostram que a distribuição segundo o sexo pode ser representada juntamente com a distribuição de idades.

## 7. A TAXA INTRÍNSECA DE AUMENTO NATURAL

### Enunciado

Quando o ambiente não está limitado (o espaço, o alimento e outros organismos não exercem um efeito limitante), a taxa ou índice específico de crescimento (isto é, a taxa ou índice de crescimento da população por indivíduo) torna-se constante e máxima para as condições microclimáticas existentes. O valor da taxa de crescimento sob estas condições favoráveis para a população é máximo, é característico de uma dada estrutura de idades da população, e constitui um índice único da capacidade que uma população tem para crescer. Pode ser designado pelo símbolo  $r$ , que é o expoente na equação diferencial para o crescimento da população num ambiente ilimitado sob condições físicas específicas:

$$dN/dt = rN \quad r = dN/(Ndt) \quad (1)$$

Note-se que se trata da mesma fórmula utilizada na Secção 3. O parâmetro,  $r$ , pode ser concebido como *um coeficiente instantâneo do crescimento da população*. A forma exponencial integrada obtém-se automaticamente com recurso ao cálculo:

$$N_t = N_o e^{rt} \quad (2)$$

Onde  $N_o$  representa o número na origem dos tempos,  $N_t$  o número no instante  $t$  e  $e$  a base dos logaritmos naturais. Tomando o logaritmo natural ( $\ln$  ou  $\log_e$ ) de ambos os membros, a equação converte-se numa forma utilizada para realizar os cálculos.

Assim:

$$\ln N_t = \ln N_o + rt \quad r = \frac{\ln N_t - \ln N_o}{t} \quad (3)$$

Desta forma a taxa  $r$  pode ser calculada a partir de duas medições da dimensão da população ( $N_o$  e  $N_t$  ou em quaisquer dois momentos durante a fase de crescimento ilimitado, caso em que se poderá substituir  $N_o$  e  $N_t$  por  $N_{t_1}$  e  $N_{t_2}$  e  $t$  por  $(t_2 - t_1)$  nas equações anteriores).

A taxa  $r$  é realmente a diferença entre a taxa específica instantânea de natalidade (isto é, taxa por unidade de tempo e por indivíduo) e a taxa específica instantânea de mortalidade e pode, assim, expressar-se de uma forma simples:

$$r = b - d \quad (4)$$

A taxa geral de crescimento da população em condições ambientais ilimitadas ( $r$ ) depende da composição de idades e das taxas específicas de crescimento devidas à

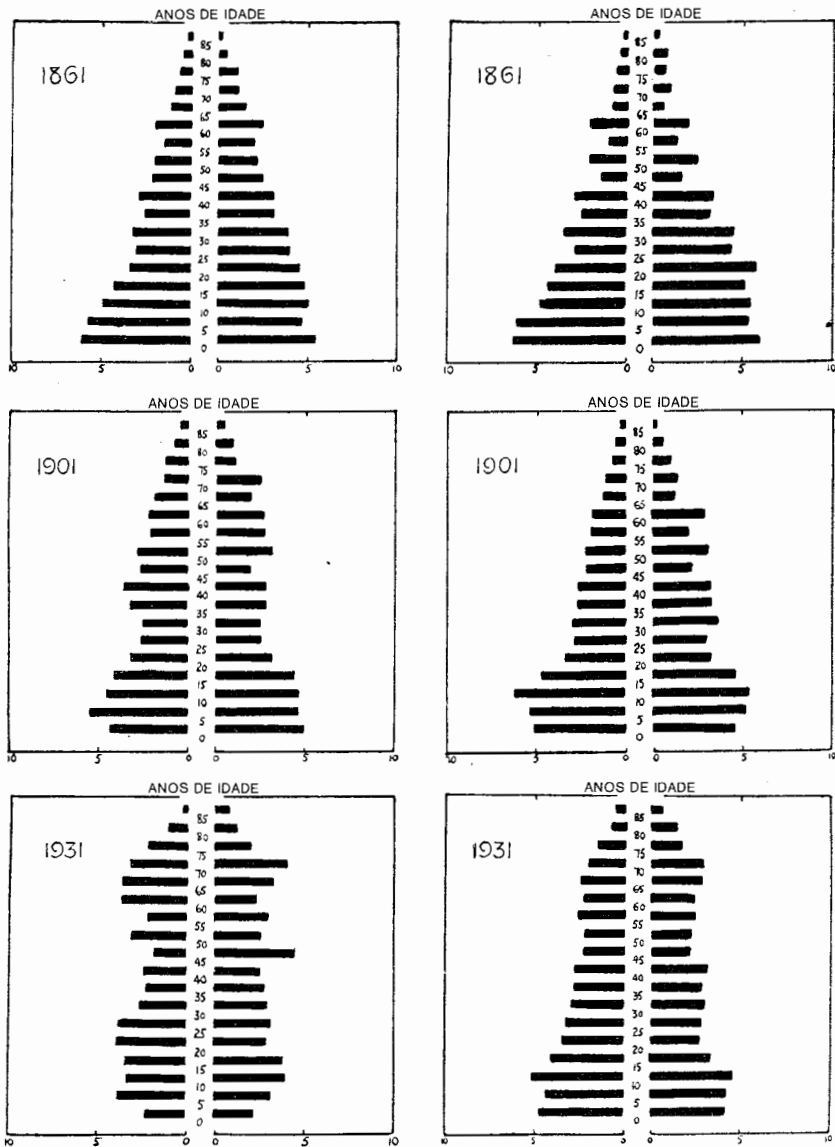


Figura 7-8. Pirâmides de idade para o homem em duas localidades na Escócia. As séries à esquerda respeitam a uma paróquia com estrutura de idades com o topo muito pesado em 1931 num habitat deteriorado. As séries à direita respeitam a uma população num ambiente um tanto mais são. As classes de idade foram reduzidas a percentagem da população total, com os homens representados à esquerda e as mulheres à direita em cada pirâmide. (Segundo Darling, 1951.)

reprodução dos grupos de idade componentes. Assim, poderá haver vários valores de  $r$  para uma dada espécie consoante a estrutura da população. Quando ocorre uma distribuição de idades estável e estacionária, a taxa específica de crescimento designa-se por *taxa intrínseca de aumento natural* ou  $r_{max}$ . O valor máximo de  $r$  é com frequência designado pela expressão menos específica embora largamente utilizada de *potencial biótico*, ou potencial reprodutor. A diferença entre o  $r$  máximo ou potencial biótico e a taxa de aumento que se produz nas condições reais de laboratório ou campo é com frequência tomada como uma medida da *resistência ambiental*, que é a soma total dos factores ambientais limitantes que impedem a realização do potencial biótico.

### Explicação

Alcançou-se nesta altura um ponto em que se pretende juntar a natalidade, a mortalidade e a distribuição de idades — importante cada uma delas embora incapazes de facultar muita informação de per si — e apresentar-se o que realmente se pretende saber, nomeadamente, como cresce a população no seu todo, como o faria se as condições fossem diversas, e qual é o melhor rendimento possível na base do qual se devem apreciar os rendimentos de todos os dias? Chapman (1928) propôs o termo *potencial biótico* para designar o poder reprodutor máximo. Definiu-o como «a propriedade inata de um organismo para se reproduzir, sobreviver, isto é, para aumentar em número. É uma espécie de soma algébrica do número de jovens produzidos em cada reprodução, o número de reproduções num dado período de tempo, a proporção dos sexos e a respectiva capacidade para sobreviver sob determinadas condições físicas». O conceito de potencial biótico ou *potencial reprodutor*, sugerido por alguns como mais descritivo (ver Graham, 1952), alcançou uma utilização ampla. Contudo, como será possível imaginar com base nas definições muito gerais atrás facultadas, o potencial biótico tem significado coisas diferentes para pessoas diferentes. Para alguns tem significado uma espécie de poder reprodutivo nebuloso de atalaia na população, de aspecto terrível, mas ao qual felizmente nunca é dado ir para a frente por motivo da acção directa do ambiente (isto é, «caso não fossem controlados, os descendentes de um par de moscas pesariam em poucos anos mais do que a Terra»). Para outros tem significado simplesmente e mais concretamente o número de ovos, sementes, esporos, e assim por diante, que se sabe terem sido produzidos pelo indivíduo mais fecundo, não obstante o facto de que isto terá tido na maior parte dos casos um pequeno significado no âmbito da população, uma vez que a maior parte das populações não contém indivíduos todos eles capazes de uma produção máxima contínua.

Estava reservado a Lotka (1925), Dublin e Lotka (1925), Leslie e Ranson (1940), Birch (1948) e outros o traduzir a ideia um tanto geral do potencial biótico em termos matemáticos que podem ser entendidos em qualquer linguagem (algumas vezes com a ajuda de um bom matemático!). Birch (1948) expressa-o bem quando diz: «Se ao potencial biótico de Chapman for dada expressão quantitativa mediante um só índice, o parâmetro  $r$  parece ser a melhor medida a adoptar uma vez que faculta a capacidade intrínseca do animal para aumentar num meio não limitado». A taxa  $r$  é também utilizada frequentemente como expressão quantitativa da «capacidade reprodutora» em sentido genético, como será referido mais tarde.

Em termos de curvas de crescimento analisadas na Secção 3,  $r$  é a taxa específica de crescimento ( $\Delta N/N\Delta t$ ) quando o crescimento da população é exponencial. Reconhecer-se-á que a equação (3) do Enunciado anterior é a equação duma linha recta. Portanto, o valor de  $r$  pode ser obtido graficamente em papel semilogarítmico; representando o logaritmo do número de indivíduos da população em ordenadas e o tempo em abcissas obter-se-á uma linha recta caso o crescimento seja exponencial;  $r$  é a inclinação dessa recta. Quanto mais rápida for a inclinação, maior será a taxa intrínseca de crescimento. Na Figura 7-9 a mesma curva de crescimento é representada de duas maneiras, com os números ( $N$ ) numa escala aritmética (gráfico da esquerda) e com  $N$  numa escala logarítmica (gráfico da direita em papel semilogarítmico). Neste exemplo uma população hipotética de microrganismos experimenta crescimento exponencial durante 6 dias nos quais a população cresce segundo um factor de 10 por cada 2 dias. A inclinação da linha no papel semilogarítmico é de 1,15, que representa o valor de  $r$ . Pode-se testar o resultado introduzindo na equação (3) qualquer par de valores da população, por exemplo, a densidade no dia 2 e no dia 4 como se segue:

$$r = \frac{\ln N_{t_2} - \ln N_{t_1}}{(t_2 - t_1)}$$

$$r = \frac{\ln 100 - \ln 10}{2}$$

Segundo a tabela dos logaritmos naturais,

$$r = \frac{4,6 - 2,3}{2} = 1,15$$

O coeficiente do crescimento da população,  $r$ , não deverá ser confundido com a taxa reprodutora líquida,  $R_0$ , como se examinou na Secção 5 (ver Quadro 7-4); a última refere-se estritamente ao tempo da geração e não se presta a comparar

populações diferentes, a menos que os tempos das respectivas gerações sejam similares. Contudo, o tempo médio da geração ( $T$ ) está relacionado com  $R_0$  e  $r$  da forma que se segue:

$$R_0 = e^{rT}; \text{ portanto, } T = \frac{\log_e R_0}{r}$$

As relações entre  $T$ ,  $R_0$  e  $r$  estão representadas graficamente para uma diversidade de populações de animais na página 52 do livro de Slobodkin (1962). Na natureza as populações apresentam com frequência crescimento exponencial durante períodos curtos de tempo quando há alimento abundante e não ocorrem efeitos de densidade excessiva, inimigos e outros. Sob tais condições a população tomada como um todo expande-se a um ritmo espantoso mesmo que cada organismo se esteja a reproduzir ao mesmo ritmo que anteriormente, isto é, se a taxa específica de crescimento for constante. As «florações» de plâncton, mencionadas em capítulos anteriores, as erupções de pragas ou o crescimento de bactérias em novos meios de cultura constituem exemplos de situações em que o crescimento pode ser logarítmico. Muitos outros fenómenos tais como a absorção da luz, as reacções químicas monomoleculares e os juros compostos comportam-se de forma igual. É óbvio que este incremento exponencial não pode durar muito tempo; muitas vezes nunca se realiza. As interacções no interior da população, como sejam as resistências ambientais, depressa reduzem a taxa de crescimento e desempenham de várias maneiras um papel na forma do modelo de crescimento da população, como será considerado nas próximas secções.

## Exemplos

O Quadro 7-5 faculta a taxa intrínseca de acréscimo natural para vários insectos, roedores e o homem juntamente com outros dados relacionados. Os valores para os roedores e os insectos a 29 °C consideram-se como sendo o « $r$  máximo» (potencial biótico), uma vez que as populações nas quais os cálculos se basearam viviam sob condições próximas do óptimo, segundo fora averiguado experimentalmente. As diferenças extremamente grandes na capacidade potencial das diferentes populações para crescer encontram-se postas em realce especialmente nas duas últimas colunas, que apresentam o número de vezes que a população se multiplicaria caso a taxa exponencial continuasse e o tempo necessário para duplicar a população, respectivamente. Estes dois parâmetros são derivados matematicamente do índice intrínseco ou taxa de «juro da população»,  $r$ , como se segue:

$$\text{Taxa finita de aumento, } \lambda = e^r \quad \log_e \lambda = r \quad \lambda = \text{antlog}_e r$$

$$\text{Tempo de duplicação, } t = \log_e 2/r = 0,6931/r \text{ (derivado da equação exponencial 2, página 288, fazendo } N_t/N_0 = 2).$$

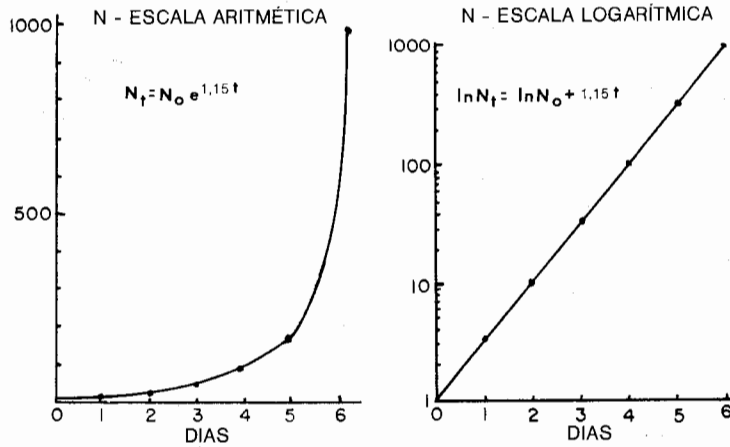


Figura 7-9. A mesma curva de crescimento da população representada em duas formas: *À esquerda:* Os números (N) numa escala aritmética. *À direita:* Os números numa escala logarítmica. Neste exemplo hipotético, uma população de microrganismos experimenta crescimento exponencial durante seis dias, durante os quais a população cresce dez vezes em cada dois dias. Ver o texto para explicação das equações.

No caso do gorgulho do arroz notar-se-á que a variação da temperatura acima e abaixo do óptimo tem efeitos marcados na capacidade da população para aumentar. A diferença entre o  $r$  máximo e o que ocorre a uma temperatura não óptima (embora ainda dentro dos limites de tolerância) constitui um exemplo do controlo ambiental na ausência de amontoamento. Deverá notar-se que, mesmo sob estas condições de temperaturas menos favoráveis, a população ainda é capaz de aumentar várias centenas de vezes no decurso de um ano se as condições bióticas permanecerem não limitantes. Uma vez que os insectos são com frequência considerados os competidores mais sérios do homem, constitui sem dúvida uma sorte que não tenhamos que depender apenas dos factores físicos (ou dos instrumentos de pulverização!) para manter os insectos controlados. Os parasitas, as doenças, os predadores, a competição inter e intra-específica e outros factores biológicos também facultam controlos poderosos se forem encorajados a operar. Quanto mais o homem aprender sobre estas «resistências ambientais», melhor equipado estará na «guerra» contra os insectos.

Para organismos mais pequenos que os insectos, a taxa intrínseca pode ser mesmo mais alta do que a ilustrada no Quadro 7-5. Smith (1963) observou na *Daphnia* (um pequeno crustáceo), que num ambiente alimentar não limitado  $r$  era de 0,44 por dia ou 3,08 por semana. Num outro estudo, Smith (1954) sugere que o intervalo de  $r$  no reino biótico deve estender-se ao longo de 6 ciclos logarítmicos.

**Quadro 7-5**  
**Comparação de Dados Referentes a Taxas de Acréscimo de Certos Insectos, de Roedores, e do Homem**

ORGANISMO E CONDIÇÃO	TAXA INTRÍNSECA (r)		DURAÇÃO MÉDIA DA GERA- ÇÃO (T)		TAXA DE REPRODUÇÃO LÍQUIDA (R <sub>0</sub> )		TAXA FINITA * (e <sup>rT</sup> )		TEMPO DE DUPLICAÇÃO†	
	Ano		Semanas		Semana		Ano		Semanas (s) ou Anos (a)	
	Semana	Ano	Semana	Ano	Semana	Ano	Semana	Ano	Semana	Ano
<i>Calandra</i> (gorgulho dos cereais) †	0,76	39,6	6,2	113,56	2,14	1,58 x 10 <sup>16</sup>	0,91 (s)			
a temp. ótima 29 °C	0,43	22,4	10,6	96,58	1,54	5,34 x 10 <sup>8</sup>	1,61 (s)			
<i>Calandra</i> † a 23 °C	0,12	6,2	9,2	3,38	1,13	4,93 x 10 <sup>2</sup>	5,78 (s)			
<i>Calandra</i> † a 33,5 °C										
<i>Tribolium castaneum</i> § (insecto da farinha) a temp. ótima 28,5 °C	0,71	36,8	7,9	275,0	2,03	1,06 x 10 <sup>5</sup>	0,96 (s)			
<i>Pediculus humanus</i> †† (piolho de homem)	0,78	40,6	4,4	30,93	2,18	4,27 x 10 <sup>16</sup>	0,88 (s)			
<i>Microtus agrestis</i> ††† (rato do campo) lab. ótima	0,088	4,5	20,2	5,9	1,09	90	7,90 (s)			
<i>Rattus norvegicus</i> §§ (ratozana) lab. ótima	0,104	5,4	31,1	25,66	1,11	2,21 x 10 <sup>2</sup>	6,76 (s)			
Homem, branco, E.U.A., 1920**	—	0,0055	—	—	—	1,0055	126,0 (a)			
Homem, E.U.A., 1968††	—	0,0077	—	—	—	1,0077	90,0 (a)			
Homem, Mundo, 1968††	—	0,02	—	—	—	1,0202	34,7 (a)			

\* Número de vezes em que a população se multiplicaria no tempo indicado.

† Tempo requerido para a duplicação da população = 0,6931/r.

‡ De Birch (1948).

§ De Leslie e Ranson (1940).

†† De Ehrlich e Ehrlich (1970).

‡‡ De Leslie e Park (1949).

§§ De Leslie (1945).

|| De Evans e Smith (1952).

\*\* De Dublin e Lotka (1925).



## 8. FORMA DE CRESCIMENTO DA POPULAÇÃO E CONCEITO DE CAPACIDADE DE SUSTENTAÇÃO

### Enunciado

A população tem padrões característicos de aumento designados por formas de crescimento da população. Para efeitos de comparação podem indicar-se dois padrões básicos baseados nas formas das representações em escala aritmética das curvas de crescimento, a saber, *a forma de crescimento em J* e *a forma de crescimento sigmóide* ou *em S*. Estes tipos contrastantes podem ser combinados ou modificados, ou ambas as coisas, de várias maneiras de acordo com as peculiaridades dos diversos organismos e ambientes. Na forma em J a densidade aumenta rapidamente segundo o tipo exponencial ou de juros compostos (como se ilustra na Figura 7-9) parando abruptamente quando a resistência ambiental ou um outro limite se torna efectivo mais ou menos bruscamente. Esta forma pode ser representada pelo modelo simples baseado na equação exponencial considerada na secção anterior:

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad \text{com um limite definido em } N$$

Na forma sigmóide, a população aumenta lentamente primeiro (fase de estabelecimento ou de aceleração positiva), depois mais rapidamente (porventura aproximando-se de uma fase logarítmica); porém depressa abranda gradualmente à medida que aumenta de uma forma percentual a resistência ambiental (fase de aceleração negativa), até ser alcançado um nível de equilíbrio. Esta forma pode ser representada pelo modelo logístico simples:

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{(K - N)}{K}$$

O limite superior, acima do qual não pode ocorrer nenhum acréscimo importante, tal como o representa a constante  $K$ , é a *assíptota superior* da curva sigmóide e tem sido adequadamente designado por *capacidade de sustentação*. Na forma em J poderá não haver nível de equilíbrio, porém o limite em  $N$  representa o limite superior imposto pelo ambiente. As duas formas de crescimento e algumas variantes encontram-se esquematicamente ilustradas na Figura 7-10.

### Explicação

Quando um pequeno número de indivíduos é introduzido ou entra numa área não ocupada (por exemplo, no início de uma estação), têm-se observado com fre-

quência padrões característicos de aumento da população. A parte da curva de crescimento que ilustra o aumento da população, quando representada graficamente em escala aritmética, toma com frequência a forma de um S ou de um J, como as Figuras 7-10A e B ilustram. É interessante observar que estas duas formas básicas de crescimento são similares aos dois tipos metabólicos ou de crescimento que foram descritos no caso dos organismos individuais (Bertalanffy, 1957). Não obstante, não se sabe se existe relação causal entre o crescimento dos indivíduos e o das populações; não é seguro nesta altura fazer mais do que chamar a atenção para o facto de que há algumas semelhanças nos padrões.

Será observado que a equação atrás apresentada como um modelo simples para a forma em J é a mesma que a equação exponencial examinada na secção anterior, com a excepção de ser imposto um limite em  $N$ ; isto é, o crescimento relativamente incondicionado é subitamente detido quando a população se vê privada de algum recurso (como alimento ou espaço), ou quando intervém o gelo ou qualquer outro factor do clima, ou ainda quando termina bruscamente a estação de reprodução (porventura, por exemplo, por motivo do desenvolvimento da diapausa como se descreveu no Capítulo 5, página 184). Quando se atinge o limite superior de  $N$ ,

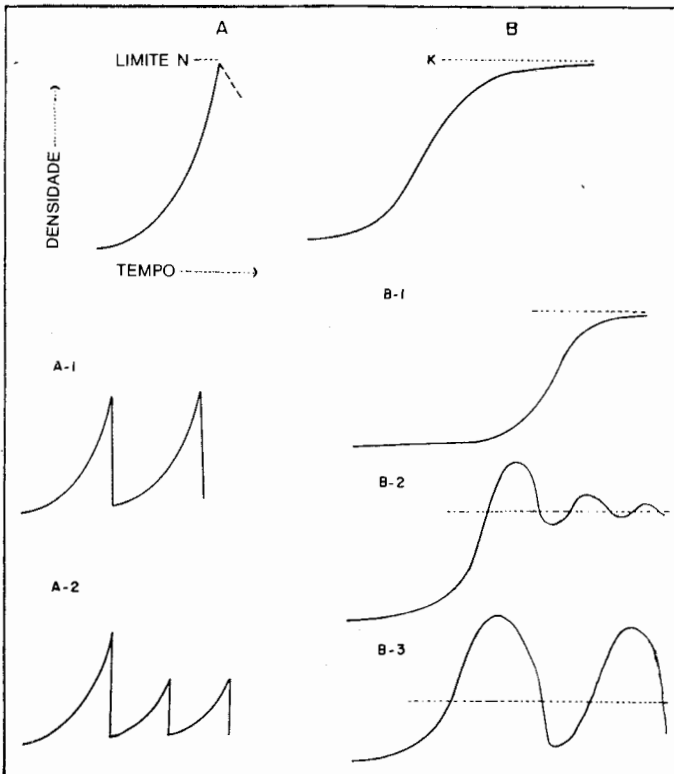


Figura 7-10. Alguns aspectos de formas de crescimento da população, quando representadas em escalas aritméticas, ilustrando as formas em J (exponencial) (A) e em S (sigmóide) (B), e algumas variantes. A-1 e A-2 mostram oscilações que poderão ser inerentes à forma em J. B-1, B-2 e B-3 ilustram algumas contingências (mas não todas) em que ocorre um atraso no efeito da densidade, que se dá quando decorre tempo entre a produção de indivíduos jovens e a plena influência destes (o caso das plantas e dos animais superiores). Quando os nutrientes, ou outros requisitos, se acumulam antes do crescimento da população, pode ocorrer um «sobrecrescimento», como acontece em A-2 e B-2. (Isto explica a razão pela qual lagoas ou lagos novos proporcionam, com frequência, uma pesca mais abundante do que os velhos!). (Curvas adaptadas de Nicholson, 1954.)

a densidade pode permanecer a esse nível durante algum tempo, ou, como acontece com frequência, ocorrer um imediato declínio, produzindo um padrão de «oscilação de afrouxamento» na densidade, como se ilustra na Figura 7-10 A-1 e A-2. Este tipo de padrão, que Nicholson (1954) designou de «densidade engatilhada», parece ser na natureza característica de muitas populações como sejam florações de algas, plantas anuais, alguns insectos, e porventura de lemingues na tundra.

Um tipo de forma de crescimento que também se observa com frequência segue um padrão em forma de S ou sigmóide quando a densidade e o tempo são representados em escalas aritméticas. A curva sigmóide é o resultado de uma acção de factores adversos (resistência ambiental) progressivamente maior à medida que a densidade da população aumenta, em contraste com o modelo anterior no qual a resistência do ambiente foi adiada quase para o termo do acréscimo. Por esta razão Nicholson (1954) referiu-se ao tipo sigmóide como sendo de «densidade condicionada». O caso mais simples que se pode conceber é aquele em que os factores adversos são linearmente proporcionais à densidade. Uma tal forma de crescimento simples ou «ideal» é designada por logística e é conforme com a equação logística (\*) que foi utilizada como uma base para o modelo padrão sigmóide. Pode escrever-se a equação de várias maneiras como se segue (ilustram-se três formas para além da forma integrada):

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{(K - N)}{K} \qquad \frac{dN}{dt} = rN - \frac{r}{K} N^2 \qquad \frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

$$N = \frac{K}{1 + e^{a - rt}}$$

onde  $dN/dt$  é a taxa de crescimento da população (a variação do número com o tempo),  $r$  a taxa específica de crescimento ou a taxa intrínseca de crescimento como foi examinado na Secção 6,  $N$  o tamanho da população (número),  $K$  o máximo tamanho possível da população, ou «assíntota superior»,  $e$  a base dos logaritmos naturais e  $a$  a constante de integração definindo a posição da curva em relação à origem; é o valor de  $\log_e (K - N)/N$  quando  $t = 0$ .

Como se verificará, esta equação é a mesma que a exponencial escrita na secção anterior com a adição da expressão  $(K - N)/K$ ,  $(r/K) N^2$ , ou  $(1 - N/K)$ . As últimas expressões são três formas de indicar a resistência ambiental criada pelo crescimento da própria população, que acarreta uma redução crescente na taxa de

(\*) A equação logística foi proposta pela primeira vez por P. F. Verhulst em 1838; foi largamente utilizada por Lotka e «redescoberta» por Pearl e Reed (1920). Veja-se Pearl (1930) para efeitos de deduções matemáticas e métodos de traçado das curvas.

reprodução potencial à medida que o tamanho da população se aproxima da capacidade de sustentação. Em forma escrita, estas equações significam simplesmente:

$$\left[ \begin{array}{l} \text{Taxa de} \\ \text{acrécimo} \\ \text{da população} \end{array} \right] \text{ igual a } \left[ \begin{array}{l} \text{taxa máxima possível de} \\ \text{aumento (taxa específica} \\ \text{não limitada de crescimento} \\ \text{multiplicada pelo número} \\ \text{de indivíduos da} \\ \text{população)} \end{array} \right] \begin{array}{l} \text{vezes} \\ \\ \text{ou} \\ \\ \text{menos} \end{array} \left[ \begin{array}{l} \text{grau de} \\ \text{realização da} \\ \text{taxa máxima} \end{array} \right] \\ \left[ \begin{array}{l} \text{crescimento} \\ \text{não realizado} \end{array} \right]$$

Em resumo, então, este modelo simples é um produto de três componentes: a taxa constante ( $r$ ), uma medida da dimensão da população ( $N$ ) e uma medida da porção do factor limitante disponível não utilizado pela população ( $1 - N/K$ ).

A equação logística também pode ser escrita em termos da taxa de acréscimo por geração,  $R$ , como se segue:

$$\frac{dN}{dt} = N \log_e R \left( \frac{K - N}{K} \right)$$

Deve destacar-se nesta altura que embora o crescimento de uma grande variedade de populações — representando microrganismos, plantas e animais — incluindo tanto populações de laboratório como naturais, siga o tipo de curva sigmóide, isto não implica necessariamente que tais populações cresçam de acordo com a equação logística. Há muitas equações matemáticas que produzem uma curva sigmóide. Quase todas as equações em que os factores negativos aumentam de qualquer forma com a densidade produzirão curvas sigmóides. Deve evitar-se um mero ajustamento matemático. Antes de se tentar comparar os dados reais com uma curva teórica é necessário ter provas de que os factores da equação operam realmente no controlo da população. A situação simples em que a resistência ambiental cresce linearmente com a densidade parece confinar-se às populações de organismos que têm ciclos biológicos muito simples, como por exemplo nas leveduras crescendo num espaço limitado (como numa cultura; ver Figura 7-11). Nas populações de plantas e animais superiores, que têm ciclos biológicos complicados e longos períodos de desenvolvimento individual, é provável que se produzam respostas diferidas que modificam grandemente a forma de crescimento, produzindo o que Nicholson (1954) designou padrões de «densidade retardada condicionada». Em tais casos pode resultar uma curva de crescimento mais côncava (necessidade de um período mais longo para que a natalidade se torne efectiva), e quase sempre a população «ultrapassa» a asymptota superior e experimenta oscilações antes de se fixar ao nível da capacidade de sustentação (ver Figura 7-10, curva B-2). Wangersky e Cunningham (1956 e 1957) sugeriram uma modificação da equação logística para incluir dois tipos de atraso

temporal: (1) o tempo necessário para um organismo começar a aumentar quando as condições são favoráveis e (2) o tempo necessário para os organismos reagirem a uma aglomeração desfavorável mediante a alteração dos índices de nascimento e morte. Sendo tais atrasos temporais  $t - t_1$  e  $t - t_2$ , respectivamente, tem-se:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN_{(t-t_1)} \frac{K - N_{(t-t_2)}}{K}$$

Quando se estuda este tipo de equação mediante a utilização de um computador analógico, a densidade «ultrapassa o nível de sustentação» e oscila com amplitude decrescente com o tempo, muito à semelhança do que se ilustra no modelo gráfico da Figura 7-10, B-2. Deevey (1958) sugere que esta forma de crescimento é porventura a mais comum e o tipo que mais provavelmente exibirá a população humana apenas controlada pelos próprios efeitos de «auto-aglomeração» (isto é, caso não se aplique nenhum controlo «externo» como seja o planeamento familiar sistemático). A razão para isto é simples, e observa-se realmente com frequência a «ultrapassagem do nível de sustentação» numa escala local. Assim, quando as condições económicas são favoráveis (o espaço e os recursos baratos) as pessoas podem responder tendo muitos filhos; então 10 ou 20 anos mais tarde (o atraso temporal) as escolas e habitações ficam superlotadas uma vez que as pessoas raramente «antecipam» as necessidades antes que elas realmente ocorram. As cidades de crescimento rápido (onde a imigração é com frequência o factor de aumento) experimentam quase sempre este tipo de ultrapassagem do nível de sustentação e subsequente oscilação. Enquanto a oscilação é moderada, e se planeou com antecipação, não resultará um grande dano. De facto, com base na experiência de engenharia poderá ocorrer que uma «oscilação atenuada» seja mais fácil de tratar do que uma situação completamente assintótica. O que é alarmante é a probabilidade crescente de que todas as cidades possam ultrapassar os respectivos limites, quanto a recursos, simultaneamente, e já se não possa conseguir alívio transportando simplesmente a população excedente para outro lugar; ou pela entrada de fundos de assistência (taxas, etc.) vindos de qualquer parte (uma vez que a «qualquer parte» se encontra igualmente sob tensão).

Muitas modificações no modelo logístico básico têm sido sugeridas numa tentativa para tomar em conta as interacções complexas do ciclo biológico que caracterizam os organismos superiores. Smith (1963), por exemplo, sugeriu a adição de uma constante de manutenção,  $c$  (= índice de substituição na saturação), de modo que uma razão  $r/c$  (crescimento para manutenção) modifique o componente autolimitador da equação; uma tal forma proporciona um modelo mais realista do crescimento das populações de *Daphnia* num ambiente com alimento limitado. Slobodkin (1962, Capítulo 9) discute em detalhe a possibilidade de adicionar coeficientes de primeira, segunda e terceira ordem capazes de representar a competição, a alteração metabólica do ambiente e as interacções sociais, respectivamente.

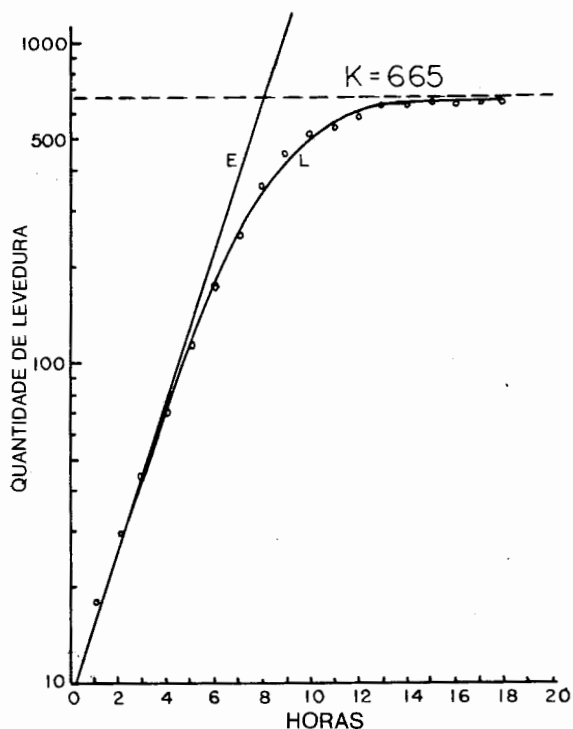
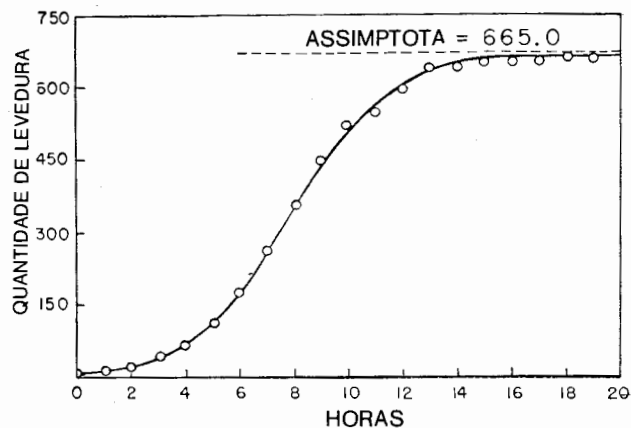


Figura 7-11. Crescimento da levedura em cultura. Um caso simples de forma de crescimento sigmóide em que a resistência ambiental (neste caso, factores prejudiciais produzidos pelos próprios organismos) é linearmente proporcional à densidade. Os círculos abertos são valores de crescimento observados; as linhas contínuas são curvas traçadas a partir de equações. No gráfico superior, o crescimento da levedura é representado numa escala aritmética e a curva logística foi ajustada aos dados. No gráfico inferior, esses mesmos dados são representados (L) com a quantidade de levedura numa escala logarítmica; inclui-se uma curva exponencial (E) para ilustrar como seria o crescimento sem restrições autolimitantes. Ver dados e equações no Quadro 7-6. (Traçado a partir de dados de Pearl, 1927; gráfico superior retirado de Allee *et al.*, 1949.)

## Exemplos

A Figura 7-11 ilustra o tipo de crescimento sigmóide na sua forma mais simples; a Figura 7-12 ilustra o padrão em forma de J. No último caso os trips (pequenos insectos) aumentam rapidamente durante os anos favoráveis até que no

fim da estação se verifica uma fase de abrandamento, depois da qual ocorre um declínio igualmente rápido. Em anos menos favoráveis a forma de crescimento é mais sigmóide. Falando em termos gerais, a forma em J deve ser considerada como uma curva sigmóide incompleta uma vez que ocorre um efeito limitante súbito antes que os efeitos autolimitantes no interior da população se tornem importantes.

Na Figura 7-11 o crescimento da levedura está representado graficamente tanto em escala aritmética (gráfico superior) como logarítmica (gráfico inferior), e com ajuste de uma curva logística aos dados. Note-se que no gráfico semilogarítmico essa curva toma mais a forma de um «J» invertido do que de um «S». No gráfico inferior também se apresenta uma curva exponencial (linha recta – E) para ilustrar como seria o crescimento se não estivesse limitado pelo tamanho do recipiente

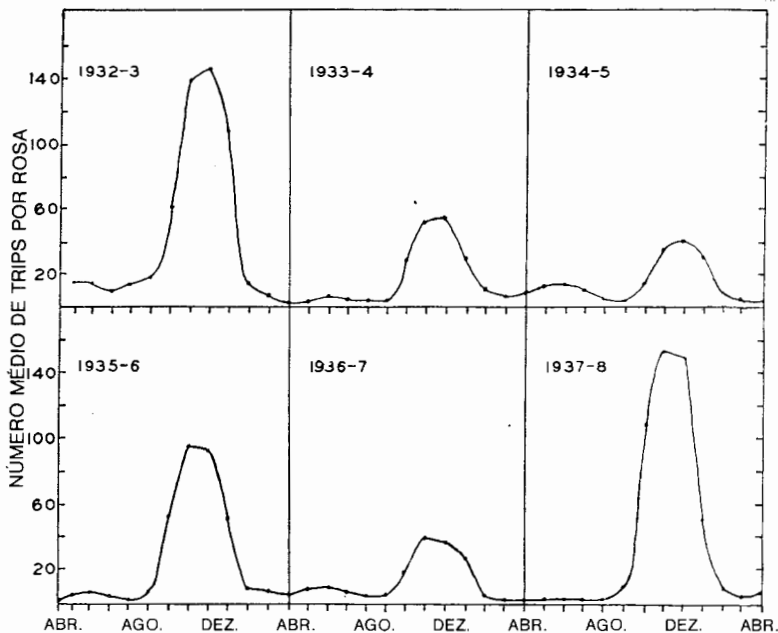


Figura 7-12. Alterações estacionais numa população de trips adultos vivendo em rosas. (Gráfico construído a partir dos dados de Davidson e Andrewartha, 1948.)

da cultura e pela densidade da população. Os dados e as equações são apresentadas no Quadro 7-6; observe-se que as equações estão em formas integradas para as equações logística e exponencial (forma de crescimento em J) como já foi descrito, com os valores reais introduzidos em lugar das constantes  $K$ ,  $a$  e  $r$ . O crescimento real (observado) das leveduras foi essencialmente exponencial para as primeiras três horas embora depois haja decrescido consideravelmente em conformidade com a forma de crescimento logístico. A área entre as duas curvas (diagrama inferior,

Figura 7-11) pode ser tomada como uma medida quantitativa da resistência ambiental. A vantagem do gráfico semilogarítmico é a de que qualquer desvio relativamente a uma linha recta indica uma alteração na taxa de crescimento da população ( $dN/dt$ ); quanto mais a curva arqueia, tanto maior é a alteração. Se bem que o crescimento logístico simples esteja provavelmente limitado a organismos pequenos ou aos que têm ciclos biológicos simples, o padrão de crescimento sigmóide pode ser observado em organismos maiores quando estes são introduzidos num ambiente novo e temporariamente ilimitado. As expansões para além do nível máximo e as oscilações acontecem como se indicou no Enunciado. Na Figura 7-13 apresenta-se um bom exemplo de crescimento de uma destas populações. Introduziram-se ovelhas na ilha da Tasmânia perto da Austrália por volta de 1800, tendo-se guardado registos relativamente bons do número presente. Este seguiu a curva sigmóide com uma moderada ultrapassagem de uma asymptota geral de cerca de 1700 000 ovelhas e oscilações em torno dela. Algumas das flutuações que ocorreram depois de 1860 ficaram a dever-se provavelmente a variações nos factores do clima.

### Quadro 7-6

#### *Crescimento de Levedura numa Cultura \**

TEMPO EM HORAS	BIOMASSA OBSERVADA DE LEVEDURA	BIOMASSA CALCULADA A PARTIR DA EQUAÇÃO LOGÍSTICA †	BIOMASSA CALCULADA A PARTIR DA EQUAÇÃO EXPONENCIAL †† (EM NÚMEROS REDONDOS)
0	9,6	9,9	9,6
1	18,3	16,8	17
2	29,0	28,2	28
3	47,2	46,7	48
4	71,1	76,0	82
5	119,1	120,1	139
6	174,6	181,9	238
7	257,3	260,3	408
8	350,7	348,2	694
9	441,0	433,9	1 238
10	513,3	506,9	2 042
11	559,7	562,3	3 504
12	594,8	600,8	5 904
13	629,4	625,8	
14	640,8	641,5	
15	651,1	651,0	
16	655,9	656,7	
17	659,6	660,7	
18	661,8	662,1	14 765

\* Segundo Pearl (1927) de dados de Carlson.

$$† N = \frac{665}{1 + e^{4,1896 - 0,5355t}}$$

$$†† N_t = N_0 e^{0,5355t}$$

( $N_0 = 9,6$ )



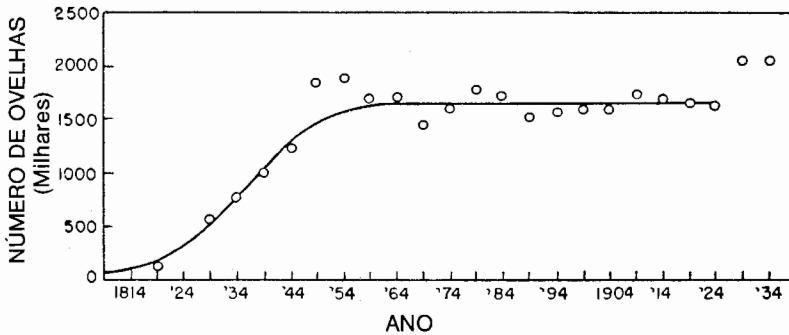


Figura 7-13. Crescimento de uma população de ovelhas num ambiente novo na Tasmânia. Os círculos são médias para períodos de 5 anos. (De Davidson, 1938.)

A validade geral da forma sigmóide de crescimento é indicada pelo facto da taxa de crescimento ser usualmente uma função decrescente da densidade dentro dos limites das dimensões «normais» das populações que se encontram em ecossistemas em equilíbrio. Tanner (1966) encontrou uma correlação negativa estatisticamente significativa entre a taxa de crescimento e a densidade em dois terços de 63 populações de insectos e vertebrados de laboratório e de campo de que havia dados disponíveis na literatura. De forma interessante, *a população humana foi a única que mostrou uma correlação positiva significativa!* Contudo, muitas populações animais devem «escapar» ao controlo de densidade de quando em quando (como o homem o faz actualmente), uma vez que o índice de crescimento se torna independente, ou uma função crescente, da densidade. Parece que nas populações de plantas a situação é semelhante. Harper *et al.* (1965) relatou que o estabelecimento das novas plantas de semente é limitada pela densidade quando as «micro-estações» no solo eram escassas, embora não quando abundavam. Na secção seguinte serão examinados casos de oscilações, erupções e expansões para além do nível de sustentação, com a intenção de que tais exemplos possam revelar mecanismos que operam na situação mais «normal» em que o tamanho da população se desvia da assíntota em menor grau.

## 9. FLUTUAÇÕES DA POPULAÇÃO E AS CHAMADAS OSCILAÇÕES «CÍCLICAS»

### Enunciado

Quando as populações completam o seu crescimento, e  $\Delta N/\Delta t$  tem em média o valor zero, a densidade da população tende a flutuar para cima e para baixo da assíntota superior ou nível da capacidade de sustentação, mesmo nas populações

que estão sujeitas a uma forma de crescimento autolimitado ou a outras formas de controlo de retroalimentação. Tais flutuações podem resultar de alterações no ambiente físico que, com efeito, fazem subir e baixar o nível assintótico, ou de interações no interior da população, ou de ambas, ou entre populações com apertada interação. Assim, as flutuações podem ocorrer mesmo num ambiente constante como é possível manter em laboratório. Na natureza, é importante distinguir entre (1) alterações estacionais no tamanho da população, acima de tudo controladas por adaptações ao longo do ciclo biológico associadas com alterações estacionais nos factores ambientais e (2) flutuações anuais. Para efeitos de análise, estas últimas podem ser consideradas sob dois títulos: (a) flutuações controladas principalmente por diferenças anuais no ambiente físico da população, ou factores extrínsecos (isto é, fora da esfera das interações da população) e (b) oscilações principalmente controladas pela dinâmica da população, ou factores intrínsecos (isto é, factores no interior das populações). Em geral, as primeiras tendem a ser irregulares e claramente relacionadas com a variação num ou mais dos principais factores físicos limitantes (como, por exemplo, a temperatura ou a pluviosidade), ao passo que as últimas exibem com frequência uma tal regularidade que o termo «ciclos» parece apropriado (e as espécies que apresentam uma tal variação regular no seu tamanho são com frequência conhecidas como espécies «cíclicas»). Como se viu na secção anterior, as oscilações violentas serão inerentes às populações que exibem uma forma de crescimento em J e as oscilações atenuadas serão características de uma forma de crescimento em S, na qual ocorrem atrasos temporais relacionados com o ciclo biológico. Sabe-se, naturalmente, que tanto os factores extrínsecos como os intrínsecos influenciam todas as flutuações; o problema fundamental consiste em avaliar a importância de cada um, ou pelo menos em determinar qual é a causa principal da variação em casos específicos. Tem sido observado repetidamente que as densidades de populações de espécies flutuam de ano para ano mais violentamente nos ecossistemas simples, em que as comunidades estão compostas por populações de um número de espécies relativamente pequeno (isto é, onde a diversidade de espécies e a diversidade de padrão são baixas; ver Capítulo 6), como, por exemplo, nas comunidades do ártico e nas comunidades florestais artificiais de pinheiros.

## **Explicação e Exemplos**

1. AMOSTRAS DE DIVERSOS TIPOS DE VARIAÇÕES DE DENSIDADE DA POPULAÇÃO. O mecanismo que se encontra na base do fluxo e refluxo da dimensão da população constitui um problema apaixonante da ecologia apenas em parte resolvido. Como se indicou no parágrafo anterior, as flutuações podem resultar logicamente de variações no ambiente físico externo, como sejam, por exemplo, as variações climáticas. Tais flutuações poderão ser classificadas como de natureza

extrínseca, uma vez que são provocadas por factores externos à população ou à comunidade — isto é, por factores não biológicos. Por outro lado, é também lógico que flutuações pronunciadas possam resultar de factores intrínsecos, isto é, de acontecimentos que ocorrem parcialmente no interior da comunidade, como a predação, as doenças e o tipo de forma de crescimento inerente. Com frequência é difícil distinguir quantitativamente entre estas possibilidades. Algumas vezes apenas se pode estabelecer que certos tipos definidos de flutuações ou oscilações são característicos de dadas populações em certas regiões, sem que se seja capaz de assinalar as causas. Uma vez que, como se destacou em capítulos anteriores, as populações modificam e compensam as perturbações provocadas pelo factor físico, pode-se reafirmar o seguinte princípio básico: Quanto mais altamente organizada e madura é a comunidade e mais estável o ambiente, menor será a amplitude das flutuações na densidade da população com o decorrer do tempo. O desenvolvimento da homeostasia da comunidade será examinado no Capítulo 9.

Todos estão familiarizados com as variações estacionais no tamanho da população. Todos esperam que em certas alturas do ano os mosquitos sejam abundantes ou que os bosques estejam cheios de aves, ou os campos repletos de ambrósia; noutras estações as populações destes organismos podem definir até ao ponto de desaparecer. Embora seja difícil encontrar na natureza populações de animais, microrganismos e plantas herbáceas que não apresentem alguma alteração estacional na dimensão, as flutuações mais pronunciadas ocorrem com organismos que têm estações de reprodução limitadas, especialmente aqueles com ciclos de vida curtos e os que apresentam padrões de dispersão estacional pronunciada (isto é, migração). A Figura 7-12, já referida, ilustra não apenas a forma de crescimento em J (sem nível de equilíbrio nas densidades mais elevadas) mas também as flutuações estacionais e anuais, tal como foram reveladas por um estudo sistemático ao longo de um certo período de anos. Um padrão deste tipo é provavelmente típico da maior parte dos insectos e dos organismos «anuais» entre as plantas e os animais. Em situações aquáticas, tanto de água doce como oceânica, os ciclos anuais nas populações de plâncton têm sido estudados e modelados muito intensivamente, como se encontra descrito no Capítulo 11 (Figura 11-8, página 494).

São tão características dos trópicos como das regiões temperadas e ártica as variações estacionais pronunciadas na densidade da população. Por exemplo, Bates (1945) verificou que a abundância relativa de apenas uma de entre sete espécies de mosquitos tropicais não apresentou variações estacionais (Figura 7-14). As flutuações nos trópicos estão com frequência relacionadas com a chuva, embora o possam estar com periodicidades inerentes que ocorrem no interior da comunidade. As densidades de insectos e aves, por exemplo, podem flutuar com a periodicidade da floração e da frutificação das plantas que ocorre mesmo num ambiente constante de floresta tropical húmida.

Na Figura 7-15 apresenta-se um exemplo típico de uma variação um tanto irregular na dimensão da população que parece estar correlacionada com o clima. Durante a maior parte dos anos as populações de garças permanecem relativamente constantes nas duas áreas da Grã-Bretanha; aparentemente os ambientes locais proporcionam uma capacidade de sustentação relativamente estável para as garças. Con-

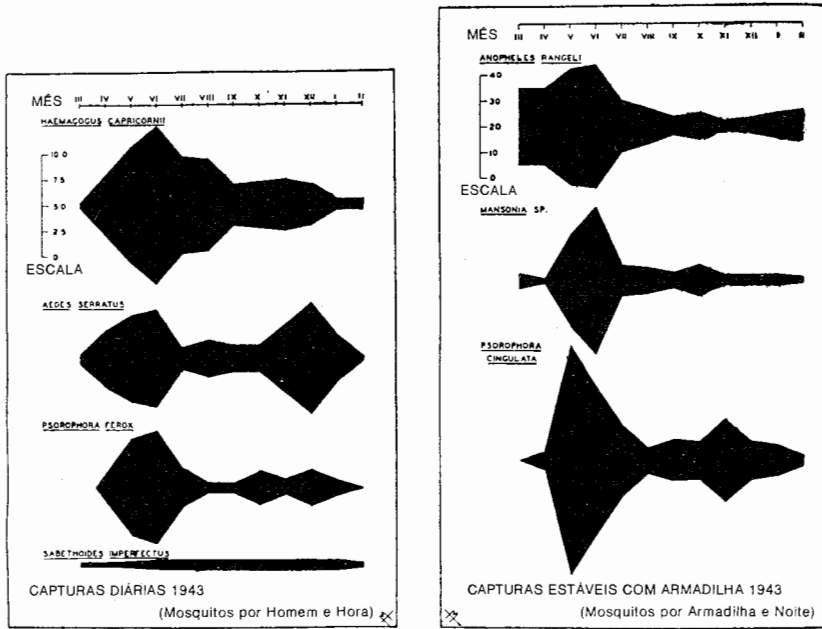


Figura 7-14. Alterações estacionais na abundância de sete espécies de mosquitos no ambiente tropical do leste da Colômbia. (Segundo Bates, 1945.)

tudo, um pronunciado declínio na densidade com subsequente recuperação ocorreu a seguir a cada uma de três séries de Invernos severos (como fica indicado ao longo da parte superior da Figura 7-15). O facto das alterações na densidade nas duas áreas terem sido síncronas confere credibilidade à correlação com a mortalidade de Inverno. Contar com mais de uma área de investigação é uma boa regra para o estudo ecológico de campo! Incidentalmente, as populações de aves encontram-se entre as mais intensamente estudadas, e os resultados de tais estudos têm dado grande contribuição para a teoria da população. Veja-se Lack (1966) para efeitos de um bom sumário sobre populações de aves.

Variações interessantes na densidade, e apenas parcialmente compreendidas, são aquelas que não estão relacionadas com a estação ou com alterações anuais óbvias, mas que envolvem oscilações regulares ou cíclicas de abundância com pontos altos e depressões que ocorrem por sistema passados poucos anos, com uma tal

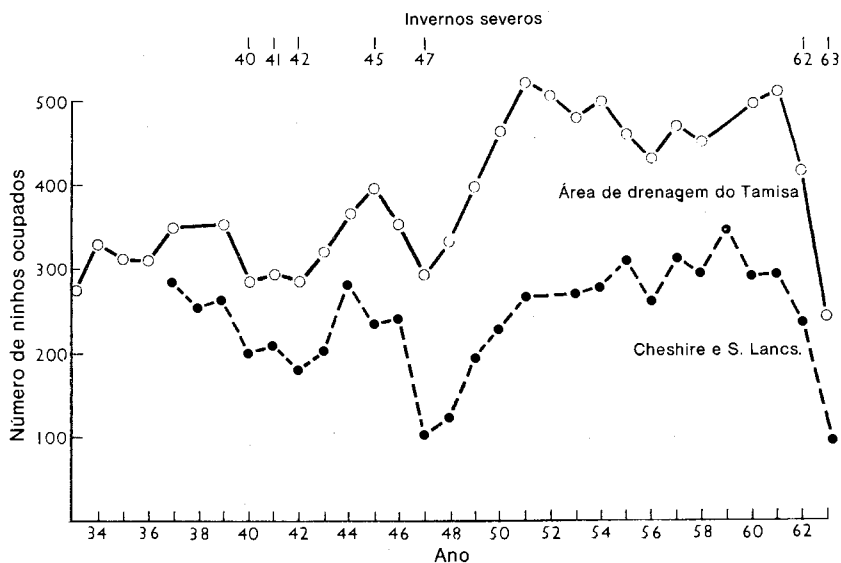


Figura 7-15. Alterações na abundância da garça *Ardea cinerea* em duas áreas da Grã-Bretanha entre 1933 e 1963. Está indicada a relação entre Invernos frios e um declínio na abundância. (De Lack, 1966.)

regularidade que a dimensão da população pode ser prevista antecipadamente. Os casos que melhor se conhecem referem-se a mamíferos, aves, insectos, peixes e à produção de sementes em plantas dos ambientes setentrionais. Entre os mamíferos, os exemplos que se encontram mais bem estudados exibem uma periodicidade de 9 a 10 anos ou de 3 a 4 anos. Exemplos clássicos de uma oscilação de 9 a 10 anos são o da lebre-das-neves ou lebre variável e o do lince (Figura 7-16). Desde cerca de 1800 a Hudson Bay Company do Canadá tem conservado registos das peles carregadas dos animais abatidos em cada ano. Quando representados graficamente estes registos mostram que o lince, por exemplo, alcançou um máximo de população todos os 9 ou 10 anos, em média 9,6 anos, durante este longo período de tempo. Os picos de abundância são muitas vezes seguidos por «colapsos», ou declínios rápidos, tornando-se o lince extremamente escasso durante vários anos. A lebre-das-neves segue o mesmo ciclo, com um auge de abundância que precede geralmente o do lince em um ou mais anos. Como o lince está largamente dependente da lebre para efeitos alimentares, é óbvio que o ciclo do predador está relacionado com o da presa, embora não se trate estritamente de uma interacção de causa e efeito predador-presa, uma vez que as lebres têm «ciclos» em áreas onde não há lincas. O ciclo mais curto, de 3 a 4 anos, é característico de muitos murídeos (roedores) do norte (lemingues, ratos, ratos do campo) e respectivos predadores (especialmente o bufo-nival ou branco e as raposas). O ciclo dos lemingues da tundra,

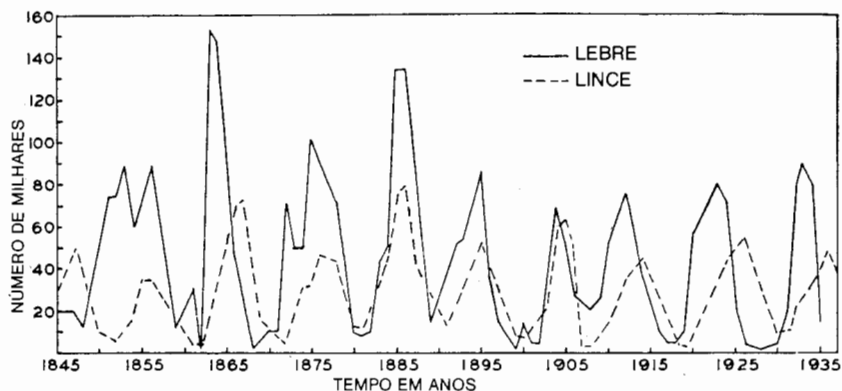


Figura 7-16. Alterações na abundância do lince e da lebre-das-neves, de acordo com o número de peles recebidas pela Hudson Bay Company. Trata-se de um caso clássico de oscilação cíclica na densidade da população. (Reproduzido de MacLulich, 1937.)

da raposa do ártico e do bufo-nival são casos clássicos bem documentados (Elton, 1942). Todos os três ou quatro anos, em enormes áreas da tundra do norte dos dois continentes, os lemingues (duas espécies na Eurásia e uma na América do Norte do gênero *Lemmus* e uma espécie de *Dicrostonyx* na América do Norte) tornam-se extremamente abundantes e logo «colapsam», frequentemente numa só estação. As raposas e os bufos, que aumentam em número à medida que o seu alimento aumenta, decrescem de seguida muito rapidamente. Os bufos podem emigrar rumo ao sul para os Estados Unidos (às vezes chegam a alcançar a Geórgia) em busca de alimento. Esta migração eruptiva de aves em excesso é aparentemente um movimento de um só sentido; poucos bufos regressam se é que regressam alguns. A população de bufos «colapsa» em resultado de um movimento de dispersão. Esta oscilação é tão regular que nos Estados Unidos os estudantes de ornitologia podem contar com uma invasão do bufo-nival todos os 3 ou 4 anos. Uma vez que essas aves se notam muito bem e surgem por toda a parte à volta das cidades, atraem muito a atenção, aparecendo as suas fotografias nos periódicos e as respectivas peles nas lojas dos taxidermistas locais. Nos anos que medeiam entre entradas, poucos ou nenhuns bufos são vistos nos Estados Unidos ou no sul do Canadá. Gross (1947) e Shelford (1943) analisaram os registos das entradas e mostraram que estão relacionadas com o decréscimo periódico na abundância do lemingue, o seu principal alimento. Na Europa, embora aparentemente não na América do Norte, os próprios lemingues tornam-se tão abundantes no auge do ciclo que têm de emigrar dos respectivos habitats superlotados. Elton (1942) descreveu de uma forma vivida as famosas «migrações» dos lemingues na Noruega. Os animais passam através das vilas em tal número que os cães e os gatos se cansam de os matar e acabam por ignorar a orda. Ao chegarem ao mar, muitos afogam-se. Assim, à

*Figura 7-17.* A lebre-das-neves ou lebre variável, famosa nos anais ecológicos pelo seu espetacular ciclo de abundância (ver Figura 7-16). O espécimen ilustrado apresenta-se com a sua pelagem de Inverno. Está comprovado que a mudança da pelagem parda de Verão para a branca de Inverno é controlada pela fotoperiodicidade. (Fotografia do U.S. Soil Conservation Service.)



semelhança da erupção do bufo, o movimento dos lemingues é num só sentido. Estas emigrações espectaculares não acontecem todos os 4 anos no apogeu da densidade, mas apenas nos anos em que esta é excepcionalmente elevada. Com frequência a população baixa sem que os animais deixem a tundra ou as montanhas.

Na Figura 7-18 apresentam-se dois exemplos de registos prolongados de oscilações violentas em insectos da folhagem em florestas da Europa. Estes ciclos pronunciados têm sido registados principalmente nas florestas setentrionais, especialmente em povoamentos puros de coníferas. Como se ilustra na Figura 7-18, a densidade pode variar ao longo de cinco ordens de grandeza (ciclos logarítmicos). Por exemplo, a densidade das larvas de *Bupalus* (as lagartas deixam-se cair na folhada do solo da floresta para se reproduzir, proporcionando assim o momento conveniente no seu ciclo de vida para a realização de um censo) variou desde menos de uma a mais de 10 000 por 1000 m<sup>2</sup> (0,001 a 10 por m<sup>2</sup>). É fácil de imaginar que com 10 000

borboletas potenciais emergindo de cada 1000 m<sup>2</sup>, e com várias gerações numa estação, poderão ser produzidas lagartas suficientes para desfolhar e mesmo matar as árvores, como frequentemente acontece. Os ciclos das lagartas desfolhadoras não é tão regular como as oscilações do bufo-nival, e as respectivas periodicidades parecem localizar-se algures entre os 4 e os 10 anos (os picos de abundância conduzem a uma média de 7,8 e 8,8 anos nos dois exemplos apresentados). Nem são síncronos os ciclos de diferentes espécies. As erupções periódicas dos insectos da espécie *Choristoneura fumiferana* que ataca o gomo da píceia e da espécie *Malacosoma disstria* são exemplos bem conhecidos de padrões similares na parte setentrional da América do Norte. Como se verificará no Capítulo 9, a «coevolução» da interacção insecto-árvore acarreta um comportamento cíclico de todo o ecossistema.

Provavelmente a mais famosa de todas as oscilações de populações de insectos é a que envolve os gafanhotos. Na Eurásia os registos de erupções da espécie *Locusta migratoria* remontam à antiguidade (Carpenter, 1940a). O gafanhoto vive no deserto ou em região semi-árida e na maioria dos anos não é migratório, não come as colheitas e não atrai atenção. A intervalos, contudo, a densidade da população aumenta enormemente; o gafanhoto torna-se de facto morfologicamente diferente (desenvolve asas mais longas, etc.) sob os efeitos da aglomeração (\*), e emigra para as terras cultivadas, consumindo tudo no seu percurso. Uvarov (1957) assinala que as actividades do homem, como a substituição de culturas e o sobrepastoreio, tendem mais a incrementar do que a diminuir a probabilidade de um surto, uma vez que uma mistura ou mosaico de vegetação e de terra nua (na qual os gafanhotos põem os ovos) é favorável ao crescimento da população em forma exponencial ou em J. Parece que estamos aqui a tratar de um caso de explosão de população originada pela combinação no ambiente da instabilidade e da simplicidade. Como no caso do lemingue, é provável que nem toda a população máxima seja acompanhada por uma emigração; portanto, a frequência das pragas não representa necessariamente a verdadeira periodicidade das oscilações de densidade. Mesmo assim entre 1695 e 1895 foram registados surtos pelo menos uma vez em cada 40 anos. Waloff (1966) apresenta um inventário histórico mais recente das erupções e das recessões do gafanhoto do deserto.

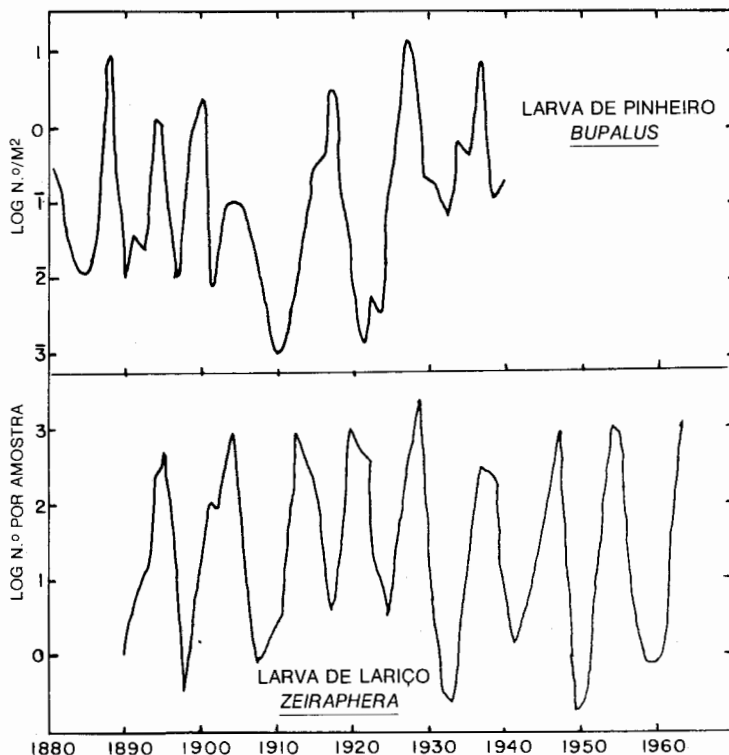
Um tipo interessante de oscilação de «predador-presa» envolve plantas e animais. A produção de semente nas coníferas é «cíclica», e as aves comedoras de semente e outros animais apresentam oscilações correspondentes.

2. TEORIAS SOBRE O MECANISMO DO TIPO OSCILATÓRIO VIOLENTO DAS FLUTUAÇÕES DA POPULAÇÃO. Como se indicou previamente, as flutuações acima e abaixo de um nível de equilíbrio afiguram-se como características da maior parte

(\*) As formas solitárias e migratórias ocorrem num certo número de espécies de gafanhotos e foram descritas com frequência como espécies distintas, antes de serem conhecidas as suas verdadeiras relações.



Figura 7-18. Flutuações no número de duas espécies de borboletas cujas larvas se alimentam de folhagem de coníferas. *Em cima*: A larva *Bupalus* do pinheiro em florestas de pinheiro em Litzlingen, Alemanha, ordenadas em povoamentos puros. *Em baixo*: A larva do lariço, *Zeiraphera griseana*, em florestas de lariço no vale suíço de Engadin. (Gráfico superior reproduzido de Varley, 1949; gráfico inferior reproduzido de Baltensweiler, 1964.)



das populações, o que seria de facto de esperar sob a influência variada dos factores naturais, se bem que os ciclos regulares de abundância pareçam um tanto paradoxais face à notória irregularidade da natureza! As duas características seguintes destas oscilações chamam a atenção: (1) são mais pronunciadas nos sistemas menos complexos das regiões setentrionais, como os exemplos atrás descritos tornam evidente; e (2) embora as culminâncias da abundância possam ocorrer simultaneamente em extensas áreas, as culminâncias na mesma espécie em diferentes regiões de forma alguma são sempre coincidentes. As teorias que têm sido avançadas para explicar os ciclos na densidade podem ser agrupadas sob diversos títulos como se segue: (1) teorias meteorológicas, (2) teoria das flutuações casuais, (3) teorias da interacção na população e (4) teorias da interacção ao nível trófico. Será apresentado nos vários parágrafos seguintes um breve resumo de cada qual.

Até agora têm sido infrutíferas as tentativas para relacionar estas oscilações regulares com factores do clima, não obstante o facto da respectiva sincronia e proeminência nas latitudes setentrionais parecer sugerir algum acontecimento cíclico fora do ecossistema local. Houve uma altura em que o ciclo das manchas solares, que ocasiona alterações importantes no clima, foi considerado por muitos como uma explicação adequada para o ciclo do linco e outros ciclos de 10 anos. Contudo,

MacLulich (1937) e outros demonstraram não haver realmente correlação. Até ao presente, não foram demonstradas periodicidades climáticas comuns envolvendo áreas extensas correspondentes a intervalos de 3 a 4 anos. Mesmo se houvesse boas correlações, o problema continuaria por resolver até que pudesse ser demonstrado de que maneira as manchas solares, os ultra-violetas ou outros factores do clima afectam a natalidade, a mortalidade, a dispersão, ou outras características da população. Como se realçou atrás na análise feita, as correlações (ou «ajustamento do ciclo») sem provas do seu mecanismo são perigosas.

Palmgren (1949) e Cole (1951 e 1954) sugeriram que o que parece ser oscilações regulares poderá resultar de variações casuais no complexo ambiente biótico e abiótico da população (recorde-se que na Secção 5, Capítulo 6, se consideraram «os padrões estocásticos resultantes de forças casuais» como um dos elementos responsáveis pelos padrões das comunidades); caso isto seja assim, não se poderá isolar nenhum factor como sendo mais importante do que todos os outros. Keith (1963) fez uma análise estatística detalhada dos ciclos das aves e dos mamíferos setentrionais e concluiu que o ciclo de 10 anos é «real» (isto é, não casual), ainda que seja difícil provar que os ciclos mais curtos não são devidos a flutuações casuais. Para além da lebre-das-neves e do lince, demonstrou que o lagópode de poupa exhibe um ciclo de 7 a 10 anos que é síncrono em grandes áreas do Canadá e dos estados dos lagos e também geralmente síncrono com os ciclos do bufo. O lagópode da pradaria, o lagópode branco, os ratos almiscarados e as raposas são outras espécies que experimentam ciclos de duração semelhante, embora com frequência em escala mais localizada ou irregular. De forma bastante interessante, a perdiz da Hungria parece ter «adoptado» um ciclo de 10 anos no seu novo ambiente na América do Norte setentrional, se bem que a espécie não tenha sido introduzida há tempo suficiente para que se haja obtido dados suficientes. Keith concluiu que o ciclo de «10 anos» se encontra limitado ao bioma das coníferas do norte e seus ecotonos da América do Norte (para figuração desta região ver Figura 14-8) e que não é evidente na Europa. Em contraste, e como se viu, os ciclos de 7 a 10 anos nas pragas de insectos florestais encontram-se bem documentados na Europa.

Caso se possa provar que os factores do clima, casuais ou outros, não constituem a causa principal de oscilações violentas, então deverá olhar-se naturalmente para causas existentes no interior das próprias populações (isto é, para «factores intrínsecos»). Aqui existe uma certa prova de mecanismos possíveis capazes de operar em conexão com o estado atmosférico ou outras alterações nos factores físicos. Como já se referiu na análise da forma de crescimento da população, podem esperar-se oscilações na densidade nas populações que experimentam durante um certo período de tempo um crescimento exponencial mais ou menos ilimitado, uma vez que tais populações poderão exceder os limites de algum factor limitante mais do que alcançar o estado constante. Quanto mais simples for o ecossistema (isto é,

menor o número de espécies e de factores limitantes principais), tanto maior será a probabilidade de desequilíbrios temporários. A simples sobrepopulação (seguida de um inevitável declínio) pode assim originar oscilações, como se ilustrou na Figura 7-10B-3, com um período que tem a possibilidade de ser proporcional à taxa intrínseca de acréscimo; ou podem ser originadas ou acrescidas pela interacção predador-presa. Como será discutido mais adiante, um sistema contendo uma só presa e um só predador especializado em comê-la pode oscilar mesmo num ambiente físico constante de laboratório (ver Utida, 1957), se bem que tais sistemas simples de predador-presa usualmente se extinguam ou as oscilações abrandem com o tempo (ver Figura 7-33). Como foi referido na secção anterior, as populações «escapam» com frequência ao controlo da capacidade de sustentação (seja abiótico ou biótico); aquilo que pode ser designado por «teoria da sobrepopulação dos ciclos» baseia-se na ideia de que certas populações nos ecossistemas setentrionais «escapam» a intervalos regulares mais do que ocasionalmente ou a intervalos irregulares.

Existem cada vez mais provas de que as alterações fisiológicas e genéticas nos indivíduos e nas populações acompanham as oscilações violentas na densidade da população. Até que ponto estas alterações causam as oscilações ou são meramente adaptações a essas oscilações, constitui neste momento matéria de controvérsia, embora a maior parte dos investigadores esteja de acordo que tais alterações podem pelo menos modificar a periodicidade ou a amplitude das flutuações. Com base na sensacional teoria médica do «stress» (isto é, o síndrome geral de adaptação), Christain e seus colaboradores (ver Christain, 1950, 1961 e 1963; Christain e Davis, 1964) reuniram um considerável número de provas, tanto de campo como de laboratório, de que nos vertebrados superiores o amontoamento provoca um aumento nas glândulas supra-renais o que é característico de alterações no equilíbrio que, por seu turno, produzem alterações no comportamento, no potencial reprodutor e na resistência à doença ou a outras pressões. Tais alterações combinam-se com frequência provocando um «colapso súbito» na densidade da população. Por exemplo, as lebres-das-neves morrem com frequência subitamente no auge da densidade de uma «doença de choque» que tem sido demonstrado estar associada a um aumento das supra-renais e a outras evidências de desequilíbrio endócrino. Em insectos cíclicos Wellington (1957, 1960) verificou que na fase ascensional do ciclo as lagartas da espécie *Malacosoma disstria* constroem ninhos compridos que aumentam ou abandonam fazendo outros, e os indivíduos se movem activamente para a folhagem para se alimentarem. No auge da densidade as lagartas tornam-se inactivas, constroem ninhos compactos, alimentam-se menos e ficam sujeitas a doença. Os adultos saídos das lagartas preguiçosas eram também preguiçosos e não punham os ovos muito longe. Na larva do lariço (*Zeiraphera griseana*), cujos ciclos de abundância se apresentam na Figura 7-18B, raças fisiológicas «forte» e «débil» que são «quase com certeza genéticas» (ver um resumo detalhado da ecologia desta espécie em Clark,

Grier, Hughes e Morris, 1967, páginas 124-136) alternam nas fases de densidade baixa e alta do ciclo. Chitty (1960, 1967) sugere que as alterações genéticas deste tipo explicam as diferenças no comportamento agressivo e na sobrevivência que se observam em diferentes fases dos ciclos do rato do campo. Tais «síndromes de adaptação» parecem ser naturalmente mecanismos que «atenuam» a oscilação evitando assim uma flutuação muito grande que poderia danificar o ecossistema e pôr em perigo a sobrevivência da espécie.

Um quarto grupo de teorias anda à volta da ideia de que os ciclos de abundância são intrínsecos ao nível do ecossistema mais do que ao nível da população. Certamente alterações de densidade que variam ao longo de diversas ordens de grandeza devem envolver não apenas níveis tróficos secundários, como predador e presa, mas também as interações primárias entre plantas e herbívoros. Um exemplo de uma teoria ao nível de ecossistema é a «hipótese de recuperação do nutriente» de Schultz (1964, 1969), proposta para explicar os ciclos «microtinos» na tundra. De acordo com esta hipótese, suportada por dados retirados de estudos de ciclos minerais, um forte pastoreio realizado pelos lemingues durante o ano de máxima abundância fixa e reduz a disponibilidade dos nutrientes minerais (especialmente o fósforo) no ano seguinte, de tal forma que o alimento dos lemingues tem uma qualidade nutricional baixa; o crescimento e a sobrevivência dos jovens são em conformidade grandemente reduzidos. Durante o terceiro ou quarto ano é reposta a reciclagem de nutrientes, as plantas recuperam e o ecossistema pode suportar novamente uma alta densidade de lemingues.

Dedicou-se um espaço um tanto extenso ao exame dos ciclos de abundância de amplitude grande não por motivo de estes serem particularmente comuns no mundo em geral mas sim porque o seu estudo revela funções e interações que têm provavelmente uma aplicação geral, embora não possam ser tão evidentes em populações cuja densidade se encontra sob um melhor controlo. O problema da oscilação cíclica em qualquer caso específico pode bem resumir-se a determinar até que ponto um ou vários factores são principalmente por ele responsáveis ou se as causas são tão numerosas que se torna difícil esclarecer o assunto, mesmo que a interacção total possa ser entendida como aquilo que Cole (1957) chama «simplicidade secundária» na aceção de que a regularidade pode ser «não maior do que a que se encontra numa sequência de números casuais». Como se indicou, a primeira é certamente possível em ecossistemas simples, quer sejam experimentais ou naturais; a última deve ser mais plausível nos ecossistemas complexos.

Tendo-se considerado um certo número de problemas específicos interessantes, está-se em boas condições para analisar o problema mais geral da regulação da população.

## 10. REGULAÇÃO DA POPULAÇÃO E OS CONCEITOS DE ACÇÕES INDEPENDENTES E DEPENDENTES DA DENSIDADE NO SEU CONTROLO

### Enunciado

Nos ecossistemas submetidos a pressão física, de baixa diversidade, ou naqueles que se encontram submetidos a perturbações extrínsecas irregulares ou imprevisíveis, as populações tendem a ser reguladas pelos componentes físicos, como o estado do tempo, as correntes de água, os factores químicos limitantes, a poluição, e assim por diante. Nos ecossistemas com elevada diversidade, ou naqueles que não estão sujeitos a pressão física, as populações tendem a estar controladas biologicamente. Em todos os ecossistemas há uma forte tendência por parte de todas as populações para evolucionar através da selecção natural até à auto-regulação (uma vez que a sobrepopulação não vai de modo nenhum ao encontro dos melhores interesses de qualquer população!) mesmo que isto seja difícil de alcançar sob uma pressão extrínseca. Do ponto de vista da própria população, os conceitos seguintes apresentam-se como corolários desta teoria geral.

Qualquer factor, seja limitante ou favorável (negativo ou positivo) para uma população, é (1) *independente da densidade* (também chamado legislativo da densidade) se o seu efeito ou acção é independente do tamanho da população, ou (2) *dependente da densidade* (também chamado regulado pela densidade) se o seu efeito na população é uma função da densidade. A acção dependente da densidade é igualmente directa no sentido de que se intensifica à medida que se aproxima o limite superior, embora também possa acontecer o contrário (decréscimo na intensidade com o aumento de densidade). Os factores dependentes directamente da densidade actuam como os comandos de uma máquina (daí o termo «regulado pela densidade») e por esta razão são considerados como um dos principais agentes na prevenção da sobrepopulação, e assim responsáveis pela realização de um estado de equilíbrio. Os factores climáticos com frequência, embora não sempre, actuam de uma forma independente da densidade, ao passo que os factores bióticos (competição, parasitas, agentes patogénicos, e assim por diante) actuam com frequência, embora não sempre, de uma forma dependente da densidade.

### Explicação

Uma teoria geral para a regulação da população, tal como se apresentou nos parágrafos anteriores, resulta logicamente da análise do potencial biótico, da forma

de crescimento e da variação em torno do nível da capacidade de sustentação. Como se destacou no capítulo anterior (ver página 233), as teorias estão com frequência correlacionadas com o ambiente dos seus autores! Assim, os ecologistas que trabalham em ambientes de pressão (como sejam as regiões áridas) ou com organismos pequenos (como sejam insectos ou plâncton que têm ciclos de vida curtos, potenciais bióticos elevados e altos índices de metabolismo por grama e, assim, existências permanentes ou biomassas por unidade de espaço relativamente pequenas em qualquer altura) têm-se impressionado com o que se segue: (1) a importância do período de tempo em que a taxa de acréscimo ( $r$ ) é positiva, (2) a importância dos factores independentes da densidade, tais como o estado do tempo, na determinação da duração dos períodos favoráveis, (3) a importância mais secundária do que principal das forças autolimitantes no interior da população e (4) a falta geral de estabilidade na densidade de qualquer espécie mesmo quando o ecossistema parece estável. Estes pontos encontram-se destacados particularmente bem no conhecido livro de Andrewartha e Birch (1954). Os ecologistas que trabalham em ambientes benignos (tal como os jardins ingleses, os recifes de corais ou as florestas tropicais) ou com organismos maiores (como as aves, mamíferos ou árvores florestais, cujos ciclos de vida são mais longos e os números e a biomassa reflectem mais claramente o fluxo de energia), têm sido impressionados com o que se segue: (1) a importância dos factores dependentes da densidade, especialmente a competição intra-específica autolimitante (como na equação de crescimento sigmóide), e dos controlos interespecíficos de vários tipos (competição interespecífica, parasitas, e assim por diante), (2) a estabilidade ou pelo menos a consistência nos padrões de densidade e (3) a importância geral dos mecanismos de controlo biológico. De uma forma bastante interessante, as pessoas que trabalham com populações confinadas de organismos pequenos, como bactérias ou insectos do género *Tribolium* em cultura, também ficam impressionados com estes últimos aspectos, o que porventura não surpreende uma vez que nas culturas a biomassa por unidade de espaço é maior do que seria usual na natureza. De forma semelhante, não deverá surpreender que as pessoas que trabalham com monoculturas e florestas fiquem impressionados pela eficácia do controlo biológico! Para efeitos de uma análise das teorias do controlo dependente da densidade, ver os três importantes trabalhos de Nicholson (1954, 1957 e 1958), Lack (1954), e em Lack (1966) o apêndice.

Acima de tudo, quando se fica interessado num estudo aprofundado de populações específicas, não se deve esquecer a integração que ocorre ao nível da comunidade e do ecossistema, porque (tal como se destacou no Capítulo 2) a parte (população) não pode nunca ser completamente explicada sem que o todo (ecossistema) seja considerado, ou vice-versa. Onde haja um grande número de espécies ocupando um nível trófico (insectos herbívoros numa floresta, por exemplo), a ecologia da população de qualquer uma das espécies pode fazer pouco sentido a menos

que se conheça o que os «colaboradores» estão a fazer na comunidade nessa mesma altura.

Em última análise, então, a regulação da população deve ser uma função do tipo de ecossistema de que a população em questão constitui uma parte. Embora o colocar em contraste o ecossistema «controlado fisicamente» e o ecossistema «controlado biologicamente», como se fez, seja arbitrário e produza um «modelo» excessivamente simplificado, trata-se de um método relevante, especialmente uma vez que o homem parece estar empenhado em sistemas cada vez mais sujeitos a pressão que são incapazes de automanutenção ou auto-regulação. Os ecossistemas naturais na zona temperada que são, certamente, daqueles que melhor se conhecem de um ponto de vista ecológico, constituem termos intermédios quanto à importância dos reguladores físicos e bióticos. Milne (1957 e 1962) destaca a interacção dos controlos independente e dependente da densidade, e realça que o último é raramente «perfeito», como no modelo de crescimento sigmóide ou logístico, mas sim com frequência «imperfeito» porquanto as limitações podem ser mais efectivas a uma densidade do que a outra. No campo observa-se com frequência que um factor de controlo, como um predador, pode ser bastante eficaz face a densidades baixas da presa, embora bastante ineficaz a densidades altas quando existe um atraso na resposta da densidade do predador relativamente à densidade da presa. De facto, Holling (1961) concluiu que na predação dos insectos existe usualmente uma função crescente da densidade da presa quando a densidade desta é baixa, embora uma função decrescente (inversamente dependente da densidade) a densidades altas.

Falando estritamente, um efeito apenas poderá ser independente da densidade se for exercida uma influência constante na população, independentemente da sua dimensão. Por exemplo, se o mesmo número de caçadores for autorizado a caçar dois veados por época e caçarem até os abater, então o mesmo número de veados será removido cada ano, independentemente do número total de veados presentes. Tem sido costume, contudo, falar igualmente de um factor como «independente da densidade» se o efeito *percentual* for o mesmo independentemente da densidade, como seria o caso, por exemplo, se 10 por cento dos veados fossem removidos em cada ano, mesmo que o número afectado (removido) dependesse da densidade! Caso se pretenda fazer uma distinção, pode falar-se de um efeito percentual constante como sendo proporcional à densidade.

Uma via para clarificar estas matérias consiste em pensar em termos das equações de crescimento facultadas previamente (outro exemplo de modelos matemáticos úteis). Uma constante adicionada à equação representa, certamente, uma acção absolutamente independente da densidade. Uma constante multiplicada por  $N$  (o número existente na população) representa um efeito percentual constante independente da densidade. Qualquer factor [tal como  $(K-N)/K$ ] que aumente ou diminua percentualmente à medida que o número cresce será dependente da densidade.

Segue-se daqui que a dependência directa da densidade deve ser efectiva caso uma população haja de estar bem regulada, se se definir a *regulação da população como a tendência para voltar ao tamanho de equilíbrio, e a estabilidade da população como a tendência para permanecer a um tamanho constante.*

Porventura a parte mais importante da teoria geral apresentada é o enunciado de que «as populações evoluem para a auto-regulação». Na secção anterior descreveu-se como as alterações fisiológicas e genéticas, ou a alternância de ecotipos no tempo, podem, de certo modo, atenuar as oscilações e acelerar o retorno da densidade para níveis mais baixos. Durante os anos 60 acumularam-se provas indicando que as populações não só evitam os extremos suicidas de ir até demasiado acima ou demasiado abaixo dos níveis de saturação, como também evoluem para *a regulação da respectiva densidade a um nível nitidamente abaixo da assíntota superior ou capacidade de sustentação que poderiam alcançar caso todos os recursos em energia e espaço fossem completamente utilizados.* Desta forma a selecção natural opera na maximização da *qualidade* do ambiente individual e reduz a probabilidade da extinção da população. Wynne-Edwards (1962 e 1965) põe em destaque vigorosamente o caso da *auto-regulação* das populações, enquanto a regulação através das interacções inter-específicas ocorre segundo Pimentel (1961 e 1968) por um processo de *retroacção genética*. Wynne-Edwards documenta dois mecanismos que podem estabilizar a densidade a um nível inferior ao da saturação: (1) *territorialidade*, uma forma exagerada de competição intra-específica que limita o crescimento através do controlo do «uso da terra», como se examinará na Secção 15; e (2) *conduta de grupo*, como as «ordens por bicada», a «dominância sexual» e outros aspectos, a discutir no Capítulo 8. O conceito de retroacção genética refere-se a um mecanismo mediante o qual as populações de espécies interagindo estreitamente «regulam» as suas exigências recíprocas. Nas palavras de Pimentel (1961): «Num sistema herbívoro-planta, a densidade animal influencia a pressão selectiva sobre as plantas; esta relação exerce influência sobre a estrutura genética das plantas, e por seu turno a estrutura genética das plantas influencia a densidade animal. As acções e reacções nas populações que interagem no ciclo da cadeia alimentar no mecanismo de retroacção genética traduzem-se na evolução e na regulação das populações». Esta espécie de «coevolução» entre populações ecologicamente enlaçadas voltará a ser considerada com mais detalhe no Capítulo 9, Secção 5.

Para resumir, os aspectos do meio independentes da densidade tendem a ocasionar variações, por vezes drásticas, na densidade da população e a causar um deslocamento da assíntota superior ou nível de capacidade de sustentação, ao passo que a natalidade e a mortalidade dependentes da densidade tendem a manter a população num «estado de equilíbrio» ou a acelerar o retorno a um tal nível. Os primeiros desempenham um papel mais importante no controlo dos ecossistemas submetidos a pressão física, tornando-se os últimos mais importantes à medida que



se reduz a pressão extrínseca. Como num sistema cibernético funcionando regularmente (ver página 52 ; Figura 2-11), é facultado um controlo adicional de retroacção negativa por interacções (tanto fenotípicas como genéticas) entre populações de diferentes espécies que se encontram enlaçadas entre si nas cadeias alimentares, ou por outras relações ecológicas importantes.

## Exemplos

Tempestades severas, baixas bruscas de temperatura ou outras alterações drásticas em factores físicos proporcionam geralmente os exemplos mais claros de acção independente da densidade. Num estudo com a duração de três anos de um caracol do mar (*Acmaea*) que vive em rochas na zona de maré, Frank (1965) observou que a maior parte das alterações na população eram dependentes da densidade, excepto para a mortalidade que se seguia a fortes geadas de Inverno quando porções da superfície da rocha se desmoronam, removendo os caracóis independentemente do número presente. Já se apresentou um bom caso de dependência «perfeita» da densidade no desenvolvimento da levedura (Figura 7-11). Como se demonstrou nessa análise, as interacções interespecíficas têm menor tendência para apresentar uma dependência linear da densidade. O estudo intensivo de Varley (1947) sobre os insectos que provocam as galhas numa centáuria mostram que a acção de um insecto parasita importante, *Eurytoma curta*, pode ser dependente da densidade, uma vez que matou uma percentagem muito maior e um número total maior de indivíduos do hospedeiro quando a população deste era elevada:

ANO E NÍVEL DE POPULAÇÃO	POPULAÇÃO DE LARVAS NO INÍCIO DA ESTAÇÃO (N/M <sup>2</sup> )	LARVAS MORTAS PELO PARASITA (N/M <sup>2</sup> )	PERCENTAGEM DA POPULAÇÃO MORTA PELO PARASITA
1934 (população pequena)	43	6	14
1935 (população grande)	148	66	45

Contudo, num outro estudo Varley e Edwards (1957) informam que quando a «área de exploração» é pequena, como aconteceu com o caso do himenóptero parasita *Mormoniella*, a acção do parasita sobre os seus hospedeiros dípteros não era necessariamente dependente da densidade. Assim, as diferenças na conduta podem ser importantes. Holling (1965, 1966) introduziu características de comportamento numa série de elegantes modelos matemáticos que prevêm qual o grau de eficiência de um dado insecto parasita no controlo de um insecto hospedeiro a diferentes densidades. No Capítulo 10 voltar-se-á a este assunto.

Que a natalidade, tal como a mortalidade, pode variar com a densidade demonstra-se por dois exemplos, um de laboratório outro de campo, ilustrados na Figura 7-19. Destes gráficos resulta que a população de ovos e de jovens por fêmea decresce com o acréscimo da densidade nas culturas de laboratório de cladocera («pugas de água») e em populações silvestres de chapim real (aves pequenas). Em ambos os casos a relação é essencialmente exponencial (e poderá ser expressa pela mesma equação básica utilizada para o crescimento da população).

Apresenta-se na Figura 7-33 (ver página 356) um exemplo de retroacção genética na regulação interespecífica da população.

O objectivo global da regulação da população pode ser resumido de forma conveniente pelo modelo gráfico da Figura 7-20. Este gráfico está baseado na dinâmica de uma população de uma dada espécie (um insecto psílideo australiano que vive em eucaliptos), embora ilustre muitos dos princípios que têm sido delineados. Normalmente, a população encontra-se estabilizada a um nível baixo (na Figura 7-20,

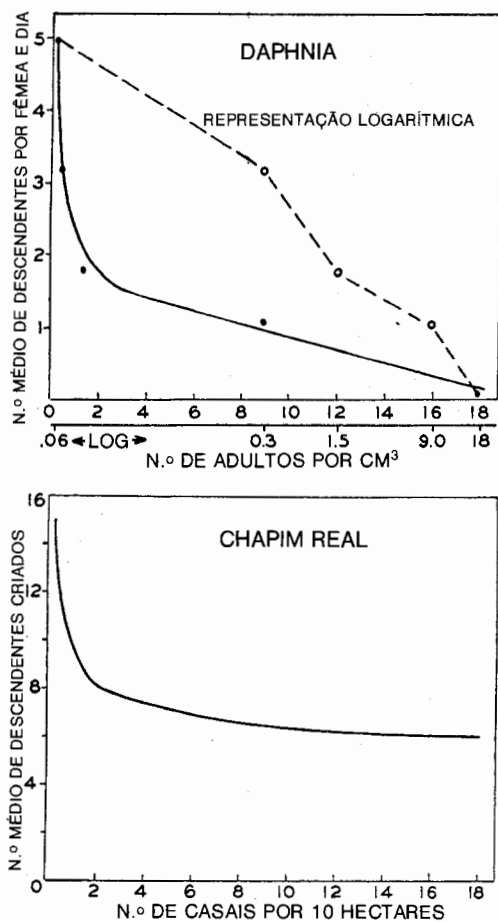


Figura 7-19. Densidade dependente da natalidade numa população de laboratório de cladocera (gráfico superior) e numa população silvestre de chapim real (gráfico inferior). As curvas mostram que o declínio na produção de crias com o aumento de densidade é notavelmente semelhante nestas duas populações muito distintas. (Gráfico superior reproduzido de Frank, 1952; gráfico inferior reproduzido de Kluijver, 1951.)

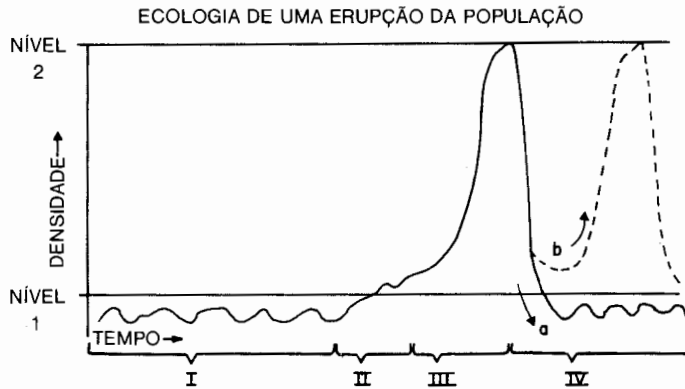


Figura 7-20. Dinâmica da população do insecto da espécie *Cardiaspina albitextura*, que se alimenta nas árvores da espécie *Eucalyptus blakelyi*. A densidade da população permanece normalmente estabilizada a um nível baixo pelas acções combinadas do clima, independente da densidade, e dos parasitas e predadores, dependentes da densidade; porém, ocasionalmente a população «escapa» ao controlo natural e «irrompe» para uma densidade alta, determinando uma ampla desfolha das árvores. O nível de densidade 1 é aquele abaixo do qual o controlo natural opera com eficiência. O nível 2 é a densidade a que as disponibilidades alimentares e os locais de postura de ovos se tornam fortemente limitantes. (Reproduzido de Clark, 1964; ver também Clark, Greier, Hughs e Morris, 1967, página 158.)

nível 1, tempo I), que se encontra francamente abaixo do nível que é alcançado quando todos os recursos em alimento e espaço são explorados. A regulação a este nível mais baixo do que o de saturação é acompanhada pelas condições de tempo predominantes, por predação independente da densidade, parasitismo sobre os estados ninfaes e predação pelas aves sobre os adultos, dependente da densidade. Ocasionalmente, o processo da estabilização falha, usualmente em consequência de temperaturas anormalmente baixas que reduzem a percentagem de parasitismo, e a densidade ultrapassa (isto é, «escapa do») o nível controlado (na Figura 7-20, período de tempo II). Então ocorre um aumento rápido eruptivo segundo o tipo de crescimento em J (período de tempo III) uma vez que (1) o parasitismo sobre as ninfas se torna ineficaz dado o rápido aumento dos hiperparasitas (parasitas que parasitam os parasitas psilídeos) e (2) as aves predadoras não podem aumentar tão rapidamente como os insectos (recordar a grande diferença na natalidade dos insectos e das aves ilustrada no Quadro 7-2). O crescimento temporariamente não limitado é detido ao nível 2 quando as ninfas ficam sem alimento e os adultos sem locais de postura. A população então «colapsa» à medida que as árvores são desfolhadas e que a predação pelas aves, formigas e parasitas começa a recuperar o atraso (período de tempo IV, Figura 7-20). Se o número de psilídeos fica reduzido para baixo do nível 1, a população volta a estar sob controlo e manter-se-á provavelmente baixa durante alguns anos, como é ilustrado por (a) na Figura 7-20. Contudo, como se ilustra em (b), uma outra erupção pode ser gerada caso a densidade não caia para níveis inferiores ao nível de controlo.

Este modelo também ilustra algumas dificuldades no controlo prático das erupções de pragas de insectos, cuja frequência, como já se indicou, é aumentada pelas pressões provocadas pelo homem, muitas das quais actuam como condições atmosféricas «anormais» impedindo a actuação do mecanismo natural de controlo. Com frequência a erupção desenvolve-se tão rapidamente que não é detectada até que o crescimento exponencial já se encontre em pleno curso e já seja muito tarde para que o tratamento se torne efectivo. Obviamente, as medidas de controlo poderão ajudar a prevenir uma segunda eclosão, caso o tratamento tenha sido específico para o insecto a atacar. A aplicação de um insecticida de espectro amplo no período de tempo IV poderá, contudo, causar mais dano do que proveito, uma vez que os parasitas e os predadores poderiam também ser mortos, aumentando assim, em lugar de reduzir, a possibilidade de uma outra erupção. Em muitos casos será preferível não realizar nenhum tratamento a uma pulverização «tipo tiro de espingarda» com insecticida, feita sem conhecimento da fase do ciclo da população ou da situação de outras populações envolvidas no mecanismo natural de controlo.

## 11. DISPERSÃO DA POPULAÇÃO

### Enunciado

A dispersão da população (\*) é o movimento dos indivíduos ou dos respectivos elementos de disseminação ou propágulos (sementes, esporos, larvas, etc.) para dentro ou para fora da população ou da sua área. Reveste-se de três formas: *emigração* — movimento para fora num só sentido; *imigração* — movimento para dentro num só sentido; e *migração* — saída e retorno periódicos.

A dispersão suplementa a natalidade e a mortalidade na conformação da forma de crescimento da população e da densidade. Na maior parte dos casos alguns indivíduos ou os seus elementos reprodutivos estão constantemente a entrar ou a abandonar a população. Com frequência este tipo gradual de dispersão tem pequeno efeito sobre o total da população (especialmente se é grande a unidade população), quer porque as emigrações equilibram as imigrações, quer porque os ganhos e as perdas são compensados por alterações na natalidade e na mortalidade. Noutros casos, porém, ocorrem dispersões em massa envolvendo alterações rápidas com efeitos correspondentes na população. A dispersão é grandemente influenciada por barreiras e pelo poder inerente do movimento dos indivíduos (ou elementos de disseminação), que se designa pelo termo *vaguealidade*. A dispersão é um meio

(\*) Não deverá confundir-se com a acepção utilizada em estatística, que se refere ao padrão interno de uma população, isto é, à distribuição dos elementos em torno da média.

através do qual áreas novas ou despovoadas são colonizadas e é estabelecida uma diversidade de equilíbrio. É também um importante componente na corrente de genes e no processo de especiação. A dispersão de organismos pequenos e propágulos passivos adquire geralmente uma forma exponencial na qual a densidade decresce segundo uma quantidade constante por múltiplos iguais da distância à origem. A dispersão de animais activos, grandes, desvia-se deste padrão e pode tomar a forma de dispersão a «distância fixa», dispersão distribuída normalmente, ou outras formas.

### **Explicação e Exemplos**

Em grande parte da exposição feita até aqui no presente capítulo tem-se considerado a população como se fosse uma unidade isolada das outras populações. Embora isto não seja normalmente verdadeiro (na natureza, pelo menos), é certo que as trocas entre populações são com frequência menos importantes do que alguns dos processos «internos» que têm vindo a ser analisados. Uma vez que há muitos juízos populares falsos sobre o abastecimento (isto é, imigração artificial) nas populações naturais, é importante determinar o papel que a dispersão realmente desempenha em casos específicos.

O efeito que a dispersão terá numa população depende, em primeiro lugar, da situação quanto à forma de crescimento da população (até que ponto se encontra em ou próximo do nível da capacidade de sustentação, ou está em crescimento activo ou em declínio) e, em segundo lugar, da taxa de dispersão. Considerem-se estes aspectos sucessivamente.

Se a população se encontra «bem provida» e em equilíbrio com os factores limitantes do ambiente (isto é, ao nível assintótico), uma imigração ou emigração moderada terá um pequeno efeito geral ou permanente; os ganhos e as perdas por dispersão apenas compensarão alterações na natalidade e na mortalidade. Se uma população se encontra acima ou abaixo da capacidade de sustentação, a dispersão pode ter efeitos mais pronunciados. A imigração por exemplo, pode acelerar o crescimento da população ou, no caso de extrema redução, evitar a extinção. Já se viu como a emigração dos lemingues ou do bufo-nival das regiões sobrepovoadas constitui um factor determinante do rápido declínio ou «colapso» característico das flutuações na população de tais espécies. Gause (1934) provocou oscilações entre predador-presa em protozoários introduzindo regularmente «imigrantes» nas culturas que as não apresentavam na ausência de imigrações. A dispersão em massa pode alterar de várias formas a estrutura de uma população equilibrada. Assim, a introdução de um grande número de peixes jovens da espécie *Lepomis macrochirus* numa lagoa em que a população desta espécie haja alcançado a capacidade de sustentação ou dela se aproxime pode determinar um menor crescimento de toda a

população e uma dimensão de peixe em média mais pequena. Mesmo que a densidade da biomassa se mantenha inalterada, a dimensão individual do peixe pode ser tão reduzida que a pesca se torne medíocre, provavelmente para desapontamento dos que pensavam que o «abastecimento» adicional melhoraria a pesca!

A dispersão é muito influenciada pela presença ou ausência de barreiras, e pela *vaguealidade* que se define pelo poder inerente de movimento. A *vaguealidade* é com frequência maior do que normalmente se julga. Embora se conheça a capacidade das aves e dos insectos para «andar de um lado para o outro», muitas plantas e formas menores de animais têm na realidade capacidades de dispersão maiores. Estudos recentes sobre a vida que se encontra flutuando no ar, ou «plâncton aéreo», revelaram a existência de um número surpreendente de organismos, não apenas esporos, sementes e microrganismos, mas também animais, como por exemplo aranhas que flutuam ao longo de muitos quilómetros seguras a paraquedas filiformes por elas construídos.

Wolfenbarger (1946) resumiu um grande volume da literatura sobre a dispersão. Observou que a maior parte dos organismos pequenos ou dos elementos de disseminação têm a dispersão segundo o logaritmo da distância à origem. Quando as unidades de distância se representam logaritmicamente e as unidades de ocorrência (eixo das ordenadas) uniformemente (gráfico semilogarítmico), obtém-se com frequência uma linha recta. Deste modo, a inclinação da linha de regressão torna-se uma medida quantitativa da dispersão, útil para comparar diferentes situações (por exemplo, para comparar o índice de redução em bactérias e insectos, ou de esporos e de mosquitos). A dispersão exponencial pode ser tratada da mesma forma que a mortalidade exponencial, utilizando as mesmas equações exponenciais previamente examinadas neste capítulo. O conhecimento da *vaguealidade* relativa e a capacidade para avaliar a probabilidade dos organismos se moverem até uma determinada distância têm frequentemente grande importância prática, como seja, por exemplo, na determinação das distâncias às habitações humanas até onde seria necessário tomar medidas para controlar os mosquitos.

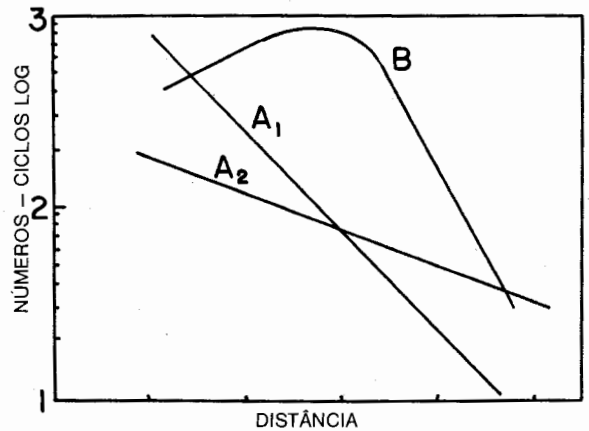
Os organismos com sistemas nervosos bem desenvolvidos e movimento dirigido podem, certamente, não seguir o padrão do decréscimo logarítmico a partir da origem. As abelhas e as aves, por exemplo, podem passar por alimento existente próximo da colmeia ou do ninho dando preferência a alimento existente a maiores distâncias. De igual modo, as migrações e outros movimentos dirigidos ao longo de vias específicas ou para pontos determinados traduzir-se-ão em padrões de dispersão característicos para cada espécie.

MacArthur e Wilson (1967) examinaram três temas de dispersão ligados ao movimento de propágulos do continente para as ilhas ou de ilha para ilha: (1) o padrão exponencial no qual a fracção dos indivíduos que continua se reduz com o aumento da distância à razão de  $e^{-x}$  (como acaba de se descrever), (2) o padrão de

distribuição normal no qual a fracção se reduz com a distância à velocidade de  $e^{-x^2}$  e (3) um padrão uniforme, que poderá ser designado como dispersão a «distância fixa», uma vez que os propágulos se movem até uma certa distância e se detêm como uma ave que voa de ilha para ilha ou se desloca para um invernadouro ou um agostadouro. Ilustram-se na Figura 7-21 exemplos dos dois primeiros padrões.

A migração, como atrás foi definida, é um tipo especial muito notável de dispersão da população envolvendo com frequência o movimento em massa de populações inteiras. Isto só pode acontecer, naturalmente, com os organismos móveis, e está mais bem desenvolvido nos artrópodes e nos vertebrados. As migrações estacionais e diurnas não só tornam possível a ocupação de regiões que seriam adversas na ausência de migração mas também permitem aos animais manter uma densidade e um índice de actividade médios mais elevados. As populações não

Figura 7-21. Dois tipos de padrões de dispersão. A. Modelo exponencial. B. Modelo de distribuição normal. Os padrões exponenciais são modelados com base em mosquitos, *Aedes sollicitans* ( $A_1$ ) e *A. vexans* ( $A_2$ ), e a dispersão normalmente distribuída a partir de tavões (Tabanidae). (B, Dados de MacCreary e Stearns em Wolfenbarger, 1946.)



migratórias têm com frequência de sofrer uma redução considerável na densidade ou adquirir uma certa forma de dormência durante os períodos não favoráveis. A orientação e a viagem de animais migratórios a grandes distâncias (aves, peixes, etc.) constitui um terreno popular para experiências e teorias, embora estejam mal compreendidas até agora. Noutros pontos deste livro (ver página 400 e Secção 6, Capítulo 14) encontram-se brevemente resumidas algumas teorias e padrões.

A Figura 7-22 constitui uma boa ilustração da forma como a emigração e a migração afectam a população de uma dada espécie. A coruja das torres é migratória no norte dos Estados Unidos da América, embora não o seja na parte meridional do país. Em ambas as regiões as aves novas tendem a dispersar-se a partir do local de nidificação. Tal como se ilustra na Figura 7-22, esta dispersão dos jovens é casual em todas as direcções, embora esteja restrita a cerca de 150 quilómetros da origem (este número poderá constituir uma medida da *vaguealidade* da emigração). O movimento migratório é, porém, estritamente dirigido (para o sul) e envolve maiores distâncias.

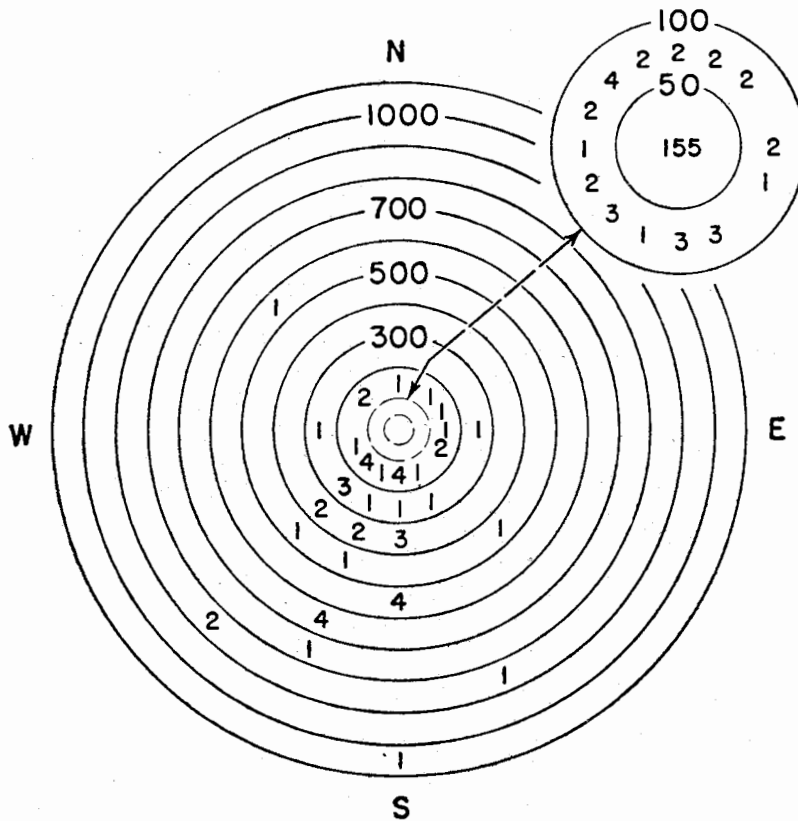


Figura 7-22. Dispersão do bufo nival em bandas relativamente aos respectivos locais de nidificação. A distância do movimento, em milhas, é indicada por círculos concêntricos. O números de aves recuperadas em qualquer direção determinada é indicado pelos números entre os círculos. No interior das 100 milhas a dispersão é não dirigida; para além dessa distância a dispersão é decididamente direccional. (Segundo Stewart, 1952.)

Totalmente à parte dos respectivos efeitos sobre a dimensão e a composição da população, a dispersão produz troca genética entre populações e é assim importante dos pontos de vista da genética das populações e da especiação, como haverá ocasião de verificar nos dois capítulos seguintes. Finalmente, não se consideram aqui os efeitos da imigração de uma nova espécie para uma dada comunidade ou o efeito que a dispersão de uma espécie pode exercer noutra. É melhor considerar estas importantes relações sob o título competição.



## 12. CORRENTE DE ENERGIA NA POPULAÇÃO OU BIOENERGÉTICA

### Enunciado

A corrente de energia (= taxa de assimilação) numa população proporciona a base mais segura para (1) avaliar as flutuações observadas na densidade e (2) determinar o papel de uma população no seio da sua comunidade.

### Explicação e Exemplos

Os conceitos de corrente de energia e de produtividade delineados no Capítulo 3 aplicam-se tanto ao nível da população como ao nível do ecossistema. Como se assinalou naquele capítulo (ver especialmente Secção 6 e Quadro 3-14), os números (densidade numérica) sobrestimam e os pesos (densidade de biomassa) subestimam a importância dos organismos pequenos, enquanto que o inverso é verdadeiro com os organismos grandes. Caso se possam utilizar dados de números e de biomassa para calcular as velocidades de alteração e de corrente de energia, então pode obter-se uma avaliação mais segura da importância de uma dada população na sua comunidade. A Figura 7-23 ilustra um estudo no qual isto foi feito para uma população de gafanhotos vivendo numa comunidade de sapal. Neste caso relativamente simples, o animal é um herbívoro estrito, sedentário, apenas tem uma geração por ano e vive numa estação bastante uniforme composta por uma espécie de planta que lhe facultava a única fonte de alimento e de abrigo. Os números e a biomassa por  $m^2$  foram determinados a intervalos de 3 a 4 dias. A partir de tais dados determinou-se o crescimento da população, ou produção, adicionando o acréscimo em peso da população viva ao crescimento dos indivíduos que morreram durante o intervalo do inventário. A produção foi depois convertida em quilocalorias por  $m^2$  e por dia. O consumo de oxigénio (respiração) dos adultos e das ninfas de diversos tamanhos em relação com a temperatura foi na altura determinado em laboratório. A partir de tais dados calculou-se a respiração da população para a massa permanente média durante cada intervalo e ajustou-se à temperatura real do ambiente. O consumo de oxigénio foi convertido em calorias por intermédio de um coeficiente oxalórico (ver Ivlev, 1934). A taxa de assimilação total da população foi depois obtida adicionando a produção à respiração.

Como se tira da Figura 7-23, os números atingiram um máximo em meados de Maio, quando numerosas ninfas muito pequenas eclodiram de ovos hibernados, declinando depois rapidamente durante a estação. No ano em que o estudo foi realizado houve dois períodos de grande mortalidade, cada qual seguido por um

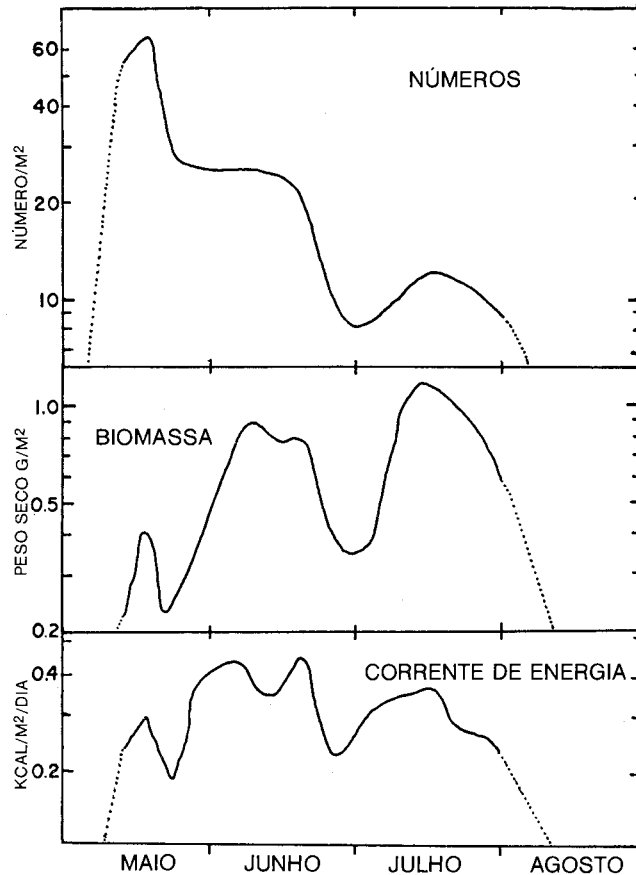
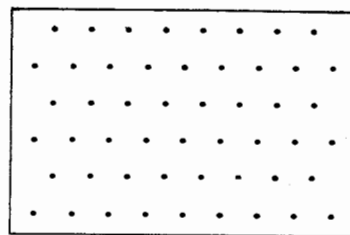


Figura 7-23. Números, biomassa (peso seco) e corrente de energia (taxa de assimilação da população) por metro quadrado numa população de gafanhotos de sapal (*Orchelimum fidicinium*) vivendo num sapal de *Spartina alterniflora* perto do University of Georgia's Marina Institute, Sapelo Island, Geórgia. (Segundo E. P. Odum e Alfred E. Smalley, 1959.)

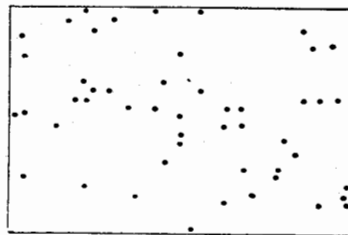
crescimento acelerado dos sobreviventes, e também por um pequeno aumento devido a recrutamento (novos ovos que eclodiram nos princípios do Verão, imigração durante o fim do Verão). O máximo da corrente da energia não correspondeu quer ao culminar dos números quer ao auge na biomassa, mas ocorreu durante o período em que a população estava composta de um número médio de ninfas de tamanho médio, crescendo todas elas rapidamente. Por outra palavras, o maior impacto da população no sapal (em termos de consumo de erva) não coincidiu com o máximo do número ou da biomassa, embora se tenha verificado mais próximo do último do que o primeiro. Observa-se também que, ao passo que os números e a biomassa variaram e flutuaram de cinco a seis vezes, a corrente de energia apenas variou duas vezes. Uma vez que o metabolismo por grama das pequenas ninfas foi várias vezes maior do que o dos adultos, o alto número mas com pequena biomassa da população da Primavera foi equivalente ao pequeno número com grande biomassa de fim de Verão. Tira-se da parte inferior do gráfico da Figura 7-23 que aproxima-



de muitas espécies na maior parte dos habitats. Como se ilustra no diagrama, a necessidade anual de energia da população é suportada por uma dieta de aproximadamente 60 por cento de insectos herbívoros, 30 por cento de insectos predadores e aracnídeos e 10 por cento de detritívoros (pequenos caracóis e caranguejos). Durante a estação de nidificação as carriças comem por dia uma quarta parte da existência permanente dos insectos e das aranhas que se encontram na área de nidificação, intensidade de predação só possível em consequência da elevada produção da presa e da imigração desta proveniente das áreas vizinhas do sapal não ocupadas pelas carriças. Embora as necessidades em energia da população de carriças apenas sejam cerca de 2 por cento da produção líquida do sapal, o respectivo impacto sobre os níveis tróficos consumidores primário e secundário na cadeia alimentar de pastoreio é relativamente grande. Este estudo feito por Kale (1965) é um dos estudos



A UNIFORME



B CASUAL

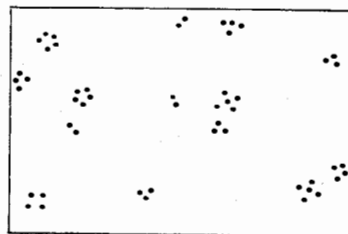
C AGREGADA  
(PORÉM, CASUAL PARA OS GRUPOS)

Figura 7-25. Três padrões básicos de distribuição dos indivíduos, casais ou outras unidades, numa população.

mais completos alguma vez realizados que incluem não apenas a energética detalhada da população mas também a do ecossistema do qual aquela é uma parte funcional. Tais estudos revelam a real «importância» da população num grau que não poderá ser determinado pela informação isolada do inventário (isto é, conhecendo apenas « $N$ »).

### 13. ESTRUTURA DA POPULAÇÃO: PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO INTERNA (DISPERSÃO)

#### Enunciado

Os indivíduos numa população podem encontrar-se distribuídos segundo três grandes padrões (Figura 7-25): (1) casual, (2) uniforme (mais regular do que casual) e (3) agregado (irregular não casual). A distribuição casual é relativamente rara na natureza, ocorrendo onde o meio é muito uniforme e não há tendência para a agregação. A distribuição uniforme pode ocorrer onde a competição individual é severa ou onde há um antagonismo positivo que promove um espaçamento regular. A agregação em vários graus representa de longe o padrão mais comum, quase a regra, quando se consideram os indivíduos. Contudo, se os indivíduos de uma população tendem a formar grupos de uma certa dimensão — por exemplo, pares nos animais ou clones vegetativos nas plantas — a distribuição dos *grupos* será mais próxima do padrão casual. É necessário determinar o tipo de distribuição, o grau de agrupamento (se o houver) e a dimensão e permanência dos grupos, caso se pretenda compreender efectivamente a natureza de uma população, e especialmente se pretenda medir correctamente a densidade. Assim, os métodos de amostragem e as análises estatísticas que seriam adequados para a distribuição casual ou uniforme poderão ser completamente inadequados ou erróneos quando aplicados a distribuições fortemente agrupadas.

#### Explicação

Os três padrões de distribuição ou de «dispersão intrapopulação» são apresentados numa forma simplificada na Figura 7-25. Cada rectângulo contém aproximadamente o mesmo número de indivíduos. No caso da distribuição agregada (C), os grupos poderão ter dimensão igual ou variável (tal como se ilustra) e poderão estar distribuídos casualmente (como se ilustra também), distribuídos uniformemente ou eles próprios agregados ou agrupados, com grandes espaços não ocupados. Por outras

palavras, deverá considerar-se que existem cinco tipos de distribuição: (1) uniforme, (2) casual, (3) agregada casual, (4) agregada uniforme e (5) agregada agrupada. Todos estes tipos se encontram indubitavelmente na natureza. Do exame da Figura 7-25 resulta óbvio que uma amostra pequena obtida de uma população com uma distribuição agregada tenderá a facultar uma densidade ou muito alta ou muito baixa quando se multiplica o número constante da amostra para estimar o total da população. Assim, as populações «agregadas» carecem de um planeamento mais amplo e cuidado das técnicas de amostragem do que as não agregadas.

Deverá recordar-se que a distribuição casual é uma das que segue a chamada curva «normal» ou em forma de sino na qual se baseiam os métodos estatísticos. Este tipo de distribuição é de esperar na natureza quando muitas forças pequenas actuam conjuntamente na população. Quando um pequeno número de factores principais dominam, como ocorre geralmente (recordar o princípio dos factores limitantes), e quando existe uma tendência tão forte por parte das plantas e dos animais para se agregarem por (ou em resultado de) motivos reprodutivos ou outros, há pouca razão para esperar uma distribuição totalmente casual na natureza. Contudo, como Cole (1946) sugeriu, as distribuições não casuais (ou contagiosas) de organismos podem muitas vezes ser consideradas como produzidas por uma mistura de distribuições casuais de grupos contendo vários números de indivíduos (como na Figura 7-25C), ou os grupos poderão apresentar-se uniformemente distribuídos (ou pelo menos de uma forma mais regular do que casual). Por outras palavras, tomando um caso extremo, será melhor determinar o número de colónias de formigas (isto é, utilizando a colónia como uma unidade de população) por um método de amostragem e depois determinar o número médio de indivíduos por colónia, do que tentar contar o número de indivíduos directamente por amostras casuais.

Têm sido sugeridos um certo número de métodos que podem utilizar-se na determinação do tipo de espaçamento e do grau de agregação entre os indivíduos numa dada população (onde não são óbvios), embora haja ainda muito que fazer para a resolução deste importante problema. Podem ser mencionados como exemplos dois métodos. Um método consiste em comparar a frequência real de ocorrência de grupos de diferentes tamanhos obtidos numa série de amostras com uma distribuição de «Poisson» que faculta a frequência com que grupos de 0, 1, 2, 3, 4, etc. indivíduos seriam encontrados juntos para a hipótese de distribuição casual. Assim, se a ocorrência de grupos de pequena dimensão (incluindo os vazios) e os grupos de grande dimensão são mais frequentes e a ocorrência dos grupos de dimensão média menos frequentes relativamente à expectativa, então a distribuição é agregada. O oposto encontra-se na distribuição uniforme. Podem ser utilizados testes estatísticos para determinar quando o desvio observado para a curva de Poisson é significativo, embora este método geral tenha como desvantagem o facto da dimensão da amostra poder influenciar os resultados. No Quadro 7-7 ilustra-se um exemplo da utilização

## Quadro 7-7

*Distribuição Espacial Casual e Não Casual de Aracnídeos e Ameijoas*

A. NÚMERO E DISTRIBUIÇÃO DE ARANHAS (LYCOSIDAE) EM PARCELAS QUADRADAS DE 0,1 HECTARES NUM HABITAT DE CAMPO VELHO\*

<i>Espécies</i>	<i>Parcela</i>	<i>Número por Parcela</i>	<i>Qui-Quadrado da Distribuição de Poisson</i>
<i>Lycosa timuqua</i>	1	31	8,90†
	2	19	9,58†
	3	15	5,51
	4	16	0,09
	5	45	0,78
	6	134	1,14
<i>L. carolinensis</i>	2	16	0,09
	5	23	4,04
	6	15	0,05
<i>L. rabida</i>	3	70	17,30†
	4	16	0,09

B. MÉDIA, VARIÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE DUAS ESPÉCIES DE PEQUENAS AMEIJOAS NUM BANCO LODOSO DE MARÉ EM CONNECTICUT ††

<i>Espécies e Idade</i>	<i>Média</i>	<i>Variância</i>	<i>Razão Variância-Média §</i>
<i>Mulinia lateralis</i>			
Todas as idades	0,27	0,26	Casual
<i>Gemma gemma</i>			
Todas as idades	5,75	11,83	Agregada
1.º ano	4,43	7,72	Agregada
2.º ano	1,41	1,66	Casual

\* Segundo Kuenzler, 1958.

† Significativo ao nível dos 5 por cento, isto é, não casual; em todas as outras parcelas quadradas a distribuição era casual.

†† Segundo Jackson, 1968.

§ Quando não significativamente diferente de um (nível de confiança dos 5 por cento), assinalada a distribuição casual; quando significativamente maior do que um, assinalada a distribuição agregada.

do método de Poisson para testar a distribuição normal de aracnídeos. Em conjunto, e com excepção de 3 casos, nas 11 parcelas de amostra os aracnídeos encontravam-se distribuídos casualmente. As distribuições não casuais ocorreram em parcelas em que a vegetação era menos uniforme.

Uma propriedade geral da distribuição casual consiste no facto da variância ( $V$ ) igualar a média ( $m$ ); uma maior variância do que a média indica uma distribuição

agregada e menor do que a média um padrão uniforme (regular). Assim, numa distribuição casual:

$$V/m = 1; \text{ desvio padrão} = \sqrt{2/n-1}$$

Caso, na aplicação dos testes de significância padrão, se observe que a razão entre a variância e a média é significativamente maior do que 1, a distribuição é agregada; se for significativamente menor do que 1, a distribuição é regular; se não diferir de 1, a distribuição é casual. Este método também se encontra ilustrado no Quadro 7-7.

Um outro método, sugerido por Dice (1952), envolve medições reais da distância entre os indivíduos de uma forma padronizada. Quando a raiz quadrada da distância é representada graficamente versus a frequência, a forma do polígono de frequências resultante indica o padrão de distribuição. Um polígono simétrico (por outras palavras, uma curva normal em forma de sino) indica uma distribuição normal, um polígono assimétrico alongado para a direita uma distribuição uniforme, e um polígono assimétrico alongado para esquerda uma distribuição agregada (os indivíduos encontram-se mais perto uns dos outros do que a expectativa). Pode calcular-se uma medida numérica do grau de «assimetria». Este método terá maior aplicação, naturalmente, nas plantas ou nos animais estacionários, embora possa ser utilizado para determinar o espaçamento entre as colônias de animais ou os domicílios (covis de raposa, tocas de roedores, ninhos de aves, e assim por diante).

Veja-se Greig-Smith (1957), Skellum (1952) e Pielou (1960) tendo em vista uma informação mais detalhada acerca da estatística da distribuição espacial das unidades no interior de uma população.

## Exemplos

Park (1934) observou que as larvas de um insecto da farinha se encontravam como regra distribuídas casualmente pelo seu ambiente muito uniforme, uma vez que a distribuição observada correspondia à distribuição de Poisson. O tipo «lobo solitário» dos parasitas ou dos predadores, à semelhança de uma das espécies de aracnídeos constantes do Quadro 7-7, apresenta algumas vezes uma distribuição normal (e adopta com frequência uma conduta de «procura casual» dos respectivos hospedeiros ou presas). Jackson (1968) relatou que exemplares de um molusco, *Mulinia lateralis*, se encontravam distribuídos casualmente num banco de lodo de maré, tal como os indivíduos do segundo ano da espécie *Gemma gemma*, embora nem o total da população desta espécie nem os seus indivíduos do primeiro ano o estivessem; encontravam-se agregados em virtude da reprodução ovovivípara (isto é, as crias retidas no corpo das fêmeas durante o desenvolvimento larvar). No



Quadro 7-7B apresentam-se os resultados deste estudo. Note-se que a variância está próxima da média na população distribuída casualmente, embora seja significativamente maior na população agregada. O ambiente de baixo lodoso é muito homogéneo e a competição interespecífica não é severa — dois aspectos que favorecem a dispersão casual.

As árvores florestais que alcançaram altura suficiente para formar parte do copado da floresta podem apresentar uma distribuição uniforme, de acordo com Dice (1952), uma vez que a competição pela luz solar é tão grande que as árvores tendem a ficar espaçadas a intervalos muito regulares, «mais regulares que casuais». Certamente, um campo de milho, uma horta e uma plantação de pinheiros facultarão melhores exemplos. Os arbustos de deserto encontram-se com frequência muito regularmente espaçados como se estivessem plantados em linhas, manifestamente por motivo de intensa competição (que pode incluir antibióticos) no ambiente de baixa humidade (ver Figura 14-15). Como será examinado na Secção 15 deste capítulo a «territorialidade» tende a produzir uma distribuição mais regular do que casual. Tal como para as distribuições agregadas, o leitor não terá que olhar para muito longe para encontrar numerosos exemplos! De diversos invertebrados do solo da floresta estudados por Cole (1946 e 1946a), apenas as aranhas apresentaram uma distribuição casual, ao mesmo tempo que num outro estudo este autor deu notícia de que apenas 4 plantas das 44 observadas apresentavam esse tipo de distribuição. Tudo o resto exibiu vários graus de agregação. Isto dá uma certa ideia do que há a esperar nas situações naturais. Será dada mais atenção às agregações na secção seguinte.

#### 14. ESTRUTURA DA POPULAÇÃO: AGREGAÇÃO E PRINCÍPIO DE ALLEE

##### Enunciado

Como se indicou na secção anterior, são característicos da estrutura interna da maior parte das populações, numa altura ou noutra, graus variáveis de «agrupamento». Um tal agrupamento resulta da agregação de indivíduos (1) em resposta a diferenças no habitat local, (2) em resposta a alterações diárias ou estacionais no estado do tempo, (3) em resultado de processos reprodutivos, ou (4) em resultado de atracções sociais (nos animais superiores). O grau de agregação a ser encontrado na população de uma dada espécie depende, portanto, da natureza específica do habitat (de ser uniforme ou descontínuo), do estado do tempo ou de outros factores físicos, do tipo de padrão reprodutivo característico da espécie e do grau de sociabilidade. A agregação pode aumentar a competição entre os indivíduos pelos

nutrientes, alimento ou espaço, embora isto seja com frequência mais do que contrabalançado pelo aumento de sobrevivência do grupo. Os indivíduos em grupos experimentam com frequência uma taxa de mortalidade mais baixa durante os períodos desfavoráveis ou durante ataques por outros organismos do que os indivíduos isolados, uma vez que a área da superfície exposta ao ambiente é menor relativamente ao volume e porque o grupo pode ser capaz de modificar favoravelmente o microclima ou o micro-habitat. O grau de agregação, tal como a densidade total, que se traduz no óptimo quanto ao crescimento da população ou à sua sobrevivência, varia como as espécies e as condições; assim sendo, tanto a falta como o excesso de agregação podem ser limitantes. Este é o princípio de Allee.

### Explicação e Exemplos

Nas plantas, a agregação pode ocorrer em resposta aos primeiros três factores atrás enumerados, enquanto que nos animais superiores agregações espectaculares podem ser o resultado de todos os quatro factores, como fica ilustrado, por exemplo, pelas grandes manadas de renas ou caribus que ocorrem no habitat ártico muito irregular. Num estudo da distribuição de três espécies de plantas num campo velho de Michigan, Cain e Evans (1952) observaram que parte da área de estudo era demasiado húmida para qualquer das três espécies, ilustrando como o habitat físico contribui para a distribuição não casual. Dentro da área habitável as três espécies variavam no grau de agregação, mostrando a espécie do género *Solidago* uma distribuição quase casual, enquanto as plantas do género *Lespedeza* estavam altamente agregadas. Estas últimas usam reproduzir-se vegetativamente, aparecendo os novos indivíduos de pôlas radiculares; assim o padrão de reprodução contribui, pelo menos em parte, para a agregação.

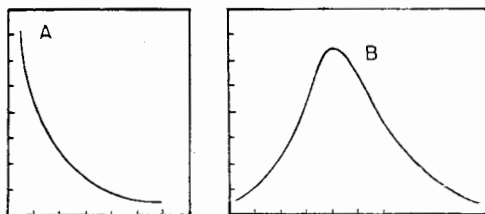
Nas plantas em geral, e provavelmente em alguns dos grupos de animais inferiores, constitui um princípio ecológico relativamente bem definido que a agregação se encontra inversamente relacionada com a mobilidade dos elementos de disseminação, sementes, esporos, etc. (Weaver e Clements, 1929; recordar também os padrões de dispersão casual e não casual examinados na Secção 11). Por exemplo, ao viajar de automóvel pelo campo todos já observaram com frequência que nos campos agrícolas abandonados os zimbros (cupressáceas), os diospireiros e outras plantas com sementes não móveis estão agregados junto da árvore progenitora ao longo das sebes e demais lugares onde as aves e outros animais depositaram as sementes em grupos. Por outro lado, as ambrósias e as ervas, e mesmo os pinheiros, que têm sementes leves amplamente disseminadas pelo vento encontram-se, em cotejo, distribuídas pelos campos abandonados de uma forma mais regular.

O valor de sobrevivência de um grupo é uma característica importante que pode resultar da agregação. Um grupo de plantas pode ser capaz de suportar melhor

a acção do vento do que os indivíduos isolados ou ser capaz de reduzir a perda de água mais eficientemente. Com as plantas verdes, contudo, os efeitos nefastos da competição pela luz e pelos nutrientes ultrapassam rapidamente, regra geral, as vantagens da agregação. Os valores de sobrevivência de grupo mais marcados encontram-se nos animais. Allee (1931, 1938 e 1951) realizou muitas experiências neste domínio e resumiu a extensa obra sobre a matéria. Verificou, por exemplo, que grupos de peixes podiam suportar uma dada dose de veneno introduzido na água melhor do que os indivíduos isolados. Estes foram mais resistentes ao veneno quando colocados em água que anteriormente tinha sido ocupada por um grupo de peixes do que quando colocados em água que não estava «condicionada biologicamente» por esta forma; no primeiro caso, o muco e outras secreções ajudavam a combater o veneno, revelando assim alguma coisa do mecanismo da acção de grupo em tal caso. As abelhas proporcionam um outro exemplo do valor de sobrevivência do grupo; uma colmeia ou um enxame de abelhas pode promover e reter calor suficiente na massa conjunta para a sobrevivência de todos os indivíduos a temperaturas suficientemente baixas para matar todas as abelhas, se cada uma estivesse isolada. As aves coloniais deixam com frequência de se reproduzir com êxito quando a dimensão da colónia fica pequena. (Darling, 1938). Allee assinala que estes tipos de cooperação primitiva (protocooperação) que se encontram inclusive em filos muito primitivos constituem o começo da organização social, que apresenta graus variáveis de desenvolvimento no reino animal, culminando no comportamento inteligente de grupos de seres humanos (o qual, assim se espera, tem valor de sobrevivência!). O princípio de Allee encontra-se ilustrado em diagrama na Figura 7-26.

As agregações sociais reais, como as que ocorrem nos insectos e nos vertebrados sociais (em contraste com a agregação passiva em resposta a algum factor comum do ambiente), têm uma organização definida envolvendo uma hierarquia social e especializações individuais. A hierarquia social pode tomar a forma de uma «ordem por bicada» (assim designada porque o fenómeno foi pela primeira vez descrito nos galináceos) com uma relação perfeitamente definida de domínio e subordinação entre os indivíduos, com frequência numa ordem linear (como uma ordem militar de mando do general para o soldado raso!), ou poderá tomar a forma de um padrão mais complicado de comando, dominância e cooperação, como ocorre em grupos muito ligados de aves e de insectos que se comportam quase como uma

*Figura 7-26.* Ilustração do princípio de Allee. Em algumas populações o crescimento e a sobrevivência são maiores quando a dimensão da população é pequena (A), ao passo que noutras a protocooperação intraespecífica determina que uma população de dimensão intermédia seja a mais favorável (B). Neste último caso, a «subagregação» é tão prejudicial como a «sobregregação». (Segundo Allee *et al.*, 1949.)



unidade única. Em tais unidades deverá haver um líder definido, embora seja igualmente corrente que nenhum indivíduo dirija realmente; os indivíduos do grupo seguem qualquer de entre eles que actua directamente, como se «soubesse do que se trata» (Scott, 1956). Como se assinalou na Secção 10, estes tipos de organização social não só beneficiam a população no seu conjunto como podem também regular ou evitar o sobrecrescimento.

As organizações notáveis dos insectos sociais estão numa classe própria e têm sido objecto de muito estudo (especialmente por W. M. Wheeler e A. E. Emerson; ver Allee *et al.*, 1949, Capítulo 24). As sociedades de insectos mais altamente desenvolvidas encontram-se entre as térmitas (ordem Isoptera) e as formigas e abelhas (ordem Hymenoptera). Nas espécies mais especializadas ocorre uma divisão de trabalho entre três castas — reprodutores (rainhas e reis), obreiras e soldados — cada qual morfológicamente especializada para desempenhar as funções de reprodução, obtenção de alimento e protecção. Como será discutido no próximo capítulo, este tipo de adaptação conduz à selecção de grupo, não apenas no interior da espécie mas também em grupos e espécies estreitamente aparentadas.

O princípio de Allee é muito importante para o homem. É óbvio que a «agregação urbana» é benéfica para o homem, embora apenas até um certo ponto. Como se ilustra na Figura 7-26, atinge-se um ponto em que o aumento da densidade se torna prejudicial mesmo em populações que beneficiem de um elevado grau de cooperação intra-específica. É necessário desenvolver um verdadeiro esforço para determinar objectivamente qual a evolução óptima das cidades. As cidades, tal como acontece com as colónias de abelhas ou de térmitas, podem atingir dimensões superiores àquelas que para seu próprio bem lhes convêm!

## 15. ESTRUTURA DA POPULAÇÃO: ISOLAMENTO E TERRITORIALIDADE

### Enunciado

As forças que produzem o isolamento ou o espaçamento dos indivíduos, casais ou pequenos grupos de uma população, não se encontram porventura tão profusamente difundidos como aquelas que favorecem a agregação, embora sejam muito importantes especialmente em termos de regulação da população (intra-específica, interespecífica, ou ambas). Usualmente o isolamento resulta de (1) competição entre indivíduos por recursos escassos ou (2) antagonismo directo. Em ambos os casos pode resultar uma distribuição casual ou uniforme, como ficou esquematizado na Secção 13, por motivo de vizinhos próximos serem eliminados ou expulsos. Os indi-

vídios, casais ou grupos familiares de vertebrados e os invertebrados superiores restringem com frequência as respectivas actividades a áreas definidas, designadas por *âmbito doméstico*. Se esta área é activamente defendida, denomina-se um *território*. A territorialidade parece ser mais pronunciada nos vertebrados e em certos artrópodos que têm complicados padrões de comportamento reprodutivo envolvendo a construção de ninhos, a postura de ovos e a protecção da cria. Contudo, com risco de ofender os puristas semânticos, inclui-se sob este título de *territorialidade* qualquer mecanismo activo que afaste os indivíduos ou os grupos uns dos outros, significando com isto que se pode falar sobre territorialidade nas plantas e nos microrganismos tal como nos animais. Nos animais superiores é provável que o mecanismo de isolamento seja de comportamento (neural), enquanto que nos animais inferiores e nas plantas é provável que seja químico (isto é, realizado por antibióticos ou substâncias «alelopáticas», que serão consideradas numa secção posterior). Em resumo, o isolamento deste tipo reduz a competição, conserva a energia durante períodos críticos e evita a sobrepopulação e a exaustão do abastecimento em alimento no caso dos animais, ou de nutrientes, água ou luz no caso das plantas. Por outras palavras, a territorialidade tende a regular as populações a um nível abaixo do de saturação. Assim, a territorialidade é um fenómeno ecológico geral não restrito a um só grupo taxonómico como as aves (no qual acontece que o fenómeno está bem estudado).

### Explicação e Exemplos

Tal como a agregação pode aumentar a competição, embora tenha outras vantagens, também o espaçamento dos indivíduos numa população pode reduzir a competição pelas necessidades da vida, embora porventura à custa de vantagens da acção cooperativa do grupo. Presumivelmente, dos padrões o que subsiste, considerada que seja a evolução num caso particular a longo prazo, dependerá daquele que ofereça as maiores vantagens. Em qualquer caso, verifica-se que ambos os padrões são frequentes na natureza; de facto, as populações de algumas espécies alternam de um para o outro (o tordo *Turdus migratorius*, por exemplo, isolado em territórios durante a estação de cria e agregado em bandos durante o Inverno), obtendo assim vantagens de ambos os arranjos! Outrossim, idades e sexos diferentes podem apresentar padrões opostos ao mesmo tempo (adultos isolados, jovens agregados, por exemplo).

Já foi analisado (Secções 10 e 13) o papel da competição intra-específica na produção do espaçamento, como nas árvores florestais e em arbustos de deserto. Apenas é preciso chamar a atenção para o espaçamento que resulta do antagonismo activo como o que exibem os animais superiores. Muitos animais isolam-se e restrin-

gem a maior parte das suas actividades a áreas definidas ou âmbitos domésticos que podem variar de alguns centímetros quadrados a muitos quilómetros quadrados, como no caso de um puma. Uma vez que os âmbitos domésticos se sobrepõem com frequência, apenas se atinge uma dispersão parcial (Figura 7-27, esquerda). A territorialidade leva a dispersão ao último grau (Figura 7-27, direita). Os territórios das aves foram classificados por Nice (1941) em diversos tipos básicos: (A) toda a área de acasalamento, alimentação e cria é defendida, (B) é defendida a área de acasalamento e cria embora não a de alimentação, (C) é defendida apenas a área de acasalamento, (D) apenas é defendida a área de nidificação, (E) são defendidas as áreas que não são de cria. No tipo «A» a área defendida pode ser bastante grande, maior do que a necessária em termos de abastecimento alimentar para o par e as suas crias. Por exemplo, o pequeno caça-mosquitos (que pesa cerca de 3 gramas) estabelece em média um território com cerca de 2 hectares, embora obtenha todo o alimento necessário numa área muito mais pequena à volta do ninho (Root, 1969). Na maioria dos casos de comportamento territorial a disputa efectiva em matéria dos limites é mantida a níveis mínimos. Os proprietários anunciam os seus territórios

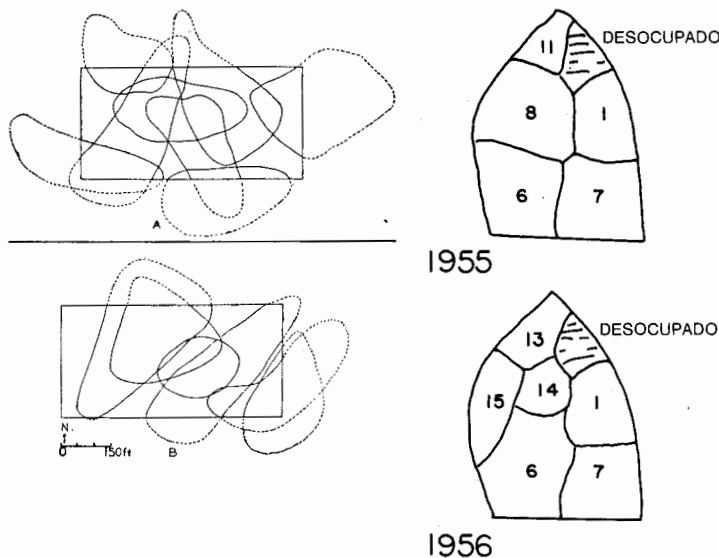


Figura 7-27. Âmbitos domésticos e territórios (isto é, âmbitos domésticos defendidos) em vários animais. *A esquerda*: Âmbitos domésticos de 15 tartarugas (*Terrapene carolina*) ocupando partes de uma parcela de uns vinte hectares; A - machos, B - fêmeas. Nesta espécie não há defesa dos âmbitos domésticos que se sobrepõem. (De Stickel, 1950.) *A direita*: Territórios do tordo comum (*Turdus philomelos*) no Jardim Botânico de Oxford, Inglaterra, em dois anos sucessivos. Os números identificam os machos anilhados do casal territorial; note-se que três indivíduos (1, 6 e 7) mantiveram os mesmos territórios nos dois anos, ao passo que outros dois, que ocuparam territórios em 1955, não voltaram e foram substituídos por três indivíduos novos. Geralmente, os que conseguem defender o território ficam com a mesma área ano após ano, enquanto vivem. (Adaptado de Lack, 1966.)

ou a sua posição no espaço por intermédio de sons ou de exibição e os intrusos potenciais evitam geralmente entrar no domínio estabelecido. O facto da área defendida pelas aves ser com frequência maior no princípio do ciclo de cria do que mais tarde quando a procura de alimento é máxima, e o facto de muitas espécies territoriais de aves, peixes e répteis não defenderem a área de alimentação, dá suporte à ideia de que o isolamento e controlo reprodutivo têm um maior valor de sobrevivência do que o isolamento de uma reserva de alimento como tal. A territorialidade não tende apenas a evitar a sobrepopulação, como também proporciona uma rápida recuperação acaso ocorra uma mortalidade anormal dos reprodutores, uma vez que se encontram presentes um certo número de indivíduos que se não reproduzem por incapazes de encontrar espaço; estes introduzem-se rapidamente mal se perde o proprietário de um território.

Um bom local para observar na Primavera o comportamento territorial é a água pouco profunda de uma lagoa contendo achigãs. Pode-se observar os machos a defender o «ninho» ou o «leito» (num local escavado no fundo) e suas imediações. Quando outro indivíduo se aproxima o macho exhibe as cores brilhantes das barbatanas e carrega sobre o intruso. Uma vez que o macho defende a área tanto antes como depois da fêmea pôr os ovos, a defesa é certamente em termos de espaço, e não unicamente de defesa da descendência.

Até que ponto o homem é territorial por virtude da sua conduta inerente, e até que ponto o homem pode aprender a utilizar o controlo e o planeamento do uso da terra como salvaguarda contra a sobrepopulação, são hoje questões objecto de vivo debate. Voltar-se-á ao assunto em capítulos ulteriores. No livro de grande sucesso *The Territorial Imperative* (1967) Robert Ardrey expõe algumas ideias intrigantes sobre a matéria.

## 16. TIPOS DE INTERACÇÃO ENTRE DUAS ESPÉCIES

### Enunciado

Teoricamente as populações de duas espécies podem interagir segundo vias básicas que correspondem a combinações de 0, + e -, como se segue: 00, --, ++, +0, -0 e +-. Três destas combinações (++, -- e +- ) são normalmente subdivididas, assim resultando nove importantes interacções que têm sido demonstradas (ver a adaptação de Burkholder, 1952, do esquema de classificação de Haskel, 1949). São elas (ver Quadro 7-8) as seguintes: (1) *neutralismo*, na qual nenhuma das populações é afectada pela associação com a outra; (2) *tipo de inibição mútua por competição*, na qual ambas as populações se inibem activamente uma à outra; (3) *tipo*

de competição pela utilização de recursos, na qual cada população afecta prejudicialmente a outra na luta por recursos escassos; (4) *amensalismo*, na qual uma população é inibida e a outra não é afectada; (5) *parasitismo* e (6) *predação*, nas quais uma população afecta desfavoravelmente a outra por ataque directo se bem que dependa dela; (7) *comensalismo*, na qual uma população é beneficiada embora a outra não seja afectada; (8) *protocooperação*, na qual ambas as populações são beneficiadas pela associação embora as relações não sejam obrigatórias; e (9) *mutualismo*, na qual o crescimento e a sobrevivência de ambas as populações são beneficiadas e qualquer delas não pode sobreviver em condições naturais sem a outra. Em termos de

### Quadro 7-8

#### *Análise das Interações Entre as Populações de Duas Espécies*

0 INDICA AUSÊNCIA DE INTERACÇÃO SIGNIFICATIVA  
 + INDICA QUE O CRESCIMENTO, A SOBREVIVÊNCIA, OU OUTRO ATRIBUTO DA POPULAÇÃO BENEFICIOU (TERMO POSITIVO ADICIONADO À EQUAÇÃO DE CRESCIMENTO)  
 - INDICA QUE O CRESCIMENTO DA POPULAÇÃO OU OUTRO ATRIBUTO FOI INIBIDO (TERMO NEGATIVO ADICIONADO À EQUAÇÃO DE CRESCIMENTO)

Tipo de Interação *	Espécies		Natureza Geral da Interação
	1	2	
1. Neutralismo	0	0	Nenhuma das populações afecta a outra
2. Competição: Tipo de interferência directa	-	-	Inibição directa de cada uma das espécies pela outra
3. Competição: Tipo de recurso utilizado	-	-	Inibição indirecta quando um recurso comum escasseia
4. Amensalismo	-	0	A população 1 é inibida, não sendo a 2 afectada
5. Parasitismo	+	-	A população 1, o parasita, é geralmente menor do que a 2, o hospedeiro
6. Predação	+	-	A população 1, o predador, é geralmente maior do que a 2, a presa
7. Comensalismo	+	0	A população 1, o comensal, beneficia enquanto a 2, o hospedeiro, não é afectada
8. Protocooperação	+	+	Interação favorável a ambas, embora não obrigatória
9. Mutualismo	+	+	Interação favorável a ambas e obrigatória

\* Os tipos de 2 a 4 podem ser classificados como «interacções negativas», os tipos 7 a 9 como «interacções positivas», e o 5 e o 6 como ambas as coisas.

sobrevivência e crescimento da população, estas interacções envolvem adicionar às equações básicas do crescimento da população termos positivos, negativos ou nulos, como ficou escrito na Secção 8.

Todas estas interacções entre populações usam ocorrer na comunidade comum e podem ser facilmente reconhecidas e estudadas, pelo menos qualitativa-



mente, mesmo nas comunidades complexas. Para um dado par de espécies o tipo de interacção pode alterar-se sob diferentes condições ou durante estádios sucessivos nos respectivos ciclos de vida. Assim, duas espécies poderão apresentar parasitismo em certa altura, comensalismo noutra, e serem ainda completamente neutras noutra altura. As comunidades simplificadas e as experiências de laboratório facultam meios para isolar e estudar quantitativamente as várias interacções. Por outro lado, modelos matemáticos dedutivos derivados de tais estudos possibilitam analisar factores que não são normalmente separáveis uns dos outros.

Em termos do quadro conjunto do ecossistema os nove tipos de interacções podem reduzir-se a dois tipos gerais, nomeadamente o das *interacções negativas* e o das *interacções positivas*. São especialmente dignos de destaque dois princípios respeitantes a estas categorias: (1) *Na evolução e no desenvolvimento dos ecossistemas as interacções negativas tendem a reduzir-se ao grau mínimo em favor da simbiose positiva que reforça a sobrevivência das espécies que entre si interagem* (ver Capítulo 9). (2) *As associações recentes ou novas estão mais sujeitas a desenvolver coacções negativas severas do que as associações mais velhas* (ver Secção 17).

## Explicação

Uma situação familiar consiste na acção de uma população que afecta a taxa de crescimento ou de morte de outra população. Assim, os membros de uma população podem alimentar-se dos membros de outra, competir pelos alimentos, excretar materiais nocivos, ou interferir de qualquer outra maneira com a outra população. Do mesmo modo, as populações podem ajudar-se uma à outra, sendo a interacção num só sentido ou recíproca. As interacções deste tipo caem nas diversas categorias definidas como se enumerou no anterior Enunciado e se ilustra no Quadro 7-8. Antes de examinar casos reais, será útil representar casos hipotéticos e um tanto simplificados com o objectivo de ver como estas interacções podem operar para influenciar o crescimento e a sobrevivência das populações. Como se destacou previamente, os «modelos» de equações de crescimento tornam as definições mais precisas, clarificam as ideias e permitem determinar que factores podem operar em situações naturais complexas.

Se o crescimento de uma população pode ser representado e descrito por uma equação (ver Secção 8), a influência de outra população pode ser expressa por um termo que modifica o crescimento da primeira população. Podem ser incluídos termos diversos consoante o tipo de interacção. Por exemplo, na competição a taxa de crescimento de cada população é igual à taxa de crescimento ilimitado subtraída dos efeitos do auto-adensamento (que aumenta à medida que a população cresce)

e dos efeitos depressivos da outra espécie,  $N_2$  (que também crescem à medida que os números das duas espécies,  $N$  e  $N_2$ , aumentam), ou

$$\frac{dN}{dt} = rN - \left(\frac{r}{K} N^2\right) - CN_2N$$

$\left[ \begin{array}{c} \text{taxa de} \\ \text{crescimento} \end{array} \right]$	$=$	$\left[ \begin{array}{c} \text{taxa} \\ \text{ilimitada} \end{array} \right]$	$-$	$\left[ \begin{array}{c} \text{efeitos do} \\ \text{auto-} \\ \text{-adensamento} \end{array} \right]$	$-$	$\left[ \begin{array}{c} \text{efeitos} \\ \text{depressivos da} \\ \text{outra espécie} \end{array} \right]$
--	-----	---	-----	--	-----	---

Como se reconhecerá, esta equação é a equação logística apresentada na página 294, com excepção da adição do último termo, «menos os efeitos depressivos da outra espécie». Existem vários resultados possíveis deste tipo de interacção. Se «C» é pequeno para ambas as espécies, de tal forma que os efeitos depressivos interespecíficos são menores do que os efeitos intra-específicos (autolimitantes), a taxa de crescimento, e porventura a densidade final de ambas as espécies, apenas serão sujeitas a pequena depressão; porém, ambas as espécies serão provavelmente capazes de viver juntas. Por outras palavras, o efeito depressivo da outra espécie será menos importante do que a competição dentro da espécie. Também, se as espécies exibem crescimento exponencial (com factor autolimitante ausente da equação), então a competição interespecífica pode desempenhar a função «niveladora» que falta na forma de crescimento da própria espécie. Contudo, se «C» é grande a espécie que exercer o maior efeito eliminará a sua competidora ou forçá-la-á a deslocar-se para outro habitat. Assim, teoricamente, as espécies que têm necessidades semelhantes não podem viver juntas uma vez que se desenvolverá provavelmente uma forte competição, provocando a eliminação de uma delas. Os modelos apresentados destacam algumas das possibilidades; ver-se-á na próxima secção como estas possibilidades realmente actuam.

Quando ambas as espécies das populações que interagem têm efeitos benéficos uma sobre a outra, em vez de efeitos depressivos, adiciona-se um termo positivo às equações de crescimento. Em tais casos ambas as populações crescem e prosperam, atingindo níveis de equilíbrio que são mutuamente benéficos. Se os efeitos benéficos da outra população (o termo positivo na equação) forem necessários para o crescimento e a sobrevivência de ambas as populações, a relação é conhecida por mutualismo. Se, por outro lado, os efeitos benéficos apenas aumentam a dimensão ou a taxa de crescimento da população, não sendo necessários para o crescimento ou para a sobrevivência, a relação é classificada sob o título de cooperação ou protocooperação. (Dado que a cooperação indicada não é necessariamente o resultado de um raciocínio consciente ou «inteligente», é de preferir provavelmente o último termo).

Tanto na protocooperação como no mutualismo os resultados são semelhantes, isto é, o crescimento de qualquer das populações é menor ou nulo sem a presença da outra população. Quando se atinge um nível de equilíbrio as duas populações vivem juntas de uma forma estável, usualmente numa proporção definida.

As considerações sobre as interações entre populações tal como se ilustram no Quadro 7-8, ou em termos de equações de crescimento, evitam confusões que surgem com frequência quando apenas se consideram termos e definições. Assim, o termo *simbiose* é algumas vezes utilizado no mesmo sentido do mutualismo; outras vezes o termo é utilizado para cobrir tanto o comensalismo como o parasitismo. Dado que literalmente simbiose significa «viver junto», a palavra é utilizada neste livro nesse sentido amplo, independentemente da natureza da relação. O termo «parasita» e a ciência da parasitologia são geralmente considerados como respeitando a qualquer pequeno organismo que vive sobre outro ou noutro organismo, independentemente do seu efeito ser negativo, positivo ou neutro. Têm sido propostos vários termos para o mesmo tipo de interacção, o que aumenta a confusão. Porém, quando as relações são representadas graficamente, há pequena dúvida sobre qual o tipo de interacção que está a ser considerado; a palavra ou «etiqueta» torna-se então secundária para o mecanismo e seu resultado. Mesmo que não se esteja em condições de aplicar equações às situações reais, estes «modelos matemáticos» ainda têm uma utilidade muito grande na clarificação das ideias, abrindo caminho para a expressão quantitativa, e para ajudar a eliminar as complicadas e pesadas definições que impastaram os começos da história da ecologia!

Um apontamento final. Note-se que se não utilizou a palavra «prejudicial» na descrição das interacções negativas. A competição e a predação reduzem a taxa de crescimento das populações afectadas, embora isto não signifique necessariamente que a interacção seja nociva do ponto de vista de sobrevivência e da evolução a longo prazo. De facto, as interacções negativas podem aumentar o índice de selecção natural, determinando uma nova adaptação. Como já se viu, os predadores e os parasitas são com frequência benéficos para as populações que não possuem auto-regulação, no sentido de que podem prevenir a sobrepopulação capaz de provocar a autodestruição (ver Secção 8).

Finalmente, a tendência para a redução da severidade das interacções negativas e o aumento das positivas, tal como foi esquematizado no Enunciado, é um conceito da maior importância para o homem. A ideia será desenvolvida em várias das secções seguintes.

## 17. INTERACÇÕES NEGATIVAS: COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA

### Enunciado

A competição no sentido mais lato refere-se à interacção de dois organismos que lutam pela mesma coisa. A competição interespecífica é qualquer interacção entre duas ou mais populações de espécies que afectam de forma adversa os respectivos crescimento e sobrevivência. Pode tomar duas formas como se ilustra no Quadro 7-8. A tendência para a competição produzir a separação ecológica de espécies intimamente relacionadas, ou semelhantes por qualquer outra forma, conhece-se por *princípio da exclusão competitiva*.

### Explicação

Os ecologistas, os geneticistas e os evolucionistas têm escrito muito sobre a competição interespecífica. Na maior parte dos casos a palavra «competição» é utilizada com referência a situações em que as influências negativas são devidas a uma escassez de recursos utilizados por duas espécies. Isto faz com que as interferências recíprocas mais directas, tais como a predação mútua ou a secreção de substâncias nocivas, sejam colocadas numa outra categoria (como se fez no Quadro 7-8) mesmo que não exista um termo geralmente aceite para estes tipos de interacções. Têm-se designado por substâncias *alelopáticas* (ver páginas 35 e 354) ou *alomonas* antagonónicas (Brown *et al.*, 1970) os mensageiros químicos interespecíficos (ou substâncias aleloquímicas; ver Whittaker, 1970) que proporcionam uma vantagem competitiva de uma espécie sobre outra. É firme a opinião do autor de que palavras como competição, comunidade, população, que são largamente utilizadas não apenas na ciência mas também na linguagem geral, deveriam ser definidas com precisão (como se fez), embora mantendo um âmbito amplo. É muito menos confuso para todos deixar os termos básicos amplos, e depois «subclassificar» mediante adjectivos ou frases condicionantes quando esteja em causa um significado mais restrito. Por exemplo, pode-se falar de competição pelos recursos, competição antibiótica, ou competição pela luz. Ou poder-se-á subdividir quantitativamente de acordo com o grau do efeito depressivo como o fez Philip (1955) com a utilização dos modelos. Assim, em geral, tentar-se-á evitar termos especializados excepto quando se tornar necessário um significado muito específico.

A interacção competitiva envolve com frequência o espaço, alimento ou nutrientes, luz, material de desperdício, sensibilidade aos carnívoros, doença, e assim por diante, e muitos outros tipos de interacções mútuas. Os resultados da competição revestem-se do maior interesse e têm sido muito estudados como um

dos mecanismos de selecção natural. A competição interespecífica pode traduzir-se por ajustes de equilíbrio por parte de duas espécies, ou pode determinar que a população de uma espécie substitua a outra, ou a force a ocupar um outro espaço ou a utilizar um outro alimento, qualquer que seja a base da acção competitiva. Observa-se muitas vezes que os organismos intimamente relacionados tendo habitats ou formas de vida semelhantes não ocorrem com frequência nos mesmos lugares. Caso ocorram no mesmo local, utilizam alimento diferente, estão activos em alturas diversas, ou de outro modo ocupam nichos um tanto distintos. O conceito de nicho ecológico será definido mais completamente no próximo capítulo; porém é preciso assinalar nesta altura que o nicho envolve não apenas o espaço físico ocupado por um dado organismo, mas também o seu lugar na comunidade, incluindo a sua fonte de energia e o período de actividade. Duas espécies não podem, por certo, ter exactamente o mesmo nicho e serem diferentes, porém espécies há que, especialmente se forem estreitamente aparentadas (e tiverem assim características morfológica e fisiologicamente semelhantes); são com frequência tão similares que têm virtualmente as mesmas necessidades quanto a nicho. Também pode ocorrer competição severa quando os nichos são em parte sobrepostos. Pesquisas experimentais e por observação mostraram que numa elevada proporção de casos há uma espécie para um nicho. A explicação para a separação ecológica largamente observada de espécies estreitamente aparentadas (ou semelhantes por qualquer outra forma) tornou-se conhecida como o *princípio da exclusão competitiva* (Hardin, 1960),

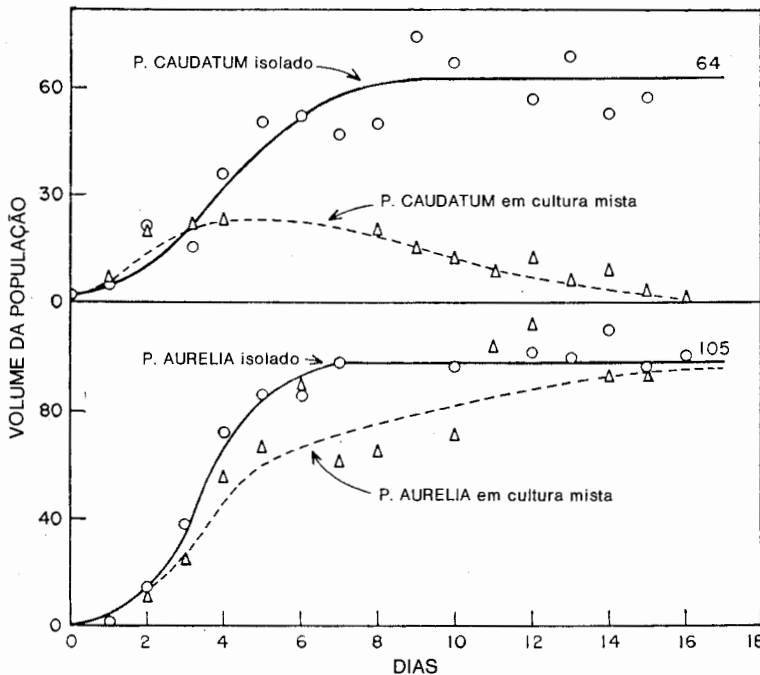


Figura 7-28. Competição entre duas espécies de protozoários estreitamente aparentadas que têm os mesmos nichos. Quando separadas, a *Paramecium caudatum* e a *Paramecium aurelia* exibem um crescimento sigmóide normal em culturas controladas com constante abastecimento de alimento; quando juntas, a *P. caudatum* é eliminada. (De Allee et al., 1949, segundo Gause.)

ou *princípio de Gause* (segundo o biólogo russo que primeiro confirmou experimentalmente o princípio; ver Figura 7-28).

Alguns dos aspectos teóricos da teoria da competição mais largamente debatidos andam à volta do que passou a conhecer-se pelas equações de Lotka-Volterra (assim chamadas porque foram propostas como modelos por Lotka e Volterra, em publicações separadas, em 1925-1926). Trata-se de um par de equações diferenciais muito semelhantes à apresentada na secção anterior. Tais equações são úteis para modelar as interacções predador-presa, parasita-hospedeiro, competição, ou qualquer outra interacção entre duas espécies. Em termos de competição num espaço limitado onde cada população tem um  $K$  ou nível de equilíbrio definido, as equações de crescimento simultâneo podem escrever-se nos termos seguintes:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1}$$

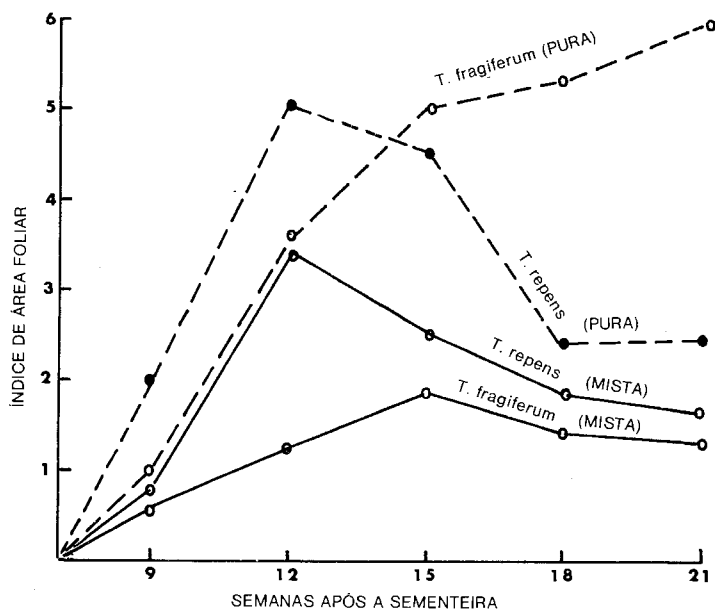
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2}$$

onde  $N_1$  e  $N_2$  são os números das espécies 1 e 2 respectivamente,  $\alpha$  é o coeficiente de competição que indica o efeito inibidor da espécie 2 sobre a espécie 1 e  $\beta$  é o coeficiente de competição correspondente à inibição da espécie 2 pela 1. Note-se que a equação logística foi novamente utilizada como base do modelo. O resultado desta interacção é que a espécie com o maior efeito inibidor sobre a outra a eliminará do espaço, embora, como Slobodkin (1965) demonstrou, as duas espécies possam teoricamente coexistir se os coeficientes de competição forem muito pequenos relativamente às razões das densidades de saturação ( $K_1/K_2$  e  $K_2/K_1$ ).

Para entender a competição é preciso considerar não só as condições e os atributos das populações que conduzem à exclusão competitiva, mas também as situações sob as quais as espécies similares coexistem, uma vez que grande número de espécies compartilham recursos comuns nos sistemas abertos da natureza (especialmente em ecossistemas maduros, estáveis). No Quadro 7-9 e na Figura 7-29 apresenta-se o que poderá designar-se o modelo «*Tribolium-Trifolium*», que inclui uma demonstração experimental da exclusão em espécies pareadas de insectos (*Tribolium*) e uma da coexistência em duas espécies de trevo (*Trifolium*).

Um dos estudos experimentais mais completos e prolongados de competição entre espécies é o que foi realizado no laboratório do Dr. Thomas Park da Universidade de Chicago. Park, seus estudantes e colaboradores, trabalharam com insectos da farinha, especialmente com os que pertencem ao género *Tribolium* (ver Park, 1962, para efeitos de um breve resumo deste trabalho). Estes pequenos insectos podem levar a cabo o seu ciclo de vida completo num habitat muito simples e

Figura 7-29. O caso de coexistência em populações de trevo (*Trifolium*). O gráfico mostra o crescimento da população de duas espécies de trevo em composição pura (isto é, crescendo só) e mista. Note-se que as duas espécies em composição pura têm uma forma de crescimento diferente, alcançando a maturidade em épocas distintas. Por esta e outras diferenças, as duas espécies são capazes de coexistir em cultura mista, embora a uma densidade reduzida, mesmo interferindo uma com a outra. O índice de área foliar, que é utilizado como um índice de densidade de biomassa, é a proporção da área da superfície foliar para a área da superfície do solo ( $\text{cm}^2$  por  $\text{cm}^2$ ); ver Capítulo 3, página e Capítulo 14, página 376. (Reproduzido de Harper e Clatworthy, 1963.)



homogêneo, nomeadamente um jarro de farinha ou de farelo de trigo. O meio neste caso é tanto o alimento como o habitat para as larvas e os adultos. Caso se vá adicionando meio fresco a intervalos regulares, a população dos insectos pode manter-se por muito tempo. Em terminologia de corrente de energia (Capítulo 3) este dispositivo experimental pode descrever-se como um sistema heterotrófico estabilizado no qual as importações de energia alimentar equilibram as perdas por respiração. Trata-se de um ecossistema altamente artificial, embora de interesse prático tendo em atenção os danos que o insecto provoca no cereal armazenado destinado à alimentação humana.

Os investigadores verificaram que quando duas espécies diferentes de *Tribolium* são colocadas neste universo pequeno e homogêneo, uma espécie é mais cedo ou mais tarde invariavelmente eliminada, ao passo que a outra continua a prosperar. Uma espécie «vence» sempre, ou para colocar as coisas de outra forma, duas espécies de *Tribolium* não podem sobreviver neste ecossistema particular que, por definição, contém apenas um nicho para os insectos da farinha. O número relativo de indivíduos de cada espécie colocados originalmente em cultura (isto é, o índice de reserva) não afecta o resultado final, embora o «clima» imposto ao ecossistema exerça um grande efeito quanto à espécie que vence. Como se ilustra no Quadro 7-9, uma espécie (*T. castaneum*) vence sempre sob condições de elevada temperatura e humidade, ao passo que a outra (*T. confusum*) vence sempre sob condições de «frio-secura», embora cada uma das espécies possa viver indefinidamente em qualquer dos seis climas com a condição de se encontrar só na cultura. Sob

### Quadro 7-9

#### O Caso de Exclusão Competitiva em Populações de Insectos da Farinha (*Tribolium*) \*

CLIMA	TEMPERATURA (°C)	HUMIDADE RELATIVA (%)	RESULTADOS DE COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA (%) †	
			Vence <i>Tribolium</i> <i>castaneum</i>	Vence <i>Tribolium</i> <i>confusum</i>
Quente-húmido	34	70	100	0
Quente-seco	34	30	10	90
Temperado-húmido	29	70	86	14
Temperado-seco	29	30	13	87
Frio-húmido	24	70	31	69
Frio-seco	24	30	0	100

\* Dados de Park, 1954.

† De 20 a 30 experiências repetidas para cada uma das seis condições. Qualquer das espécies pode sobreviver em qualquer dos climas caso se encontre só na cultura, embora apenas sobreviva uma delas quando ambas se encontram nela presentes. As percentagens indicam a proporção das repetições em que cada espécie subsistiu depois da eliminação da outra.

condições intermédias cada espécie tem uma certa probabilidade de ganhar (por exemplo, é de 0,86 a probabilidade de que a *T. castaneum* vença sob condições de «calor e humidade»). Os atributos das populações, medidos em culturas de uma só espécie, ajudam em parte a explicar o resultado da acção competitiva. Por exemplo, verificou-se que como regra a espécie com mais elevada taxa de acréscimo ( $r$ ) sob as condições de existência em questão ganhava caso as diferenças específicas em  $r$  fossem bastante grandes. Quando as taxas de crescimento diferiam apenas moderadamente, aquela que tinha a taxa mais elevada não vencia sempre. A presença de um vírus numa população podia facilmente inclinar o equilíbrio. Também linhas genéticas dentro da população diferem grandemente na «capacidade competitiva».

É fácil construir condições do modelo *Tribolium* que possam determinar a coexistência em vez da exclusão. Caso as culturas fossem colocadas alternadamente em condições de calor-humidade e de frio-secura (para simular alterações atmosféricas estacionais), a vantagem que uma espécie teria sobre a outra poderia não continuar o tempo suficiente para provocar a extinção desta última. Se o sistema de cultura fosse «aberto» e os indivíduos da espécie dominante emigrassem (ou fossem removidos por um predador) a um ritmo considerável, a interacção competitiva poderia ser tão reduzida que ambas as espécies pudessem coexistir. Pode-se pensar em muitas outras circunstâncias que pudessem favorecer a coexistência.



Algumas das experiências mais interessantes na competição das plantas são as que se encontram relatadas por J. L. Harper e seus associados do University College de North Wales (ver Harper, 1961; Harper *et al.*, 1963; Clatworthy e Harper, 1962). Os resultados de tais estudos, como se apresentam na Figura 7-29, ilustram como uma diferença na forma de crescimento permite que duas espécies de trevo coexistam no mesmo ambiente (isto é, a mesma luz, temperatura, solo, e assim por diante). Das duas espécies, a *Trifolium repens* cresce mais depressa e atinge o auge da densidade foliar mais cedo. Contudo, a espécie *Trifolium fragiferum* forma pecíolos mais compridos e folhas mais altas e é capaz de ultrapassar em altura a espécie de crescimento mais rápido, especialmente depois da *T. repens* ter ultrapassado o seu ponto máximo, evitando assim ser afastada por ensombramento. Em consociação, portanto, cada espécie inibe a outra, embora ambas sejam capazes de completar o respectivo ciclo de vida e produzir semente, se bem que cada qual coexista a uma densidade reduzida (embora a densidade conjunta nas culturas mistas das duas espécies fosse aproximadamente igual à densidade nas culturas puras). Neste caso as duas espécies, se bem que competindo fortemente pela luz, foram capazes de coexistir por motivo de diferenças de morfologia e no ritmo da regulação do crescimento máximo. Harper (1961) concluiu que duas espécies de plantas podem coexistir se as populações forem independentemente controladas por um ou mais dos mecanismos seguintes: (1) diferentes necessidades nutritivas (leguminosas e não leguminosas, por exemplo), (2) diferentes causas de mortalidade (sensibilidades distintas ao pastoreio, por exemplo), (3) sensibilidade a toxinas diferentes e (4) sensibilidade ao mesmo factor de controlo (luz, água, e assim por diante) em alturas diversas (como no caso descrito do trevo).

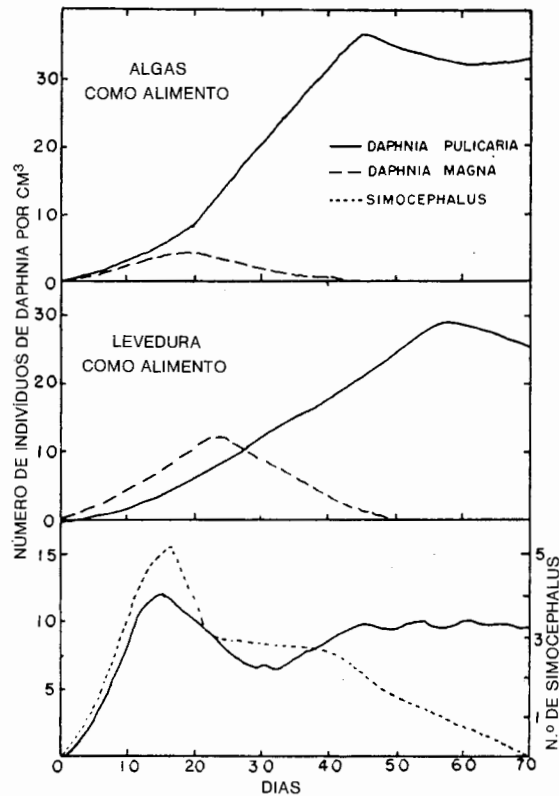
## Exemplos

Os resultados das experiências originais de Gause encontram-se ilustrados na Figura 7-28. Este é, pode dizer-se, um exemplo «clássico» da exclusão competitiva. Dois protozoários ciliados estreitamente aparentados, *Paramecium caudatum* e *Paramecium aurelia*, quando em culturas separadas exibem um crescimento da população tipicamente sigmóide e conservam a população a um nível de equilíbrio no meio de cultura mantido constante com uma concentração fixa de elementos alimentares (bactérias que se não multiplicavam no meio e assim podiam ser adicionadas a intervalos frequentes para manter a concentração de alimento constante). Contudo, quando ambos os protozoários foram colocados na mesma cultura, depois de 16 dias apenas sobrevivia a *P. aurelia*. Neste caso nenhum dos organismos atacava o outro ou secretava substâncias nocivas; simplesmente a população de *P. aurelia* tinha uma taxa de crescimento maior (taxa intrínseca de aumento mais alta)

e assim «punha fora de competição» a *P. caudatum* pela quantidade limitada de alimento sob as condições existentes. Por outro lado, a *Paramecium caudatum* e a *Paramecium bursaria* eram ambas capazes de sobreviver e alcançar um equilíbrio estável no mesmo meio de cultura dado que, embora ambas competissem pelo mesmo alimento, a *P. bursaria* ocupava uma parte diferente da cultura onde podia alimentar-se de bactérias sem competir com a *P. caudatum*. Assim, a característica habitat do nicho destas duas espécies provou ser suficientemente distinta, embora o respectivo alimento fosse idêntico. Poderiam citar-se outros exemplos nos quais duas espécies intimamente aparentadas existem no mesmo habitat embora apreendendo alimento diferente (ver Figura 7-32), resultando daqui uma separação de nichos igualmente efectiva.

Frank (1952 e 1957) realizou uma ampla série de experiências utilizando espécies de cladocera (pulgas de água). Como pode ver-se na Figura 7-30, uma espécie eliminava a outra quando formas estreitamente aparentadas do mesmo género eram emparelhadas; contudo, o padrão da interacção variava com o alimento. Quando se utilizava levedura (que podia suportar ambas as espécies quando cresciam separadamente), a espécie que perdia tinha uma vantagem temporária e era capaz de

Figura 7-30. Competição entre pares de espécies de cladocera em cultura. A *Daphnia pulicaria* elimina a *D. magna* estreitamente aparentada com ela, embora com levedura como alimento para ambas a *D. magna* persista durante mais tempo, uma vez que este alimento é menos favorável para a espécie dominante. A competição é menos severa entre espécies dos géneros *Daphnia* e *Simocephalus*, que têm nichos sobrepostos. Em culturas mistas, as populações de ambas as espécies exibem uma forma normal de crescimento e persistem juntas durante 40 dias, após o que a do género *Simocephalus* é gradualmente eliminada. (Gráficos superiores reproduzidos de Frank, 1957; gráfico inferior reproduzido de Frank, 1952.)



umentar durante cerca de 20 dias. Quando foram comparadas espécies menos semelhantes, como as pertencentes a géneros diferentes, ambas as populações desenvolveram um crescimento sigmóide mais ou menos normal na cultura mista e mantiveram um nível assintótico elevado durante cerca de 30 dias (Figura 7-30, gráfico inferior). Depois disso, a população de *Simocephalus* declinava gradualmente e acabava por desaparecer da cultura. Este caso parece constituir um bom exemplo de nichos sobrepostos. As experiências com *Cladocera* dão assim resultados intermédios entre os modelos *Tribolium-Trifolium* (Quadro 7-9 e Figura 7-29). Na natureza, onde a competição não será certamente tão severa, nem tão prolongada como nas pequenas culturas de laboratório, as duas espécies terão menos dificuldade de coexistência no mesmo habitat.

Um outro exemplo de como a diversificação do habitat pode reduzir a competição por forma a possibilitar a coexistência em vez de impor a exclusão encontra-se descrita por Crombie (1947). Este autor verificou que o género *Tribolium* extermina o género *Oryzaephilus* (um outro género de insecto da farinha), quando ambos vivem juntos na farinha, porque os indivíduos de *Tribolium* são mais activos na destruição de estados imaturos de outras espécies. Contudo, caso se coloquem tubos de vidro na farinha, no interior dos quais as fases imaturas dos organismos mais pequenos de *Oryzaephilus* podem escapar, então ambas as populações sobrevivem. Assim, quando um ambiente simples de «um nicho» é mudado para um ambiente de «dois nichos», a competição é suficientemente reduzida para permitir as duas espécies. Isto constitui também um exemplo do tipo de competição por «interferência directa» (Quadro 7-8).

Isto quanto a exemplos de laboratório. Admite-se facilmente que a aglomeração possa ser maior nas experiências de laboratório e, assim, exagerada a competição. No campo a competição interespecífica nas plantas tem sido muito estudada e é considerada, como regra, um factor importante na produção de uma sucessão de espécies (como se descreverá no Capítulo 9). Keever (1955) descreve uma situação interessante na qual uma espécie de infestante, alta, que ocupa os campos no primeiro ano de pousio em composição quase pura é neles gradualmente substituída por uma outra espécie anteriormente desconhecida na região. As duas espécies, embora pertencendo a géneros diferentes, têm biologias (tempo de floração, processo de propagação por semente) e formas de vida muito semelhantes e entram assim em intensa competição.

Griggs (1956) fez um estudo interessante de competição em plantas numa charneca de uma montanha rochosa onde a maior parte das espécies cresciam em tufos isolados. Os tufos de uma espécie eram com frequência invadidos por outras espécies. Griggs foi capaz de elaborar uma lista de espécies segundo a ordem da sua capacidade de invadir outros tufos. Esta «escala competitiva» provou não ser a

mesma que a ordem da sucessão, uma vez que a capacidade para invadir e a capacidade para substituir completamente não estavam inteiramente correlacionadas.

Já se salientou que a competição entre indivíduos da mesma espécie é na natureza um dos factores mais dependentes da densidade, podendo dizer-se o mesmo para a competição interespecífica. A competição revela-se ser extremamente importante na determinação da distribuição de espécies intimamente aparentadas, e a regra de Gause — duas espécies no mesmo nicho não — parece ser válida tanto para o campo como para o laboratório, embora muitas das provas apenas tenham carácter circunstancial. Na natureza, as espécies intimamente aparentadas, ou as espécies que têm necessidades muito semelhantes, ocupam geralmente áreas geográficas distintas ou habitats diferentes na mesma área ou, de outra forma, evitam a competição mediante diferenças na actividade diária ou estacional ou quanto a alimento. A interacção competitiva pode provocar alterações morfológicas (através da selecção natural) que reforçam a separação ecológica (ver o conceito de «deslocamento de carácter», Secção 3 do Capítulo 8). Por exemplo, no centro da Europa seis espécies de chapim (pequenas aves do género *Parus*) coexistem, segregadas parcialmente pelo habitat e parcialmente pelas áreas de alimentação e dimensão da presa, o que se traduz em pequenas diferenças no comprimento e na largura do bico. Na América do Norte é raro encontrar mais de duas espécies na mesma localidade, sem embargo de se encontrarem presentes sete espécies no continente considerado no seu conjunto. Lack (1969) sugere que «as espécies de chapins da América se encontram numa fase mais temporã da respectiva evolução do que as europeias, e as suas diferenças no bico, na dimensão do corpo e na conduta alimentar são adaptações aos respectivos habitats, e que ainda não há adaptações que permitam a coexistência no mesmo habitat». A ideia de que o desenvolvimento evolucionário favorece a coexistência e a diversidade voltará a ser considerada no Capítulo 9.

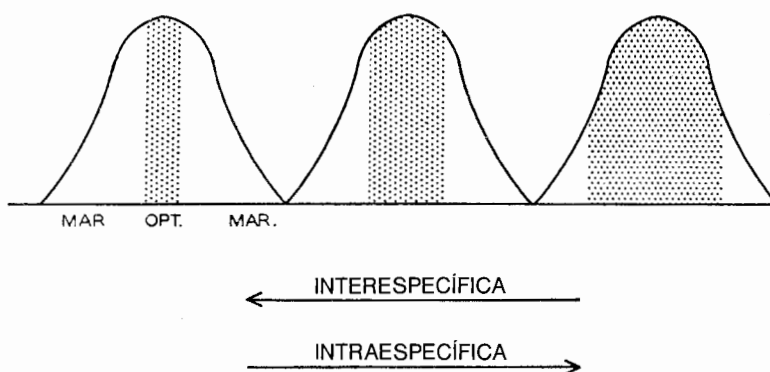


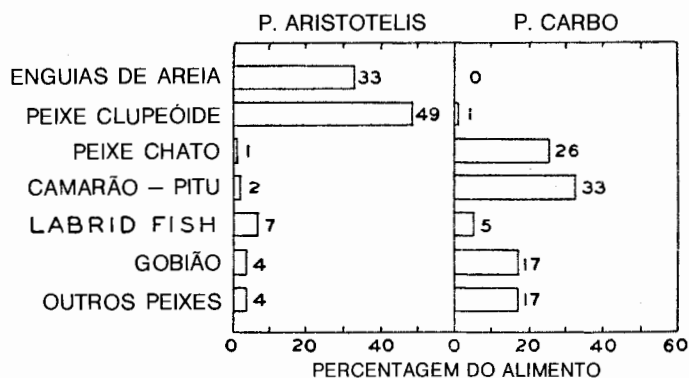
Figura 7-31. O efeito da competição na distribuição do habitat de aves. Quando a competição intraespecífica domina, as espécies estendem-se e ocupam áreas menos favoráveis (marginais); onde a competição interespecífica é intensa, as espécies tendem a ficar restringidas a um âmbito mais estreito que integra as condições óptimas. (Adaptado de Svardson, 1949.)

Na Figura 7-31 está resumida a teoria geral respeitante ao papel que a competição desempenha na selecção do habitat. As curvas representam o âmbito do habitat que pode ser tolerado pelas espécies, com as condições óptimas e marginais indicadas. Quando há competição com outra espécie estreitamente aparentada ou ecologicamente similar, o âmbito das condições de habitat que tais espécies ocupam fica geralmente limitado ao óptimo (isto é, às condições mais favoráveis sob as quais a espécie tem uma vantagem sobre os seus competidores). Onde a competição inter-específica é menos severa, então a competição no interior da espécie ocasiona geralmente uma selecção de habitat mais ampla. As ilhas constituem bons lugares para a ocorrência de uma selecção de habitat mais ampla quando os competidores potenciais não conseguem colonizar. Por exemplo, nas ilhas, ratos-toupeira de campo (*Microtus*) ocupam com frequência habitats de floresta donde o seu competidor da floresta, o rato-toupeira-vermelho (*Clethrionomys*), está ausente (ver Cameron, 1964). Crowell (1962) observou que o cardial era mais abundante e ocupava um habitat marginal maior nas Bermudas, onde muitas das aves que com ele competem no continente estão ausentes.

Há muitos casos que parecem à primeira vista constituir excepções à regra de Gause mas que, num estudo cuidadoso, provam não o ser. Um bom exemplo disto é o caso de duas aves semelhantes comedoras de peixe da Bretanha, o corvo-marinho-de-faces-brancas (*Phalacrocorax carbo*) e o corvo-marinho-de-crista (*P. arisototelis*) estudadas por Lack (1945). Estas duas espécies alimentam-se usualmente nas mesmas águas e nidificam nos mesmos rochedos, porém um estudo mais aprofundado mostrou que realmente os locais de nidificação eram diferentes e, como se ilustra na Figura 7-32, o alimento era basicamente distinto. De facto, o corvo-marinho-de-crista alimenta-se nas águas mais superficiais, de peixes e enguias em natação livre, ao passo que o corvo-marinho-de-faces-brancas procura o seu alimento mais no fundo, caçando peixes chatos (linguados) e invertebrados de fundo (camarões, etc.).

O facto de espécies intimamente aparentadas se encontrarem separadas na natureza não significa, certamente, que a competição actua continuamente para as manter separadas; as duas espécies podem ter desenvolvido necessidades ou preferências distintas que as mantenham efectivamente ao abrigo da competição. Será suficiente para o ilustrar um só exemplo de cada um dos reinos animal e vegetal. Na Europa, uma espécie de *Rhododendron*, a *R. hirsutum*, encontra-se nos solos calcários ao passo que outra espécie, a *R. ferrugineum*, se encontra em solos ácidos. As necessidades das duas espécies são tais que nenhuma delas pode viver no tipo oposto de solo pelo que nunca há qualquer competição real entre elas (ver Braun-Blanquet, 1932). Teal (1958) fez um estudo experimental da selecção de habitat de espécies de caranguejo-violinista (*Uca*) que usualmente se encontram separadas nos sapais em que habitam. Uma espécie, *U. pugilator*, foi encontrada em bancos de areia

Figura 7-32. Hábitos alimentares de duas espécies de aves aquáticas estreitamente aparentadas, o corvo-marinho-de-faces-brancas (*Phalacrocorax carbo*) e o corvo-marinho-de-crista (*P. aristotelis*) que se encontram juntos durante a época de cria. Os hábitos alimentares indicam que, embora o habitat seja semelhante, o alimento é diferente; assim sendo, o nicho das duas espécies é diferente e as aves não estão realmente em competição directa. (Dados de Lack, 1945.)



abertos, ao passo que a outra, *U. pugnax*, foi observada em substratos barrentos cobertos com erva de pântano. Teal observou que nenhuma das espécies tendia a invadir o habitat da outra mesmo na ausência desta, uma vez que cada espécie apenas escavava refúgios no seu substrato preferido. A ausência de competição activa não significa, certamente, que a competição tenha de ser excluída como um factor que no passado foi realizando o comportamento de isolamento.

Será conveniente fechar esta abordagem de exemplos adoptando os três modelos de ensaio propostos por Philip (1955) como uma base para futuras observações, análises e experiências. São eles: (1) competição imperfeita, em que os efeitos interespecíficos são menores do que os efeitos intra-específicos; a competição interespecífica é um factor limitante embora não ao ponto de eliminar por completo uma das espécies; (2) competição perfeita, como nos modelos inalterados de Gause ou Lotka-Volterra, nos quais uma espécie é invariavelmente eliminada do nicho por um processo gradual à medida que ocorre o adensamento; e (3) competição hiperperfeita, na qual os efeitos depressivos são grandes e imediatamente efectivos, como na produção de antibióticos. Será facultado na secção seguinte um exemplo bem ilustrativo da interferência directa ou competição «agravada» em plantas.

## 18. INTERACÇÕES NEGATIVAS: PREDACÃO, PARASITISMO E ANTIBIOSE

### Enunciado

Como já foi referido, a predação e o parasitismo são exemplos de interacções entre duas populações das quais resultam efeitos negativos no crescimento e na sobrevivência de uma das populações (termo negativo na equação de crescimento

de uma das populações, ver Quadro 7-8, tipos 5 e 6). Um resultado semelhante ocorre quando uma população produz uma substância nociva para a população que com ela compete. O termo *antibiose* é usado geralmente para tal interacção, e o termo *alelopatia* (= nocivo para o outro) tem sido proposto para a inibição química pelas plantas (Muller, 1966).

Um princípio fundamental é o de que os efeitos negativos tendem a ser quantitativamente pequenos quando as populações que interagem tiveram uma história de evolução comum num ecossistema relativamente estável. Por outras palavras, a selecção natural tende a levar à redução dos efeitos depressivos ou à eliminação de toda a interacção, uma vez que uma severa inibição continuada da população das presas ou dos hospedeiros pela população dos predadores ou dos parasitas apenas pode conduzir à extinção de uma ou de ambas as populações. Consequentemente, a interacção severa observa-se mais frequentemente quando a interacção é de recente origem (quando duas populações ficam pela primeira vez associadas) ou quando ocorreram alterações em grande escala ou súbitas (porventura temporárias) no ecossistema (como as que poderão ser produzidas pelo homem). Isto conduz àquilo que poderá designar-se «o princípio do patógeno instantâneo», que explica a razão pela qual as frequentes introduções ou as manipulações não ou mal planeadas pelo homem conduzem com tanta frequência a epidemias.

## Explicação

É difícil abordar o tema do parasitismo e da predação objectivamente. Todos têm uma natural aversão aos organismos parasíticos, sejam bactérias ou ténias. Do mesmo modo, embora o próprio homem seja o maior predador que o mundo conheceu (e também o maior causador de epidemias na natureza), este tende a condenar todos os outros predadores, sem cuidar de averiguar se eles são realmente prejudiciais para os seus próprios interesses ou não. A ideia de que «o único falcão bom é o falcão morto» é largamente perfilhada, embora não constitua de maneira nenhuma, como se verá, uma generalização válida.

A melhor forma de ser objectivo consiste em considerar a predação e o parasitismo mais do ponto de vista da população do que do indivíduo. É certo que os predadores e os parasitas matam ou injuriam os indivíduos, e reduzem pelo menos em certa medida a taxa de crescimento das populações ou reduzem o tamanho total da população. Porém, significará isto que as populações estariam melhor sem predadores ou parasitas? Na óptica do longo prazo, os predadores e os parasitas são os únicos beneficiários da associação? Como ficou salientado quando da análise da regulação da população (Secção 10, ver especialmente a Figura 7-20), os predadores e os parasitas desempenham um papel na manutenção dos insectos herbí-

voros a uma densidade baixa, embora possam ser ineficazes quando a população hospedeira tem um grande surto ou «escapa» ao controlo dependente da densidade. As populações de veados são com frequência citados como exemplos de populações que tendem a conhecer erupções quando é reduzida a pressão dos predadores. Um exemplo destes largamente citado é o da manada de veados de Kaibad que, segundo a descrição inicial de Leopold (1943) baseada em estimativas realizadas por Rasmussen (1941), aumentou supostamente de 4000 (em uns 300 000 hectares do lado norte do Grand Canyon no Arizona) em 1907 para 100 000 em 1924, em paralelo com uma campanha governamental organizada de eliminação de predadores. Caughley (1970) voltou a examinar este caso e concluiu que embora não haja qualquer dúvida de que os veados aumentaram e com eles o sobrepastoreio, e depois o declínio, há dúvidas acerca da extensão da sobrepopulação e não há uma prova real de que esta se ficou a dever exclusivamente à remoção dos predadores, sendo possível que o gado e o fogo também tenham desempenhado um papel. É sua convicção que as erupções das populações de ungulados resultam mais provavelmente de alterações no habitat ou no alimento que permitem à população «escapar» ao controlo da mortalidade usual (como no modelo constante da Figura 7-20). Uma coisa é clara: as erupções mais violentas ocorrem quando uma espécie é introduzida numa nova área onde haja simultaneamente recursos inexplorados e uma falta de interacções negativas. A explosão da população de coelhos introduzidos na Austrália é, certamente, um exemplo bem conhecido entre os milhares de casos, literalmente falando, de oscilações severas directamente provocadas pelo homem.

Chega-se nesta altura à mais importante de todas as generalizações, concretamente, a de que as interacções negativas se tornam menos negativas com o decorrer do tempo, caso o ecossistema seja suficientemente estável e especialmente diverso para permitir adaptações recíprocas. Como se referiu na Secção 9, as populações simples de parasita-hospedeiro ou predador-presa introduzidos em microecossistemas experimentais oscilam violentamente com uma certa probabilidade de extinção. Os modelos das equações de Lotka-Volterra ou da interacção predador-presa produzem uma oscilação perpétua não amortecida *a menos que se adicionem termos de segunda ordem que induzam autolimitações capazes de atenuarem a oscilação* (ver Lewontin, 1969). Pimentel (1968; Pimentel e Stone, 1968) mostrou experimentalmente que tais termos de segunda ordem podem tomar a forma de adaptações recíprocas, ou retroacção genética. Como se ilustra na Figura 7-33, ocorrem oscilações violentas quando um hospedeiro, a mosca doméstica, e um heminóptero parasita são colocados juntos pela primeira vez num sistema de cultura confinado. Quando os indivíduos seleccionados das culturas anteriores, que tinham conseguido sobreviver às oscilações violentas durante dois anos, foram postos em novas culturas, foi evidente que se tinha desenvolvido uma homeostasia ecológica na qual ambas as populações haviam «perdido vigor», por assim dizer, e eram então capazes de coexistir num equilíbrio muito mais estável.



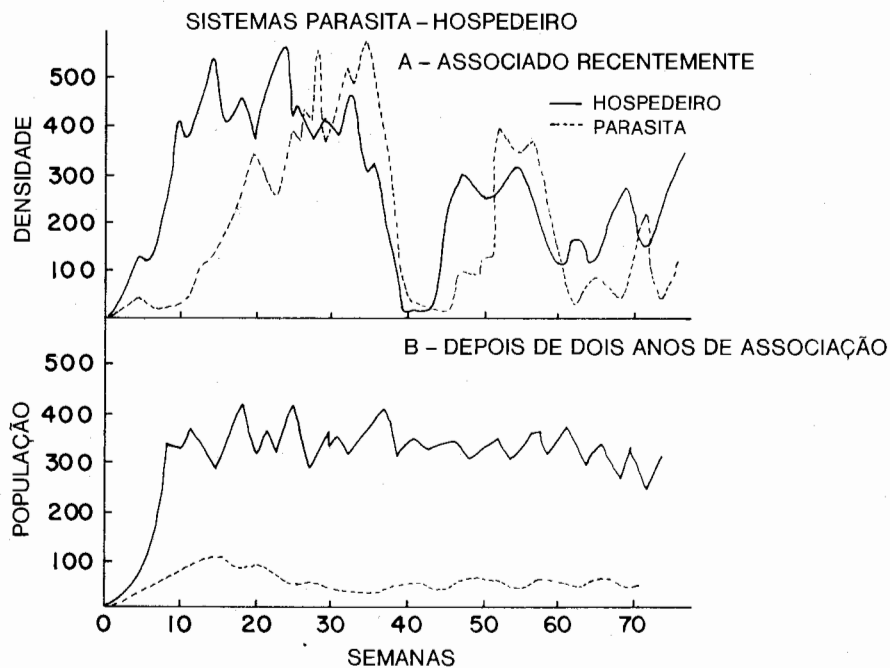


Figura 7-33. Evolução da homeostasia nas relações parasita e hospedeiro entre populações da mosca doméstica (*Musca domestica*) e de uma vespa parasita (*Nasonia vitropennis*) numa jaula multicelular, para populações de laboratório, constituída por 30 caixas de plástico interligadas por tubos especialmente concebidos para retardar a dispersão do parasita. A. As populações recentemente associadas (material silvestre colocado junto pela primeira vez) oscilaram violentamente, ao aumentar primeiro a densidade do hospedeiro (a mosca) e depois a do parasita (a vespa), seguindo-se o «colapso». B. As populações derivadas de colónias em que as duas espécies estiveram associadas durante dois anos coexistiram num equilíbrio mais estável sem «colapsos». A resistência de adaptação que se havia desenvolvido no hospedeiro foi traduzida pelo facto da natalidade do parasita se apresentar grandemente reduzida (46 descendentes por fêmea em comparação com os 133 no caso do sistema de associação recente), e da população parasita ficar nivelada a uma densidade baixa. A experiência demonstra como a retroacção genética pode funcionar ao mesmo tempo como mecanismo de regulação e de estabilização nos sistemas de populações. (Reproduzido de Pimentel e Stone, 1968; o gráfico inferior, B, é uma composição das duas populações experimentais, como se apresentam nas suas Figuras 2 e 3. As densidades figuradas são números por célula na jaula de 30 células.)

No mundo real do homem e da natureza, o tempo e as circunstâncias podem não favorecer essas adaptações recíprocas através de novas associações, uma vez que existe sempre o perigo de que a reacção negativa possa ser irreversível e que conduza à extinção do hospedeiro. A história da doença da tinta do castanheiro na América é um caso em que a questão da adaptação ou da extinção está em suspenso, e o homem pouco mais pode fazer do que observar.

Originalmente, o castanheiro americano era um membro importante das florestas da região dos Apalaches da América do Norte. Tinha os seus parasitas, doenças e predadores. Do mesmo modo, os castanheiros do oriente na China — uma

espécie diferente embora aparentada – tinha o seu conjunto de parasitas, e assim por diante, incluindo o fungo *Endothia parasitica*, que ataca a casca dos troncos. Em 1904 o fungo foi acidentalmente introduzido nos Estados Unidos da América. O castanheiro americano não foi resistente a este mesmo parasita; finalmente, por volta de 1952 todos os castanheiros morreram, constituindo os seus troncos descascados, acinzentados, um traço característico das florestas dos Apalaches (Figura 7-34). O castanheiro continuou a lançar varas a partir das raízes, varas que podem antes de morrer produzir frutos, embora não seja possível prever qual o o resultado final, se extinção completa, se adaptação. Para todos os efeitos práticos o castanheiro foi removido, pelo menos de momento, como elemento de influência principal na floresta.

Os exemplos anteriores não são apenas casos escolhidos a dedo para «provar um ponto de vista». Caso o estudante dedique uns momentos de leitura na biblioteca, pode encontrar centenas de exemplos semelhantes que mostram: (1) que onde os parasitas e os predadores estiverem associados por longo tempo com os respectivos hospedeiros e presas, o efeito é moderado, neutro ou benéfico do ponto de vista do longo prazo e (2) que os parasitas e os predadores de aquisição recente são os mais nefastos. De facto, caso se faça uma lista de doenças, de parasitas e de pragas de insectos que provocam os maiores danos na agricultura ou são os mais

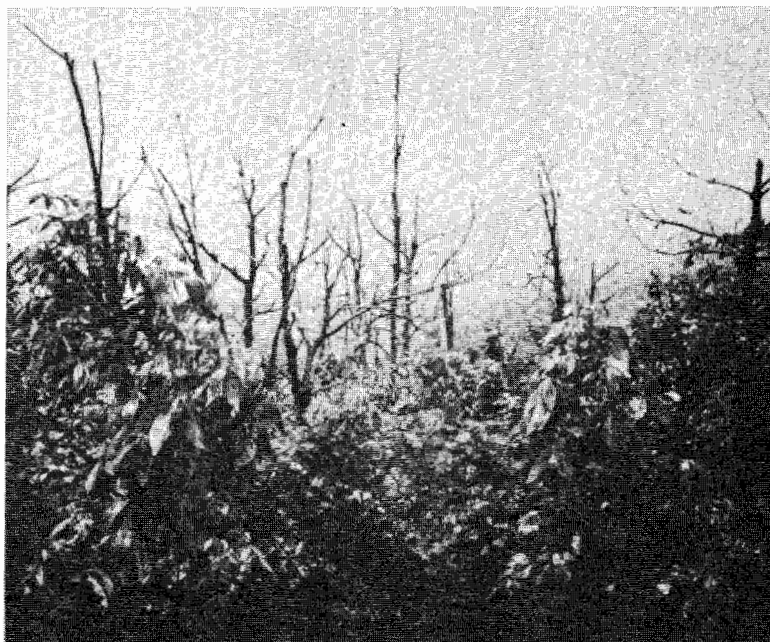


Figura 7-34. Resultados da doença da tinta do castanheiro na região meridional dos Apalaches (Geórgia), um exemplo do efeito extremo que um organismo parasita (fungo), introduzido do Velho Mundo, pode provocar num hospedeiro de aquisição recente (castanheiro americano).

patogénicos para o próprio homem, a lista incluirá um grande número de espécies que têm sido recentemente introduzidas em novas áreas, como no caso da doença da tinta do castanheiro, ou que adquiriram um novo hospedeiro ou presa.

O *princípio do patógeno instantâneo*, mencionado brevemente no Enunciado, pode agora ser reformulado como se segue:

As condições patogénicas ou a pestilência são com frequência induzidas (1) pela introdução súbita ou rápida de um organismo com uma taxa intrínseca de aumento potencialmente alto no seio de um ecossistema no qual os mecanismos de controlo a ele adaptáveis são fracos ou faltam, ou (2) por alterações ambientais abruptas ou violentas que reduzem a energia disponível para o controlo de retroacção, ou que afectam por qualquer outra forma a capacidade de autocontrolo. O homem propende a produzir «pestes instantâneas» dado que «introduz» e «perturba» (com frequência inadvertidamente) em grande escala e a velocidades rápidas que não dão tempo ao desenvolvimento de ajustamentos complexos.

A lição para o homem consistirá, certamente, em tomar cuidado com as novas interacções negativas e evitar patrocinar outras mais depressa do que o estritamente necessário.

Embora a predação e o parasitismo sejam semelhantes de um ponto de vista ecológico, os extremos das séries, o grande predador e o pequeno parasita interno, exibem importantes diferenças para além da dimensão. Os organismos parasitas ou patogénicos têm geralmente um potencial biótico mais elevado do que os predadores. São com frequência mais especializados quanto a estrutura, metabolismo, especificidade do hospedeiro e biologia, como o requerem o seu ambiente especial e o problema da dispersão de um hospedeiro para outro.

Têm especial interesse os organismos intermédios entre os predadores e os parasitas, por exemplo os chamados insectos parasíticos. Estas formas possuem com frequência a capacidade de consumir a presa inteira, como o faz o predador, e têm também a especificidade de hospedeiro e o alto potencial biótico do parasita. O homem tem sido capaz de propagar artificialmente alguns destes organismos e de os utilizar no controlo de pragas de insectos. Agora que o homem aprendeu, a partir de uma triste experiência, que o controlo químico dos insectos tem limitações sérias, o controlo mediante a utilização de parasitas tornar-se-á mais importante. Em geral, as tentativas feitas para utilizar com semelhante propósito grandes predadores não especializados não foram bem sucedidas. Poderá o leitor encontrar razões que o expliquem?

Do lado mais positivo o homem está a aprender lentamente a maneira de ser a que Slobodkin (1962) chama um «predador prudente», isto é, um predador que não extermina a sua presa por sobreexploração. Como se verá no Capítulo 10, os modelos matemáticos podem ajudar a determinar o grau de exploração das populações de animais de caça ou de pesca que garantirá uma produção óptima sustentável. O problema da produção óptima foi discutido por Beverton e Holt (1957), Ricker

(1958), Menshitkin (1964), Slobodkin (1968), Silliman (1969), Wagner (1969) e muitos outros. Teoricamente, se o crescimento sigmóide é simétrico como no modelo logístico, a taxa mais elevada de crescimento,  $dN/dt$ , ocorre quando a densidade é de  $K/2$  (metade da densidade de saturação). Contudo, a forma de crescimento é com frequência assimétrica pelo que o ponto culminante da curva ondulada ou parabólica da taxa de crescimento não deverá estar a meio caminho entre 0 e  $K$ . De acordo com Wagner (1969), a densidade máxima de produção sustentada é com frequência um tanto inferior a metade da densidade de equilíbrio em situação de não exploração.

O problema pode abordar-se experimentalmente colocando populações de prova em microecossistemas. Um destes modelos experimentais encontra-se na Figura 7-35 na qual indivíduos da espécie *Lebistes reticulatus*, um pequeno peixe de aquário, foram utilizados para «simular» uma população de peixe comercial em exploração pelo homem. Como se prova, a produção máxima sustentável foi obtida quando se removeu um terço da população por período reprodutivo, o que reduzia a densidade de equilíbrio a um pouco menos de metade da relativa à população não explorada. Dentro dos limites da exploração estes índices tenderam a ser independentes da capacidade de sustentação do sistema, que se fez variar a três níveis por manipulação do abastecimento em alimento.

Com frequência os modelos de uma só espécie provam ser simplificações excessivas, uma vez que não tomam em consideração as espécies competidoras que podem responder à densidade reduzida das espécies exploradas mediante aumento das respectivas densidades e utilização de alimento ou de outros recursos necessários à manutenção da espécie explorada. É muito simples para um «predador de topo» como o homem (ou um animal de pastoreio principal como uma vaca) inclinar a balança num equilíbrio competitivo de tal forma que a espécie explorada seja substituída por outra espécie que o predador ou o animal que pasta poderá não estar preparado para utilizar. No mundo real, os exemplos de tais substituições (como se observará mais adiante) tem sido documentados com frequência crescente à medida que o homem se torna mais «eficiente» como pescador, caçador e colhedor de plantas. Isto conduz a formular um enunciado que é tanto um repto como uma advertência: *Os sistemas de uma só espécie de colheita, bem como os sistemas de monocultura* (como por exemplo a agricultura de monocultivo), *são inerentemente instáveis*, uma vez que quando sob pressão são vulneráveis à competição, à doença, ao parasitismo, à predação e a outras interacções negativas. Como foi salientado no Capítulo 3, a produção óptima deve ser inferior ao máximo quando é considerado o custo de manutenção da «ordem» em sistemas inerentemente instáveis.

A pressão da predação ou da colheita afecta com frequência a dimensão dos indivíduos nas populações exploradas. Assim, colher ao nível máximo da produção sustentável traduz-se numa redução da dimensão média do peixe, do mesmo modo

que maximizar as produções de madeira para obtenção de volume de lenho reduz a dimensão da árvore e a qualidade do lenho. Como se repetiu muitas vezes neste livro, não é possível obter ao mesmo tempo qualidade e quantidade máximas. Brooks e Dodson (1965) descrevem como espécies grandes de zooplâncton foram substituídas por espécies mais pequenas quando se introduziram peixes que se alimentam de zooplâncton em lagos que não dispunham de tais predadores directos. Neste caso em que o ecossistema é relativamente pequeno, tanto a dimensão das espécies como a composição em espécies de todo o nível trófico podem ser controladas por um ou por um pequeno número de predadores.

Estas considerações reconduzem, como sempre, ao papel das interacções negativas no ecossistema tomado no seu conjunto. Como atrás se aduziu (Secção 10), a importância do controlo biótico é uma função da posição no gradiente físico em que os ecossistemas se desenvolvem. Na Figura 7-36 apresenta-se um «modelo de percebe» baseado em estudos experimentais de J. H. Connell. A zona de maré de uma costa marítima rochosa proporciona um gradiente miniatura desde um ambiente submetido a pressão física a um ambiente mais controlado biologicamente

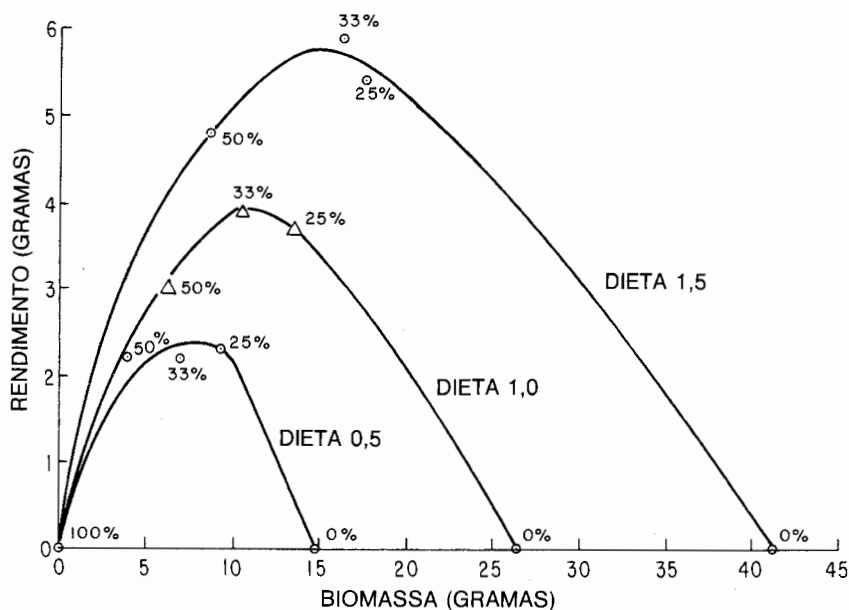


Figura 7-35. Biomassa e produção em populações de ensaio do peixe de aquário da espécie *Lebistes reticulatus*, explorado em diversas proporções (representadas como recolha percentual por período reprodutivo) a três níveis de dieta distintos. As produções mais altas foram obtidas quando foi recolhido, por período de reprodução, cerca de um terço da população, e a biomassa média reduzida para menos de metade da população não explorada (curvas de produção inclinadas para a esquerda). (Segundo Silliman, 1969.)

(ver Capítulo 12, página 540, para efeitos de uma descrição deste habitat). Neste estudo, realizado na Escócia, Connell (1961) observou que as larvas de duas espécies de percebes se estabeleciam num intervalo amplo na zona de maré embora sobrevivessem como adultos num âmbito muito mais restrito. Verificou que a espécie maior (*Balanus*) estava limitada à parte mais baixa da zona uma vez que era incapaz de tolerar longos períodos de exposição, ao passo que a espécie mais pequena (*Chthamalus*) foi excluída da zona mais baixa pela competição movida pela espécie maior e pelos predadores que são mais activos abaixo do limite da maré alta. Como a Figura 7-36 ilustra, a pressão física da dessecação foi o principal factor controlador na parte superior do gradiente, ao passo que a competição interespecífica e a predação foram factores controladores nas zonas mais baixas. Pode considerar-se este modelo como aplicável a gradientes mais extensos, como por exemplo um gradiente do ártico ao trópico ou de uma altitude elevada a outra baixa, com a condição de se ter presente que todos os «modelos» são em graus variáveis simplificações excessivas.

A análise das interacções negativas não ficaria completa sem se mencionar um curto embora sugestivo trabalho de Hairston, Smith e Slobodkin (1960) que sugere ser o controlo da situação ao nível trófico herbívoro (dos consumidores primários) fundamentalmente diferente do de outros níveis tróficos. Segundo as suas palavras: «As populações de produtores, carnívoros e decompositores são limitadas

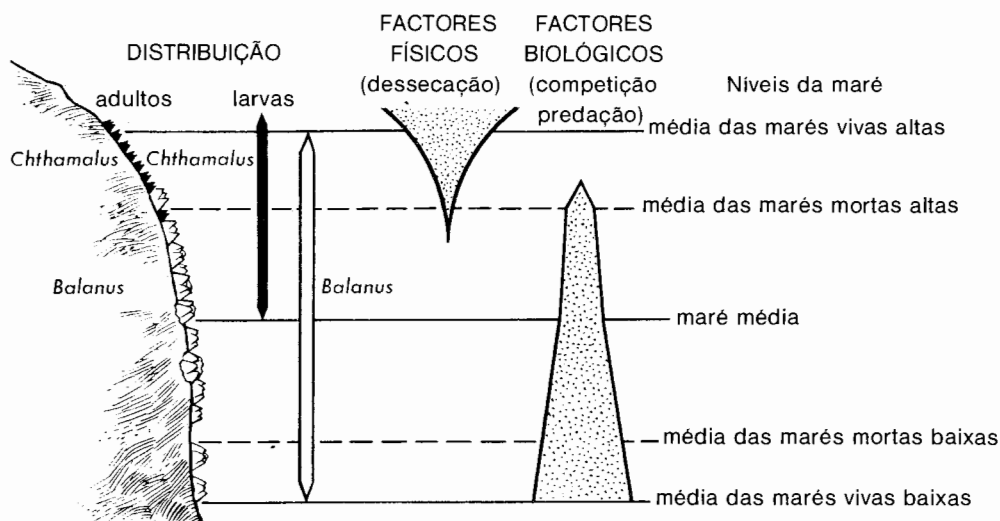


Figura 7-36. Factores que controlam a distribuição de duas espécies de percebes num gradiente de maré. A descendência de ambas as espécies estabelece-se numa extensão ampla porém a sobrevivência na idade adulta ocorre num âmbito mais restrito. Os factores físicos, como a dessecação, controlam os limites superiores da espécie do género *Balanus*, enquanto que os factores biológicos, como a competição e a predação, controlam a distribuição para baixo da espécie do género *Chthamalus*. (Segundo Odum, 1963; de Connell, 1961.)

pelos respectivos recursos na forma clássica dependente da densidade» e «a competição interespecífica deve existir necessariamente entre os membros destes três grupos». Em contraste, «os herbívoros estão raramente limitados pelo alimento, parecendo com frequência serem mais limitados pelos predadores, e portanto não se encontram provavelmente em condições de competir pelos recursos comuns». Esta teoria está baseada na observação geral de que (1) nos ecossistemas naturais as plantas apenas são ligeiramente pastoreadas (o que lhes facultava oportunidade de construir uma estrutura de biomassa) e (2) muitas espécies de herbívoros coexistem sem exclusão competitiva evidente (ver Ross, 1957; Broadhead, 1958). Indubitavelmente, a generalização é excessiva, tem porém estimulado estudo e debate e continuará a fazê-lo por algum tempo.

## Exemplos

A seguinte série de estudos ilustra de que modo as interações entre competidores e predadores (ou parasitas) afectam a densidade e a diversidade, com especial referência ao «predador humano».

1. Larkin (1963) através de simulação com computador demonstrou como diferentes níveis de exploração poderiam alterar os níveis de equilíbrio de espécies coexistentes.

2. Slobodkin (1964) demonstrou que a remoção experimental (isto é, predação pelo experimentador) da *Hydra* em culturas de laboratório de duas espécies impediu que a densidade alcançasse níveis de exclusão, permitindo assim às duas espécies coexistir onde apenas uma poderia fazê-lo na ausência de predação.

3. Paine (1966) observou que a remoção experimental de predadores nas rochas de maré (onde o espaço é limitado) reduziu grandemente a diversidade dos herbívoros (isto é, dos comedores de algas) em virtude de se ter intensificado a competição interespecífica até um ponto de exclusão; fez a previsão de que na ausência continuada de predadores o número de espécies seria eventualmente reduzido a uma, tal como no modelo *Tribolium* (caso em que a redução na pressão de pastoreio se traduziu num decréscimo na diversidade das plantas, como foi referido na página 239).

4. Murphy (1966 e 1967) diagnosticou o declínio da sardinha do Pacífico (*Sardinops caerulea*) sujeita a pesca intensa e o subsequente aumento da anchova (*Engraulis mordax*), que tem uma ecologia muito semelhante, como um caso de substituição de uma espécie sobreexplorada por uma espécie competidora que não foi sendo submetida a exploração. Como se ilustra na Figura 7-37, o aumento das anchovas é paralelo a um aumento previsto com base em equações simples de competição. Este é um bom exemplo do insucesso da pesca de uma só espécie. Sem

embargo da sardinha ter deixado de ser intensivamente pescada, a alteração poderá ser permanente uma vez que agora a anchova se encontra no comando da competição (certamente, a exploração desta última poderia inclinar novamente a balança em sentido contrário).

5. Smith (1966) descreve como uma sucessão de explorações de espécies específicas combinadas com introduções e eutroficações determinaram sucessivos aumentos e quebras de peixes comerciais no Lago Michigan. Primeiro foi a truta-de-lago que suportou uma pesca estável durante meio século, porém esta foi virtualmente eliminada pelo assalto combinado da exploração excessiva, do ataque de uma lampreia parasita introduzida e da eutroficação. Então, em rápida sucessão, o arenque-de-lago, a espécie *Coregonus clupeaformis*, um ciprinídeo e o sável sofreram alternadamente crescimento da população e declínio à medida que cada um deles era por sua vez explorado e cedia o lugar sob a pressão de um competidor, predador ou parasita. Recentemente foi introduzido o salmão «coho» que prospera com uma dieta de sáveis para deleite dos predadores desportivos. Pode prever-se que esta mina

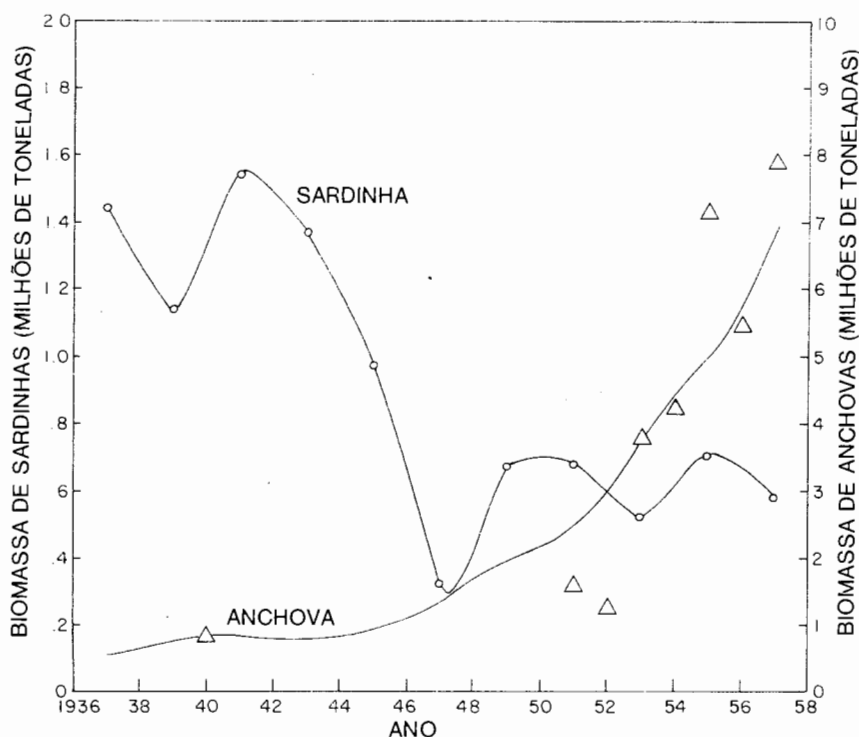


Figura 7-37. O declínio da sardinha do Pacífico, fortemente pescada, e o subsequente aumento da anchova não explorada (como competidor ecológico equivalente). Para a sardinha, os pontos ligados pela linha representam estimativas da população. Para as anchovas os triângulos são estimativas da população, e a curva foi produzida por computador analógico a partir das equações de competição de Volterra. (Segundo Silliman, 1969; dados de Murphy, 1964, e de Murphy e Isaacs, 1964.)



de ouro não tardará a esgotar-se a menos que a colheita e a poluição possam ser sujeitas a um melhor controlo.

Um exemplo final de interacção negativa será retirado do trabalho de C. H. Muller e seus colaboradores que investigaram inibidores alelopáticos ou antibióticos produzidos por arbustos no chaparral da Califórnia (ver página 632 para efeitos de um relato deste tipo de comunidade). Estes investigadores não só se debruçaram sobre a natureza química e a acção fisiológica das substâncias inibidoras, mas demonstraram também que estas desempenharam um papel importante na regulação da composição e na dinâmica da comunidade (ver Muller, 1966 e 1969; Muller *et al.*, 1964 e 1968). A Figura 7-38 mostra como os terpenos voláteis produzidos por duas espécies de arbustos aromáticos inibem o crescimento das plantas herbáceas. As toxinas voláteis (especialmente cineola e cânfora) são produzidas nas folhas e acumulam-se no solo durante a estação seca numa quantidade tal que quando chega a estação das chuvas a germinação ou o crescimento subsequente das pequenas plantas é inibido numa faixa larga à volta de cada grupo de arbustos. Outros arbustos produzem antibióticos solúveis em água de uma natureza química diferente (fenóis e alcalóides, por exemplo), que também favorecem a dominância do arbusto. Contudo, fogos periódicos, que constituem uma parte integrante do ecossistema chaparral, removem eficazmente a origem das toxinas, degradando as que estão acumuladas no solo, e disparando a germinação de sementes adaptadas ao fogo. Em conformidade, o fogo é seguido na próxima estação de chuvas por uma floração vistosa de plantas anuais que continua a aparecer cada Primavera até os arbustos voltarem a crescer e as toxinas se tornarem efectivas. No chaparral maduro fica um número muito pequeno de ervas. A interacção do fogo e dos antibióticos perpetuam, deste modo, alterações cíclicas na composição que constituem uma característica de adaptação deste tipo de ecossistema. Whittaker (1970), num resumo dos inibidores botânicos, concluiu: «As plantas superiores sintetizam quantidades apreciáveis de substâncias repelentas ou inibidoras para outros organismos. Os efeitos alelopáticos têm uma influência significativa ao longo da sucessão de plantas e nas espécies que compõem as comunidades estáveis. As interacções químicas afectam a diversidade em espécies das comunidades naturais em ambas as direcções; a forte dominância e efeitos alelopáticos intensos contribuem para baixar a diversidade em espécies de algumas comunidades, enquanto que a variedade das adaptações químicas constituem uma parte do fundamento (como aspectos de diferenciação de nicho) da alta diversidade específica de outras». A antibiose não é, certamente, restrita às plantas superiores; conhecem-se numerosos exemplos entre os microrganismos, como fica ilustrado com a penicilina, o inibidor bacteriano produzido pelo bolor do pão e hoje largamente utilizado em medicina. Referindo o Quadro 7-8, vê-se que a antibiose química pode ser considerada uma forma de competição do tipo interferência directa, ou nas suas formas mais moderadas, como amensalismo.

O papel dos antibióticos na sucessão ecológica será considerado no Capítulo 9.



## 19. INTERACÇÕES POSITIVAS: COMENSALISMO, COOPERAÇÃO E MUTUALISMO

### Enunciado

As associações entre as populações de duas espécies que se traduzem por efeitos positivos estão extraordinariamente expandidas e são provavelmente tão importantes como a competição, o parasitismo, e assim por diante, na determinação da natureza das populações e das comunidades. As interacções positivas podem ser adequadamente consideradas numa série evolutiva como se segue: comensalismo — uma população é beneficiada; protocooperação — ambas as populações são beneficiadas; e mutualismo — ambas as populações beneficiam e tornam-se completamente dependentes uma da outra.

### Explicação

A aceitação generalizada da ideia de Darwin da «sobrevivência do mais apto» como um meio importante de produção da selecção natural fez dirigir a atenção para os aspectos competitivos da natureza. Em consequência disso, a importância na natureza da cooperação entre espécies tem sido porventura subestimada. Pelo menos, as interacções positivas não têm sido submetidas a tanto estudo quantitativo como as interacções negativas. Como numa equação equilibrada, parece razoável admitir que as relações negativas e positivas entre populações tendem eventualmente a equilibrar-se mutuamente, caso o ecossistema venha a alcançar algum tipo de estabilidade.

O comensalismo constitui um tipo simples de interacção positiva e representa porventura o primeiro passo no sentido do desenvolvimento de relações benéficas. É especialmente comum entre plantas e animais sésseis, por uma parte, e organismos móveis, por outra. O oceano é em especial um bom lugar para observar o comensalismo. Praticamente toda a galeria de vermes marinhos, moluscos ou esponjas contém vários «hóspedes não convidados», organismos que necessitam de protecção do anfitrião mas não produzem em contrapartida qualquer benefício ou dano. Talvez o leitor haja aberto ostras, ou estas lhe tenham sido servidas em meia concha, e observado um pequeno e delicado caranguejo na cavidade do manto. Estes são usualmente «caranguejos comensais», embora algumas vezes excedam a sua condição de «hóspede» para partilhar dos tecidos do hospedeiro como refeição (Christensen e McDermott, 1958). Dales (1957), no seu resumo sobre o comensalismo marinho, enumerou 13 espécies que vivem como hospedeiros nas galerias de grandes vermes

marinhos (*Erechis*) e de crustáceos dos géneros *Callianassa* e *Upogebia*. Este conjunto de peixes, moluscos, vermes, poliquetas e caranguejos comensais vive apanhando alimento excedente ou rejeitado ou materiais de desperdício dos hospedeiros. Muitos dos comensais não são específicos relativamente ao hospedeiro, embora alguns apenas se encontrem associados aparentemente com uma só espécie de hospedeiro.

Daqui não vai senão um pequeno passo até à situação em que ambos os organismos ganham com uma associação ou interacção de algum tipo, caso em que se tem a protocooperação. O já desaparecido W. C. Allee (1938 e 1951) estudou e escreveu muito sobre este assunto. Acreditava que os começos da cooperação entre espécies hão-de encontrar-se por toda a natureza. Foi capaz de documentar muitos deles e de demonstrar mediante experiências as vantagens mútuas. Voltando ao mar para efeitos de exemplificação, os caranguejos e os celenterados associam-se com frequência com mútuo benefício. Os celenterados crescem no dorso dos caranguejos (ou são algumas vezes ali «plantados» por estes), proporcionando camuflagem e protecção (uma vez que os celenterados têm células urticantes). Em contrapartida, os celenterados são transportados e obtêm partículas de alimento quando os caranguejos capturam e comem outros animais.

Na situação anterior o caranguejo não está completamente dependente do celenterado, nem vice-versa. Um passo ulterior na cooperação ocorre quando cada uma das populações se torna completamente dependente da outra. Tais casos têm sido denominados *mutualismo* ou *simbiose obrigatória*. Com frequência estão associados tipos de organismos muito distintos. De facto, é mais provável o desenvolvimento de condições de mutualismo entre organismos com requisitos bastante diferentes. (Como se viu, organismos com necessidades semelhantes são mais capazes de ficarem envolvidos em interacções negativas). Os exemplos mais importantes de mutualismo desenvolvem-se entre autótrofos e heterótrofos. Isto não é surpreendente uma vez que estes dois componentes do ecossistema precisam, em última análise, de alcançar algum tipo de simbiose equilibrada. Exemplos que deverão ser classificados como mutualistas vão mais longe do que esta interdependência geral na comunidade, até ao ponto de um tipo particular de heterótrofo se tornar completamente dependente quanto ao alimento de um dado tipo particular de autótrofo, tornando-se este último dependente da protecção, ciclagem mineral, ou outra função vital proporcionada pelo heterótrofo. A associação entre as bactérias fixadoras de azoto e as leguminosas é um exemplo que foi discutido em detalhe no Capítulo 4. O mutualismo é também comum entre microrganismos que podem digerir celulose e outros resíduos resultantes de plantas e animais que não têm os sistemas enzimáticos necessários para o fazer. A simbiose obrigatória entre ungulados e as bactérias do rúmen é um exemplo a ser analisado no Capítulo 19. Como foi previamente sugerido, o mutualismo parece substituir o parasitismo à medida que os ecossistemas evoluem no sentido da maturidade, e parece ser especial-

mente importante quando algum aspecto do ambiente é limitante (solo infértil, por exemplo), até uma extensão em que a cooperação mutualista tem uma forte vantagem selectiva. Os exemplos concretos que se seguem ilustrarão alguns destes aspectos.

### Exemplos

A simbiose obrigatória entre microrganismos digestores de celulose e animais pode ser ilustrada por dois exemplos. A importância geral de um tal mutualismo na cadeia alimentar de detritos foi analisada no Capítulo 3 (página 108). A associação entre a térmita e o flagelado intestinal constitui um caso bem estudado, trabalhado primeiro por Cleveland (1924 e 1926). Sem os flagelados especializados (um «agrupamento» de espécies da ordem *Hypermastigina*), muitas espécies de térmitas são incapazes de digerir o lenho que ingerem, como o demonstra o facto de morrerem de fome quando os flagelados são removidos experimentalmente. Estes parceiros estão tão bem coordenados com o seu hospedeiro que reagem às hormonas de muda deste enquistando-se, com o que asseguram a transmissão e a reinfeção quando a térmita muda o seu revestimento intestinal e a seguir o ingere. Neste caso os simbiotes vivem no interior do corpo do hospedeiro, porém pode desenvolver-se uma interdependência ainda mais íntima com microrganismos parceiros vivendo fora do corpo do animal hospedeiro, e tais associações podem realmente representar um estágio mais avançado na evolução do mutualismo (menor probabilidade de que as relações se possam transmutar em parasitismo!). Constitui um exemplo o caso muito interessante e bem documentado das formigas-cortadeiras tropicais (*Atta*) que cultivam hortos de fungos nos respectivos formigueiros. As formigas fertilizam, tratam e procedem à colheita de culturas de fungos da mesma forma que o faria um eficiente agricultor. Foi demonstrado recentemente (Martin, 1970) que o sistema fungo-formiga reduz o circuito e acelera a decomposição natural das folhas. Como está descrito na página 588, é normalmente necessária uma sucessão de microrganismos para decompor as folhas da folhada com o aparecimento de fungos basidiomicetes durante as últimas fases da decomposição. Contudo, quando as folhas são «fertilizadas» pelo excremento da formiga nos jardins de fungos, estes fungos são capazes de prosperar nas folhas frescas à maneira de uma monocultura de rápido crescimento que faculto alimento para as formigas (note-se que é necessário uma dose de «energia de formiga» para manter esta monocultura à semelhança do que acontece numa cultura intensiva realizada pelo homem). Martin resumiu a situação como se segue: «As formigas cultivando um organismo decompositor de celulose como uma cultura alimentar têm acesso às vastas reservas de celulose da floresta tropical húmida para uso indirecto como um nutriente. Aquilo que as térmitas realizam

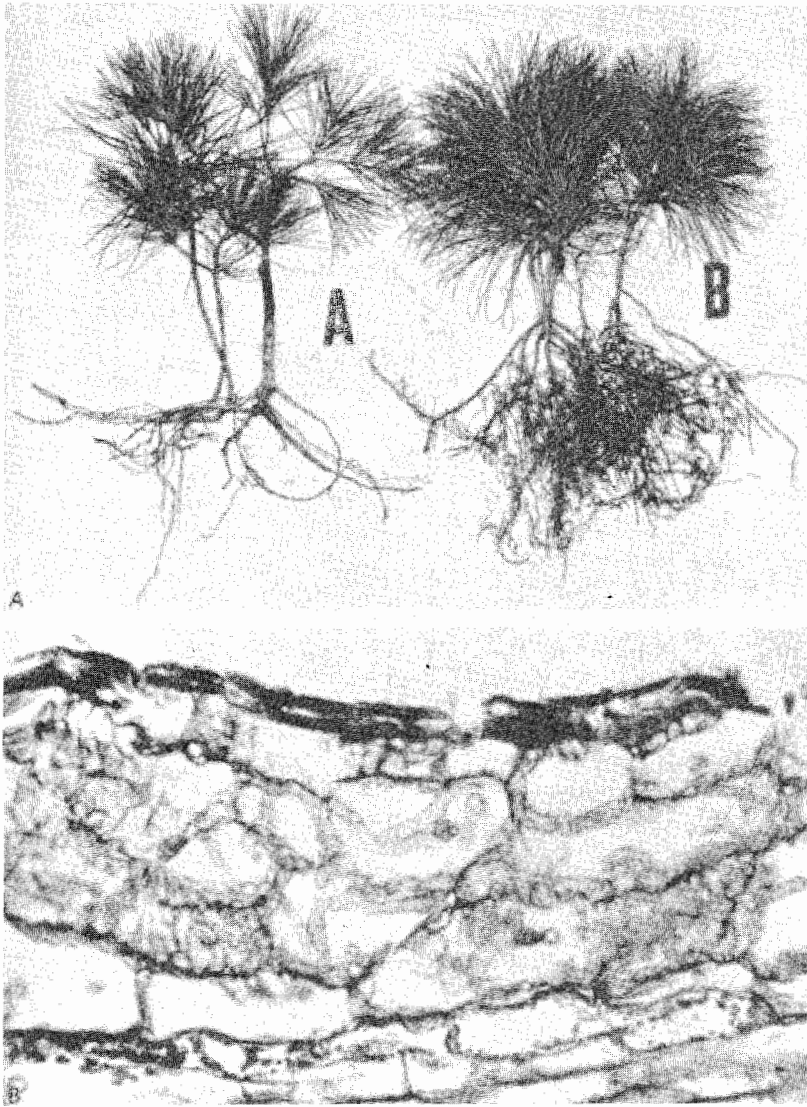


Figura 7-39. Tipos de micorrizas. A. Jovens pinheiros de três anos da espécie *Pinus strobus* desprovidos de micorrizas (esquerda) e com um desenvolvimento prolífero de micorrizas ectotróficas (direita). B. Micorrizas endotróficas mostrando o micélio do fungo no interior das células da raiz. [A ilustração continua na página seguinte.]

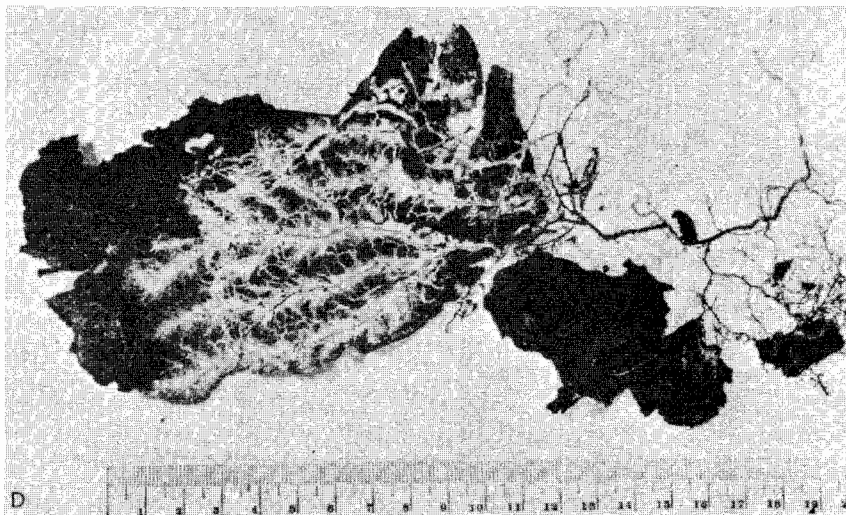
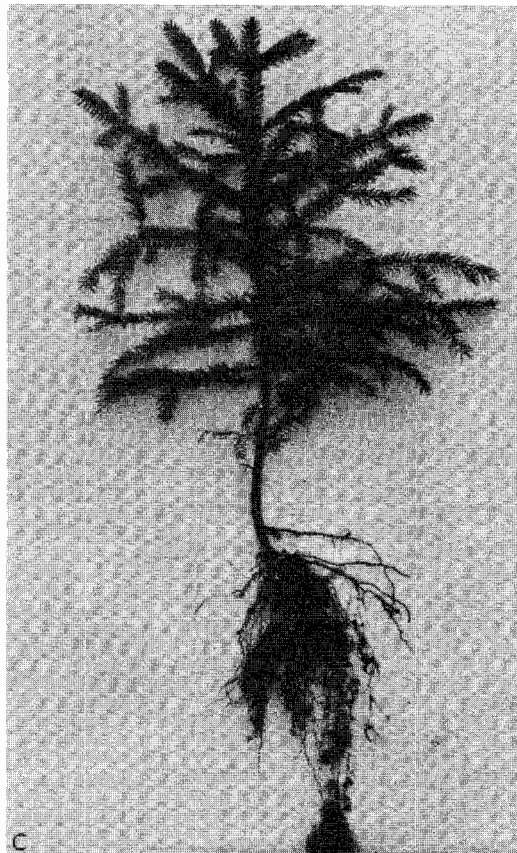


Figura 7-39. C. Micorrizas peritróficas (extramatriciais) formando agregados ou massas à volta das raízes de uma planta nova de píceia (*Picea pungens*). D. Micorrizas peritróficas formando uma bainha ou denso manto de fungos à volta de raízes enterradas na folhada de uma floresta tropical. (Fotografias amavelmente cedidas pelo Professor S. A. Wilde, Universidade de Wisconsin.)

através da sua associação com microrganismos decompositores de celulose, as formigas conseguem-no através da sua associação ecto-simbiótica mais complexa com fungos que igualmente a decompõem. Em termos bioquímicos a contribuição dos fungos para a formiga consiste no sistema enzimático para a degradação da celulose. O material fecal da formiga contém enzimas proteolíticas que faltam aos fungos, pelo que as formigas contribuem com os seus sistemas enzimáticos para a degradação da proteína. A simbiose pode ser considerada como uma aliança metabólica em que os metabolismos do carbono e do azoto dos dois organismos foram integrados». A coprofagia, ou a reingestão de fezes, que surge como sendo característica dos detritívoros (ver página 46), pode provavelmente ser considerada como um caso de mutualismo muito menos elaborado, embora muito mais expandido, que agrega os metabolismos do carbono e do azoto de microrganismos e animais (isto é, o conceito de «rúmen externo», que foi sugerido anteriormente).

A ciclagem mineral, assim como a produção de alimento, é reforçada pela simbiose entre microrganismos e plantas. O primeiro exemplo são as micorrizas (= raiz-fungo), envolvendo o micélio dos fungos que vivem em associação mutualista com as raízes vivas das plantas (não confundir com os fungos parasíticos que matam as raízes). Como no caso das bactérias fixadoras de azoto e as leguminosas, os fungos interagem com o tecido radicial para formar «órgãos» que aumentam a capacidade da planta para extrair minerais do solo. Em contrapartida, naturalmente, os fungos são abastecidos pela planta com alguns dos produtos fotossintetizados. Como se ilustra na Figura 7-39 as micorrizas tomam formas diversas:

1. Micorrizas ectotróficas, fundamentalmente basidiomicetes, formando extensões semelhantes a raízes que crescem no exterior da casca da raiz (Figura 7-39 A); conquanto conspícuas, não são aparentemente o tipo dominante nem tão pouco o mais efectivo em solos deficientes em minerais.

2. Micorrizas endotróficas, fundamentalmente ficomicetes, que penetram no interior das células da raiz (Figura 7-39 B); encontram-se muito expandidas nas raízes das árvores sendo porém difíceis de cultivar e de estudar.

3. Micorrizas peritrólicas (ou extramatriciais), que formam mantos ou agregados à volta das raízes (Figura 7-39 C e D), embora o micélio não penetre na epiderme da raiz; consideram-se como sendo muito importantes na criação de um «ambiente rizosférico» químico favorável que transforma minerais insolúveis, ou indisponíveis, em formas que podem ser apanhadas pelas raízes (ver Wilde, 1968).

Muitas árvores não cresceriam sem micorrizas. As árvores da floresta transplantadas para solos de pradaria, ou introduzidas numa região diferente, frequentemente não crescem a menos que sejam inoculadas com os fungos simbióticos. Os pinheiros com micorrizas são associadas crescem vigorosamente em solo tão pobre para os padrões agrícolas convencionais que neles não sobrevive o milho ou o trigo. Os fungos são capazes de metabolizar fósforo e outros minerais «indisponíveis» por



queação (ver páginas 36 e 45 para efeitos de explicação deste processo) ou por outros mecanismos que ainda não estão bem compreendidos. Quando se adicionam ao solo minerais marcados (fósforo traçador radioactivo, por exemplo), a massa micorrízica poderá apanhar rapidamente cerca de 90 por cento, com posterior libertação lenta para a planta. O papel das micorrizas na reciclagem mineral directa tem importância nos trópicos, e a necessidade de culturas com sistemas semelhantes de reciclagem são postas em destaque nas Secções 7 e 8 do Capítulo 4 (e novamente no Capítulo 14, página 588). Ver Harley (1959), Rovira (1965) e Wilde (1968) para efeitos de informação adicional sobre o mutualismo entre os microrganismos e as raízes.

Os líquenes, como é bem conhecido, são uma associação de fungos e algas específicos que é tão íntima, em termos de interdependência funcional, e morfológicamente tão integrada, que forma uma espécie de terceiro reino de organismos que não se assemelha a qualquer dos seus componentes. Os líquenes são usualmente classificados como «espécies» singulares muito embora sejam compostos de duas espécies não aparentadas. Enquanto que os componentes podem com frequência ser cultivados separadamente no laboratório, a unidade integrada é difícil de cultivar não obstante ser capaz de existir na natureza sob condições severas (os líquenes são com frequência a planta dominante na rocha nua ou no ártico). Os líquenes são também interessantes porque dentro do grupo se encontra prova de uma evolução do parasitismo para o mutualismo. Em alguns dos líquenes mais primitivos, por exemplo, os fungos penetram realmente as células das algas como se ilustra na Figura 7-40A, e são assim essencialmente parasitas das algas. Nas espécies mais avançadas, o micélio do fungo ou hifa não penetra as células da alga, vivendo ambos em completa harmonia (Figura 7-40B e C). O «modelo líquen» constante da Figura 7-40 é porventura um símbolo para o homem. Até agora o homem tem geral-

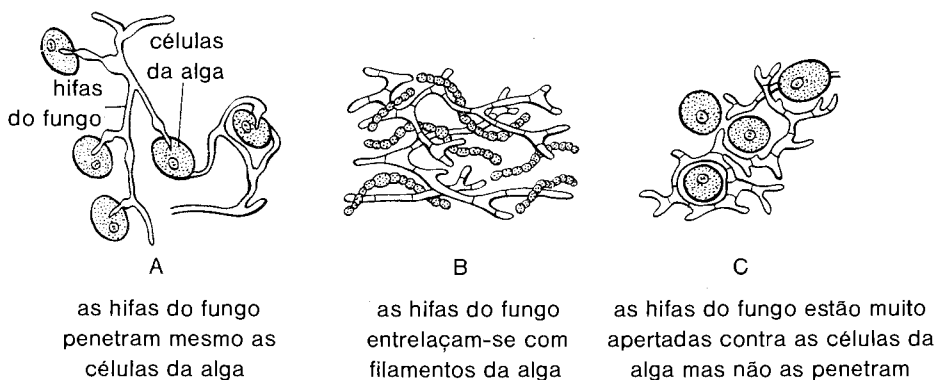


Figura 7-40. Uma tendência na evolução do parasitismo para o mutualismo nos líquenes. Nalguns líquenes primitivos os fungos penetram mesmo as células das algas, como ilustra o diagrama A. Nas espécies mais avançadas os dois organismos vivem em maior harmonia com mútuo benefício, como em B e C. (Segundo Odum, 1963.)

mente actuado como um parasita no seu ambiente autotrófico, apanhando o que pretende com pouca atenção relativamente ao bem-estar do seu hospedeiro. As grandes cidades são planeadas e crescem sem que se dê qualquer atenção ao facto de serem parasitas do espaço rural, que de uma forma ou de outra fornece alimento, água, ar, e de degradarem quantidades imensas de resíduos. É obviamente tempo do homem evoluir para a fase de mutualismo nas suas relações com a natureza uma vez que é um heterotrófico dependente e que a sua cultura é cada vez mais dependente de recursos e deles crescentemente necessitada. Se o homem não aprender a viver mutualisticamente com a natureza, então, à semelhança de um parasita «imprudente» ou «inadaptado», pode explorar o hospedeiro até ao ponto de se destruir a si próprio.

Veja-se o simpósio editado por Nutman e Masse (1963) e Henry (1966) para efeitos de um resumo geral das associações simbióticas. A relação entre o homem e as plantas e os animais domesticados, que poderá considerar-se como uma forma especial de mutualismo, é analisada no próximo capítulo. No Capítulo 12 encontram-se examinadas associações entre corais e algas como um outro caso importante de relações mutualistas que reforçam a reciclagem de nutrientes e a produtividade do ecossistema tomado no seu conjunto.

## Capítulo 8 – A ESPÉCIE E O INDIVÍDUO NO ECOSISTEMA

---

### 1. CONCEITOS DE HABITAT E DE NICHU ECOLÓGICO

#### Enunciado

O *habitat* de um organismo é o local onde este vive, ou o local onde se deverá ir procurá-lo. O *nicho ecológico*, por outro lado, é um termo com maior âmbito que inclui, não apenas o espaço físico ocupado por um organismo, mas também o seu papel funcional na comunidade (como, por exemplo, a sua posição trófica) e a sua posição nos gradientes ambientais de temperatura, humidade, pH, solo e outras condições de existência. Estes três aspectos do nicho ecológico podem ser convenientemente designados como *nicho espacial* ou *de habitat*, *nicho trófico* e *nicho multidimensional* ou *de hipervolume*. Consequentemente, o nicho ecológico de um organismo depende não apenas do sítio onde vive mas também daquilo que faz (como transforma energia, se comporta, responde ao seu ambiente físico e biótico e o modifica), e da forma como é estrangido por outras espécies. Por analogia, pode dizer-se que o habitat é a «morada» do organismo, e que o nicho é a sua «profissão», biologicamente falando. Uma vez que a descrição de um nicho ecológico completo para uma dada espécie incluiria um conjunto infinito de características biológicas e de parâmetros físicos, o conceito é mais útil, e quantitativamente mais aplicável, em termos de *diferenças* entre espécies (ou da mesma espécie em duas ou mais localizações) quanto a uma ou a um pequeno número de características principais (isto é, operacionalmente significativas).

## Explicação

O termo habitat é profusamente utilizado, não apenas em ecologia mas por toda a parte. Geralmente considera-se que significa simplesmente o lugar onde vive um organismo. Assim, o habitat do insecto aquático do género *Notonecta*, ilustrado na Figura 8-2, são as áreas de águas superficiais (zona litoral) das lagoas e dos lagos; é aqui que se irá colher este organismo particular. O habitat de uma planta de *Trillium* é uma situação húmida e ensombrada numa floresta caducifolia madura; é nela que se poderá encontrar plantas de *Trillium*. Diferentes espécies do género *Notonecta* ou *Trillium* podem ocorrer no mesmo habitat geral embora exibam pequenas diferenças de localização, caso em que se diria que o *micro-habitat* é diferente. Outras espécies destes géneros apresentam diferenças quanto a habitat amplo, ou *macro-habitat*.

O habitat também pode referir-se ao local ocupado por uma comunidade completa. Por exemplo, o habitat da «comunidade de pradaria de salvia de terrenos arenáceos» é a série de cumieiras de solo arenoso que ocorre ao longo das margens norte dos rios na parte sul da região dos Estados Unidos da América conhecida por Great Plains. Neste caso o habitat consiste principalmente de complexos físicos ou abióticos, ao passo que o habitat na acepção utilizada nos casos atrás referidos das espécies de *Notonecta* e de *Trillium* compreende tanto elementos vivos como não vivos. Assim, o habitat de um organismo ou de um grupo de organismos (população) inclui outros organismos assim como o ambiente abiótico. Uma descrição do habitat da comunidade incluirá apenas o último. É importante reconhecer estas duas utilizações possíveis do termo habitat por forma a evitar confusões.

O nicho ecológico é um conceito mais recente que se não encontra apreendido de uma forma tão generalizada fora do campo da ecologia. Houve ocasião de introduzir o conceito no capítulo anterior em conexão com a análise da competição (ver página 344). Os termos amplos, como o caso de nicho, embora úteis, são difíceis de definir e de quantificar; o melhor método consiste em considerar as componentes do conceito de um ponto de vista histórico. Joseph Grinnell (1917 e 1928) utilizou a palavra nicho «como o conceito da unidade de distribuição última, em cujo seio cada espécie é mantida pelas suas limitações estruturais e instintivas... não podendo duas espécies com o mesmo território geral ocupar durante bastante tempo um nicho ecológico que seja identicamente o mesmo». (Incidentalmente, o último enunciado antecipa a demonstração experimental de Gause do princípio da exclusão competitiva; ver Capítulo 7, página 344). Assim, Grinnell pensou no nicho fundamentalmente em termos de micro-habitat, ou do que se chamaria no presente o *nicho espacial*. Em Inglaterra Charles Elton (1927 e publicações posteriores) foi um dos primeiros a utilizar o termo «nichos» no sentido de «estado funcional de um organismo na sua comunidade». Em consequência da grande influência que exerceu no pensamento ecológico,

aceitou-se de um modo geral que o nicho não é de maneira nenhuma sinónimo de habitat. Uma vez que Elton destacou as relações de energia, a sua versão do conceito poderá considerar-se o *nicho trófico*. Foi sugerido por G. E. Hutchinson (1957a) que o nicho poderia ser visualizado como um espaço multidimensional ou hipervolume no interior do qual o ambiente permite ao indivíduo ou à espécie viver indefinidamente. O nicho de Hutchinson, que pode ser designado como o *nicho multidimensional* ou *nicho de hipervolume*, é susceptível de medição e de manipulação matemática. Por exemplo, os climógrafos bidimensionais apresentados na Figura 5-10, que figuram o «nicho climático» de uma espécie de ave e de uma mosca do género *Drosophila*, poderiam ser desenvolvidos como uma série de coordenadas para incluir outras dimensões ambientais. Hutchinson também estabeleceu uma distinção entre o *nicho fundamental* — o máximo «hipervolume abstractamente habitado» quando a espécie não está coibida por competição com outras — e o *nicho realizado* — hipervolume mais pequeno ocupado sob coacções bióticas. Veja-se Hutchinson (1965) para efeitos de análise adicional do conceito de nicho de hipervolume.

Volte-se, de momento, à simples analogia da «morada» e da «profissão» mencionada atrás. Caso se deseje conhecer pessoalmente uma dada pessoa na comunidade humana a que se pertence será preciso conhecer, em primeiro lugar, a respectiva direcção, isto é, onde poderá ser encontrada. Para ficar realmente a conhecê-la é preciso porém saber mais alguma coisa do que a vizinhança onde vive ou trabalha. Será preciso querer saber alguma coisa sobre a sua ocupação, os seus interesses, as pessoas das suas relações e o papel que desempenha na vida geral da comunidade. Passa-se o mesmo com o estudo dos organismos; conhecer o habitat não é mais do que o começo. Para determinar o estatuto do indivíduo na comunidade natural será preciso conhecer alguma coisa sobre as suas actividades, especialmente as respectivas fontes de nutrição e de energia; igualmente a sua taxa de metabolismo e crescimento, os seus efeitos sobre outros organismos com os quais entra em contacto e a extensão até onde modifica ou é capaz de modificar processos importantes no ecossistema.

MacArthur (1968) destacou que o termo ecológico «nicho» e o termo genético «fenótipo» são conceitos paralelos no sentido em que ambos envolvem um número infinito de atributos, ambos incluem algumas ou todas das mesmas medições, e ambos são muito úteis para determinar diferenças entre indivíduos e entre espécies. Deste modo, os nichos de espécies semelhantes conjuntamente associadas no mesmo habitat podem ser comparados com precisão quando a comparação envolve apenas um pequeno número de medições funcionalmente significativas. MacArthur compara nichos de quatro espécies americanas de toutinegra (Parulidae) todas elas nidificando no mesmo macro-habitat, uma floresta de píceas, embora busquem o alimento e nidifiquem em partes diferentes da árvore. Construiu um modelo matemático da situação, consistindo num conjunto de equações de competição numa

matriz, uma técnica de «construção de modelos» descrita no Capítulo 10. A partir deste modelo podem ser realizados todos os tipos de previsões sobre o que ocorreria aos nichos caso a abundância relativa de uma das espécies se alterasse, ou se uma ou mais das espécies não estivessem presentes na floresta. Um outro método para quantificar comparações de nicho é sugerido por Maguire (1967), que estabelece «índices de versatilidade» calculados somando os âmbitos de tolerância relativos a factores químicos para cada espécie de protozoários que coexistem na mesma lagoa.

As medições de características morfológicas de plantas e animais de maiores dimensões podem com frequência ser utilizadas como índices nas comparações dos nichos. Van Valen (1965), por exemplo, verificou que nas aves o comprimento e a grossura do bico (o bico reflecte, naturalmente, o tipo de alimento que é consumido) constitui um índice da «amplitude do nicho» (veja-se na Figura 7-31 um diagrama da amplitude do nicho em relação com a competição intra e interespecífica); observou-se que o coeficiente de variação na espessura do bico é maior nas populações de seis espécies de aves nas ilhas do que nas populações do continente, em correspondência com um nicho mais amplo (maior variedade de habitat ocupado e de alimento consumido) nas ilhas (ver também página 352). No seio da mesma espécie, a competição é com frequência grandemente reduzida quando fases diferentes do ciclo de vida do organismo ocupam nichos diferentes; por exemplo, no mesmo lago o girino funciona como um herbívoro e a rã adulta como um carnívoro. Pode mesmo ocorrer segregação de nichos entre os sexos. Num pica-pau do género *Dendrocopus* o macho e a fêmea diferem quanto à dimensão do bico e à conduta na procura de alimento (Ligon, 1968). Nos bútios, assim como em muitos insectos, os sexos diferem marcadamente no tamanho, e, portanto, nas dimensões dos respectivos nichos alimentares.

Dentro dos níveis tróficos dos grupos taxonómicos (aves, insectos, e assim por diante) e de comunidades inteiras os tipos de abundância em espécies proporcionam, tal como se analisou na Secção 4 do Capítulo 6, dados sobre a natureza das relações do nicho em grupos de espécies que estão estreitamente associadas no mesmo macro-habitat, do ponto de vista ecológico. Como se referiu resumidamente na página 242, há vários enunciados matemáticos simples, ou de primeira ordem, que imitam as distribuições da abundância em espécies. Uma vez que a forma segundo a qual as espécies componentes «repartem» o espaço do nicho disponível ou «hipervolume» tem grande influência sobre o tipo de distribuição da abundância em espécies, pode-se algumas vezes inferir alguma coisa sobre os nichos das espécies individuais a partir do tipo de distribuição da abundância em espécies exibida pelo grupo. Por exemplo, se a espécie mais abundante é duas vezes mais numerosa do que a que se lhe segue em abundância, a qual de sua parte tem duas vezes a densidade da terceira, e assim por diante, obter-se-á uma recta quando numa escala logarítmica se representa o número de indivíduos por espécie

em ordenadas e a sequência das espécies (da mais abundante para a menos abundante) no eixo das abscissas, como se ilustra na Figura 8-1 (curva A). A partir dela poderá admitir-se que a primeira espécie ocupa metade do espaço do nicho disponível, a segunda metade do espaço remanescente (25 por cento do total), e assim por diante. Se, por outro lado, o espaço do nicho é dividido casualmente em segmentos não sobrepostos, contíguos, deverá obter-se uma curva inteiramente distinta, como também se ilustra na Figura 8-1 (curva B). Estas duas possibilidades representam o que parece ser os extremos, com a maior parte das distribuições naturais exibindo algum tipo de curva sigmóide intermédia (curva C na Figura 8-1), sugerindo um padrão mais completo de diferenciação e sobreposição parcial de nicho (Whittaker, 1965). MacArthur (1957 e 1960) sugere que, examinando as distribuições da abundância em espécies, se poderiam detectar três arranjos de nicho, designadamente, o padrão casual, contíguo, não sobreposto acabado de referir, o padrão discreto (nichos não sobrepostos que não são adjacentes) e um padrão sobreposto. Os grupos que exibem uma competição interespecífica intensa e uma conduta territorial, como sejam as aves da floresta, tendem a harmonizar-se com a hipótese do nicho não sobreposto, embora muitas populações, especialmente aquelas que pertencem ao mesmo nível trófico básico, exibam padrões que sugerem o nicho sobreposto e padrões de competição que não a estrita exclusão competitiva. Whittaker (1965) observou que se encontram curvas aproximando-se da simples série geométrica (A na Figura 8-1) em algumas comunidades de plantas em ambientes rigorosos,

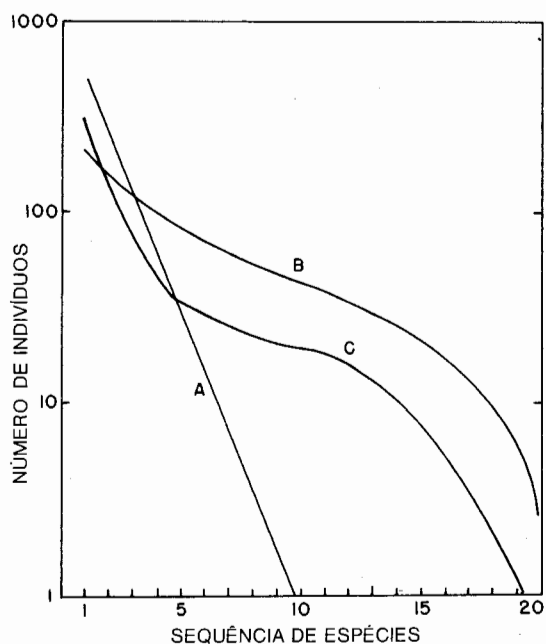


Figura 8-1. Curvas de domínio-diversidade para uma amostra hipotética de 1000 indivíduos em 20 espécies de uma comunidade. Os números de indivíduos na espécie (ordenada) estão representados relativamente ao número de espécies na sequência, desde a mais abundante até à menos abundante (abscissa). A. Série geométrica. B. Hipótese de nichos casuais, não sobrepostos. C. Padrão sigmóide intermédio; ver texto para explicação. (Reproduzido de Whittaker, 1965.)

embora na maior parte das comunidades maduras as populações de plantas se sobreponham no uso do espaço e dos recursos, como já foi indicado na Secção 3 do Capítulo 6. As plantas terrestres, tal como muitos animais, coexistem aparentemente sob condições de competição parcial mais do que de competição directa; algumas das adaptações que promovem a diferenciação do nicho sem exclusão de um dado habitat por competição são consideradas nas secções seguintes (ver também o «modelo *Tribolium-Trifolium*», Quadro 7-9 e Figura 7-29).

### Quadro 8-1

*Segregação por Nichos em Miriápodes (Diplópode) de Acordo com a Percentagem de Ocorrência no Chão de uma Floresta de Carvalho e Bordo \**

MICRO-HABITATS	ESPÉCIES						
	<i>Euryurus erythro-pygius</i>	<i>Pseudo-polydesmus serratus</i>	<i>Narceus americanus</i>	<i>Scytonotus granulatus</i>	<i>Fontaria virginiensis</i>	<i>Cleidogonia caesi-annularis</i>	<i>Abacion lacterium</i>
Cerne no centro dos toros	93,9†	0	0	0	0	0	0
Lenho superficial dos toros	0	66,7	4,3	6,7	0	14,3	0
Superfície exterior do lenho sob a casca	0	20,8	71,4	0	0	0	0
Debaixo do toro, mas na superfície deste	3,0	8,3	6,9	60,0	0	0	15,8
Debaixo do toro, mas na superfície do chão	3,0	4,2	12,5	0	97,1	14,3	36,8
Entre as folhas da folhada	0	0	0	26,7	0	42,8	0
Sob a folhada na superfície do chão	0	0	4,7	6,7	2,9	28,6	47,4

\* Segundo O'Neil, 1967.

† Os números em itálico representam micro-habitats em que as espécies predominam.

### Exemplos

Exemplos de nicho espacial, de nicho trófico e de nicho multidimensional (hipervolume) encontram-se ilustrados no Quadro 8-1 e Figuras 8-2, 8-3 e 8-4. A segregação do micro-habitat de sete espécies de centopeias encontra-se indicada pelos dados constantes do Quadro 8-1. Todas estas espécies vivem no mesmo habitat geral, concretamente o solo de uma floresta de carvalho e bordo em Illinois, e pertencem ao mesmo nível trófico básico, isto é, são todas elas consumidoras de detritos. Como se ilustra, cada espécie predomina num micro-habitat distinto. Presumivelmente cada espécie vai utilizando uma fonte um tanto distinta de energia uma vez que o estado da decomposição e a microflora se alterarão, no gradiente, do centro do toro à posição sob a folhada. A Figura 8-2 representa dois percevejos aquáticos semelhantes que podem ser colhidos na mesma amostra retirada de uma pequena



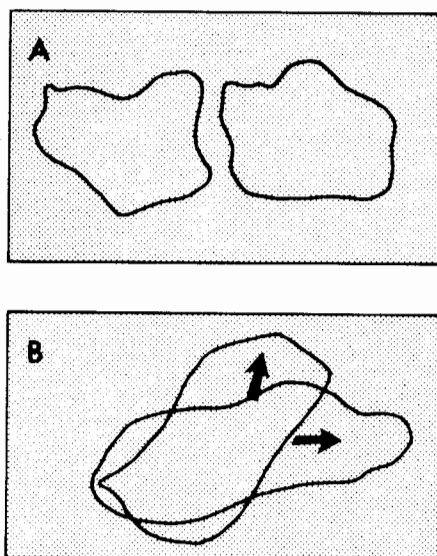
lagoa dominada pela vegetação, embora ocupando nichos tróficos muito diferentes. O insecto do género *Notonecta* é um predador activo que nada de um lado para outro apresando e comendo outros animais da sua ordem de grandeza. Em contraste, o insecto do género *Corixa*, embora se pareça muito com o anterior, desempenha um papel muito diferente na comunidade uma vez que se alimenta principalmente da vegetação em deterioração. A Figura 7-32 mostra um outro exemplo de separação de nicho baseada em hábitos alimentares de espécies coexistentes que utilizam uma fonte distinta de energia.

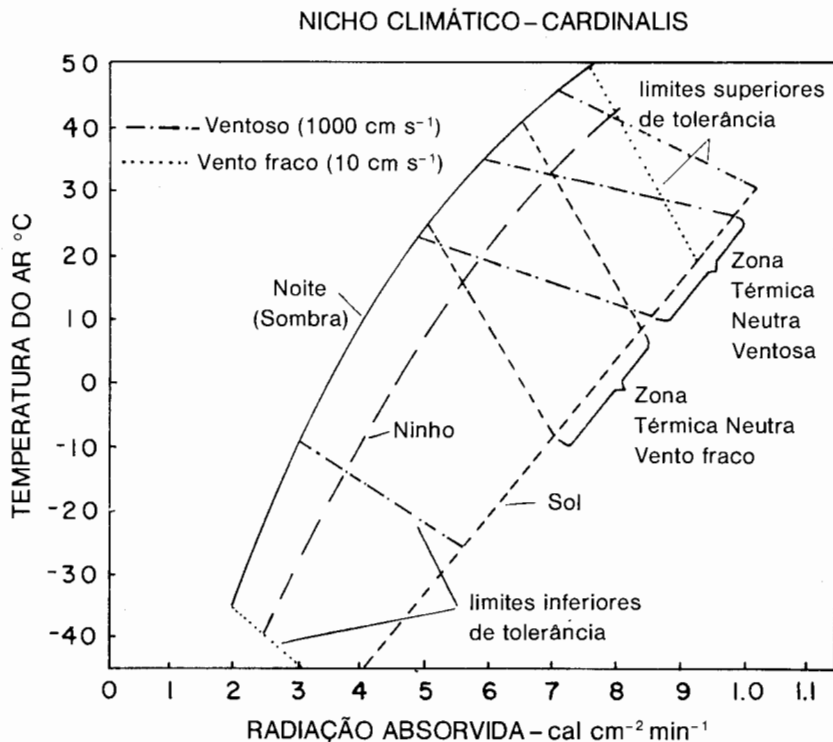
Figura 8-2. *Notonecta* (esquerda) e *Corixa* (direita), dois percevejos (Hemiptera) aquáticos que podem viver no mesmo habitat ocupando, porém, diferentes nichos tróficos, em virtude de diferenças nos hábitos alimentares.



Dois diagramas, um geral (Figura 8-3) e um específico (Figura 8-4), ilustram o conceito de nicho multifactor. Quando os nichos se sobrepõem numa ampla extensão, como se ilustra na Figura 8-3B, a selecção natural pode favorecer um processo de deslocamento de nicho (como o indicado pelas setas), envolvendo mudança no habitat, na selecção de alimento, morfologia, fisiologia, ou conduta de uma ou ambas as espécies; mais adiante voltar-se-á ao assunto. O diagrama (Figura 8-4) do

Figura 8-3. Representação esquemática do conceito de hipervolume do nicho ecológico. A base ponteadada representa factores do ambiente (temperatura, recursos alimentares, minerais, outros organismos) projectados sobre o plano. Os polígonos irregulares incluem conjuntos de factores que são significativamente operacionais para a população de uma espécie. Em A, duas espécies ocupam nichos não sobrepostos, enquanto que em B, os nichos de duas espécies se sobrepõem numa extensão tal que a competição severa por recursos compartilhados poderá determinar a eliminação de uma das espécies, ou uma divergência de nichos como se indica pelas setas. (Reproduzido de Bruce Wallace e A. M. Srb. *Adaptation*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.)





nicho climático de uma pequena ave, *Cardinalis cardinalis*, mostra os limites de tolerância e a zona mais confortável, na qual se encontra disponível o máximo de energia para as actividades, para além da manutenção e da sobrevivência. A adaptação de conduta (por exemplo, permanecendo em lugares abrigados durante os dias frios e ventosos) permite à ave evitar os limites superior e inferior de tolerância, com a condição de que exista alimento disponível que faculte a energia necessária.

## 2. EQUIVALENTES ECOLÓGICOS

### Enunciado

Os organismos que ocupam o mesmo nicho ecológico ou nichos ecológicos semelhantes em diferentes regiões geográficas são conhecidos por *equivalentes ecoló-*

*gicos*. As espécies que ocupam nichos equivalentes tendem a ser estreitamente aparentados do ponto de vista taxonómico em regiões contíguas, embora com frequência não o sejam em regiões que se encontram muito separadas ou isoladas uma da outra.

### Explicação e Exemplos

Como será descrito com mais detalhe na Parte 2, a composição em espécies das comunidades difere grandemente em regiões biogeográficas distintas, porém desenvolvem-se ecossistemas semelhantes onde o habitat físico é similar, independentemente da localização geográfica. Os nichos funcionais equivalentes estão ocupados por grupos biológicos equivalentes, qualquer que seja a composição da fauna e da flora da região. Assim, um ecossistema do tipo pradaria desenvolve-se onde quer que ocorra um clima de pradaria (ver página 192), embora as espécies de ervas e os animais de pastoreio possam ser bastante diferentes especialmente onde as regiões se encontram muito apartadas. A comparação tabular seguinte de grandes herbívoros de pastoreio de pradarias de quatro continentes ilustrará o conceito de equivalência ecológica:

<i>América do Norte</i>	<i>Eurásia</i>	<i>África</i>	<i>Austrália</i>
bisonte, pronghorn antílope	saiga, cavalos selvagens, burros selvagens	numerosas espécies de antílope, zebra, etc.	os grandes cangurus

Poderá dizer-se que os cangurus da Austrália são ecologicamente equivalentes ao bisonte e ao antílope pronghorn, ou antilocarpo, da América do Norte; ou poder-se-á porventura dizer «eram», uma vez que as manadas e os rebanhos do homem os substituíram largamente em ambas as regiões. As pastagens naturais em que os herbívoros se alimentam apresentam uma aparência muito semelhante por todo o mundo mesmo que as espécies, e com frequência géneros e famílias inteiras, possam estar estritamente confinados a um dado continente, ou região biogeográfica dentro de um continente (ver Figura 14-1). Ilustram-se no Quadro 8-2 (um exemplo retirado do habitat marinho) equivalentes ecológicos em três nichos tróficos de quatro regiões costeiras. Observe-se que as «litorinas» herbívoras equivalentes pertencem ao mesmo género, embora os carnívoros bênticos equivalentes, que diga-se de passagem são recursos alimentares marinhos importantes nas respectivas regiões, pertençam a géneros distintos.

### Quadro 8-2

#### Equivalentes Ecológicos em Três Nichos Principais de Quatro Zonas Costeiras da América do Norte e Central

NICHO	TROPICAL	COSTA OCIDENTAL SUPERIOR	COSTA DO GOLFO	COSTA ORIENTAL SUPERIOR
Herbívoros nas rochas intercotidais (búzios)	<i>Littorina ziczac</i>	<i>L. danaxis</i> <i>L. scutelata</i>	<i>L. irrorata</i>	<i>L. littorea</i>
Carnívoros bênticos	Lagosta ( <i>Panulirus</i> )	Caranguejo ( <i>Paralithodes</i> )	Caranguejo ( <i>Menippe</i> )	Lagosta ( <i>Homarus</i> )
Peixes que se alimentam de plâncton	Anchova	Arenque do Pacífico, Sardinha	Savelha, Barbado	Arenque do Atlântico, outro arenque

### 3. DESLOCAMENTO DE CARÁCTER: SIMPATRIA E ALOPATRIA

#### Enunciado

As espécies que ocorrem em diferentes regiões geográficas (ou estão separadas por uma barreira espacial) diz-se serem *alopátricas*, ao passo que as que ocorrem na mesma área (embora não necessariamente no mesmo nicho) diz-se

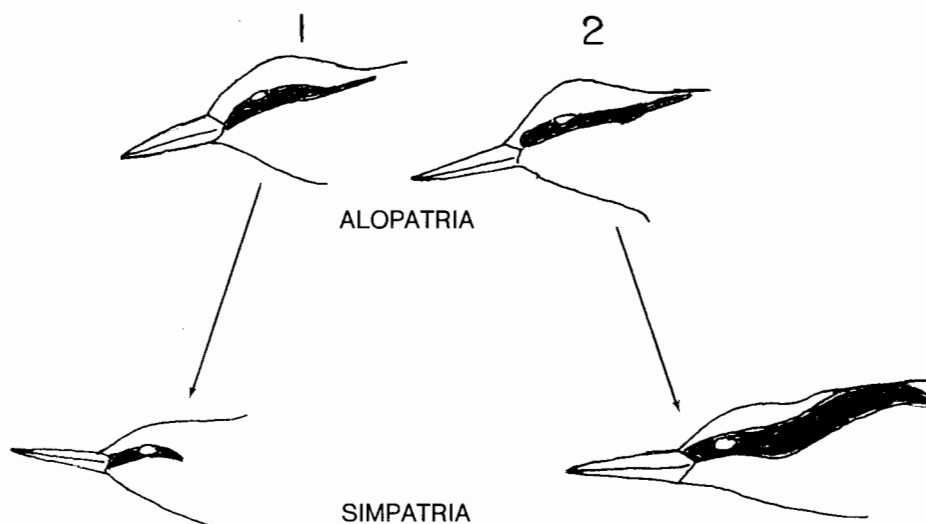


Figura 8-5. Um exemplo de deslocamento de carácter. Duas espécies de trepadeiras (aves do género *Sitta*) são muito semelhantes em alopatria (separadas geograficamente), mas divergem no tamanho do bico e na pigmentação facial em simpatria (quando ocorrem juntas). (Esboços baseados em exemplares fotografados em Vaurie, 1951.)

serem *simpátricas*. As diferenças em espécies estreitamente relacionadas são com frequência acentuadas (isto é, divergem) em simpatria e reduzem-se (isto é, convergem) em alopatria por um processo evolucionário conhecido por *deslocamento de carácter*.

## Explicação e Exemplos

Brown e Wilson (1956) explicam o fenómeno do *deslocamento de carácter* como se segue:

Duas espécies estreitamente aparentadas têm âmbitos sobrepostos. Nas partes dos âmbitos onde uma espécie ocorre sozinha, as populações desta espécie são semelhantes às da outra espécie e pode mesmo ser difícil distingui-las. Em área de sobreposição, onde as duas espécies ocorrem conjuntamente, as populações são mais divergentes e facilmente distinguíveis, isto é, elas «deslocam-se» uma da outra em uma ou mais características. Os caracteres envolvidos podem ser morfológicos, ecológicos, de conduta, ou fisiológicos; admite-se terem fundamento genético. (\*)

É importante realçar a natureza dupla deste padrão em que espécies mostram deslocamento quando são *simpátricas* (= pátria comum) e convergência activa quando são *alopátricas* (= de pátrias distintas). O deslocamento de carácter tem dois valores de adaptação: (1) reforça o deslocamento de nicho (ver secção prévia e Figura 8-3), reduzindo assim a competição, e (2) reforça a segregação genética mantendo a distinção entre as espécies (isto é, evitando a hibridação) e garantindo deste modo uma maior diversidade de espécies na comunidade (relativamente ao que aconteceria no caso de uma espécie eliminar a outra, ou com ela se hibridar numa só espécie).

Entre os exemplos citados por Brown e Wilson (1956) encontra-se o caso de duas espécies de aves trepadeiras (*Sitta*), como está descrito por Vaurie (1951). Onde as duas espécies são alopátricas, cada uma é tão parecida com a outra que os espécimes apenas podem ser distinguidos por um especialista em taxonomia das aves. Onde as duas espécies são simpátricas, há uma divergência clara na morfologia de tal forma que se podem distinguir à primeira vista; numa das espécies o bico e a faixa facial negra tornam-se maiores, enquanto na outra estas características se reduzem, como se ilustra na Figura 8-5. Assim a acentuada diferença na dimensão do bico reduz a sobreposição do nicho alimentar, e a diferença conspícua na faixa facial reforça o reconhecimento da espécie e evita o intercruzamento — ou pelo menos reduz o desperdício de energia que poderia resultar do acasalamento sem sucesso ou infrutífero com a espécie errada.

(\*) De Brown, W. L., Jr. e Wilson, E. O.: Systematic Zoology, 5 (2), 1956.

Outro exemplo notável ocorre entre os famosos «tentilhões de Darwin» nas Ilhas Galápagos (recorde-se que a visita de Darwin a estas ilhas da América do Sul influenciou grandemente o desenvolvimento da sua teoria da selecção natural). Como foi descrito por Lack (1947), duas espécies de tentilhões do género *Geospiza*, ocorrendo juntas em ilhas maiores, diferem na dimensão do corpo e nas proporções do bico. Nalgumas das ilhas mais pequenas, contudo, uma ou a outra espécie pode ocorrer isolada, caso em que, qualquer delas, é quase exactamente intermédia quanto à dimensão e à configuração do bico (a tal ponto que se julgou inicialmente tratar-se de híbridos). Assim, cada espécie alopátrica convergiu para a outra, enchendo parcialmente, de certo modo, o outro nicho. MacArthur e Levins (1967) sugeriram que a convergência de carácter, em vez do deslocamento, poderá ocorrer quando uma terceira espécie competidora invade o território ocupado pelas duas espécies já em competição em nichos parcialmente sobrepostos.

#### 4. SELECÇÃO NATURAL: ESPECIAÇÃO ALOPÁTRICA E SIMPÁTRICA

##### Enunciado

A espécie é uma unidade biológica natural mantida pelo facto dos seus elementos compartilharem um depósito comum de genes (Merrell, 1962). A especiação, ou formação de novas espécies, e o desenvolvimento da diversidade em espécies, ocorrem quando a corrente de genes no interior do depósito comum é interrompida por um mecanismo de isolamento. Quando o isolamento ocorre por separação geográfica das populações que descendem de um antepassado comum, pode resultar a *especiação alopátrica*. Quando o isolamento resulta de condições ecológicas ou genéticas dentro da mesma área, é possível a *especiação simpátrica*.

##### Explicação e Exemplos

A teoria da evolução biológica, envolvendo a selecção natural darwiniana e a mutação genética a nível da espécie, é tão bem conhecida pelos estudantes e está tão bem descrita nos textos básicos de biologia e em numerosos pequenos volumes (ver, por exemplo, Savage, 1969; Wallace e Srb, 1961; Volpe, 1967), que não é necessário proceder aqui à sua revisão. Com vista a criar uma base para os aspectos mais difíceis e mais controversos da evolução ao nível do ecossistema, a ser discutida no próximo capítulo, é preciso considerar nesta altura os conceitos contrastantes da especiação alopátrica e simpátrica.

A especiação alopátrica tem sido geralmente admitida como o principal mecanismo através do qual as espécies surgem. De acordo com este ponto de vista convencional, dois segmentos de uma população que se cruza livremente ficam espacialmente isolados (como numa ilha ou separados por uma cadeia de montanhas). Com o correr do tempo acumulam-se no isolamento diferenças genéticas suficientes para que os segmentos já não possam trocar genes (intercruzar-se) quando voltam a ficar juntos, pelo que coexistem como espécies distintas em nichos diferentes (ou porventura estas diferenças resultem ainda mais acentuadas por acção do processo adicional do deslocamento de carácter). Os tentilhões das Galápagos, referidos na secção anterior, constituem um exemplo clássico da especiação alopátrica. A partir de um antepassado comum todo um grupo inteiro de espécies evoluiu em isolamento em diversas ilhas e irradiou tanto em matéria de adaptação que, no momento da reinvasão, foi explorada uma diversidade de nichos potenciais; as espécies agora presentes compreendem insectívoros de bico delgado e comedores de sementes de bico grosso, espécies que se alimentam no solo e outras que o fazem nas árvores, tentilhões de corpo grande e outros de corpo pequeno, e até um tentilhão, *Camarhynchus pallidus*, parecido com o pica-pau (que, embora dificilmente possa competir com o pica-pau verdadeiro, é capaz de sobreviver na ausência de invasão por uma população deste).

Acumulam-se provas de que a especiação simpátrica poderá estar mais espalhada e ser mais importante do que se julgava no passado. Isto foi demonstrado claramente em primeiro lugar nas plantas superiores nas quais os mecanismos de um tal isolamento genético como a poliplóidia (a duplicação de conjuntos de cromossomas pode produzir isolamento genético imediato), a hibridação, a autofecundação e a reprodução assexuada são mais comuns do que nos animais. A grande «invasão» dos sapais da Grã-Bretanha constitui um bom exemplo de especiação quase «instantânea» resultante da interrupção do isolamento geográfico provocada pelo homem, seguida de hibridação e de poliplóidia. Quando se introduziu nas Ilhas Britânicas a gramínea *Spartina alterniflora*, esta cruzou-se com a espécie nativa, *S. maritima*, para produzir uma nova espécie poliplóide, *S. townsendii*, que agora invadiu positivamente os baixios lodosos de maré não ocupados pela espécie indígena. À medida que os mecanismos de isolamento ecológico envolvendo segregação de nicho (como foi analisado em secções precedentes) foram sendo mais claramente compreendidos, foi-se tornando manifesto que a possibilidade de especiação «no acto» ou simpátrica não está confinada aos mecanismos genéticos internos particulares das plantas. Ehrlich e Raven (1969) citam numerosos casos de estabelecimento, dispersão restrita de propágulos, colonização e outros semelhantes como prova para suportar a tese de que a corrente de genes na natureza é mais restrita do que normalmente se julga. Isto equivale a dizer que os tipos de conduta e reprodução (ver Secção 5 do Capítulo 6 para efeitos de discussão do padrão nas comu-

nidades) tendem a dividir a população de uma espécie em segmentos geneticamente isolados de modo que o intercâmbio entre colônias ou comunidades locais tem lugar a um ritmo muito mais baixo do que no seio das próprias colônias. Estes autores também defendem que se pode produzir diferenciação mesmo quando as populações trocam livremente genes, dado que os segmentos da população estão com grande frequência sujeitos a diferente pressão de selecção ecológica. Por exemplo, um predador pode exercer pressão selectiva num segmento da população e não num outro. Assim, as populações com cruzamento interno, tal como a espécie considerada no seu conjunto, podem constituir unidades evolutivas que produzem adaptação e diversidade nas comunidades. Contudo, é também possível que a selecção natural ao nível da espécie e a nível inferior não seja mais do que uma parte do processo, como se verá no próximo capítulo. Para compreender a evolução torna-se claro que se deverá considerar o espectro completo desde a população local até ao grande ecossistema funcional.

Conquanto se considere geralmente a evolução como um processo lento, alguma coisa que na maior parte das vezes ocorreu num passado confuso, certos tipos de especiação, tal como se viu no caso da gramínea de sapal, podem ser muito rápidos e de certo modo uma coisa do «presente», especialmente desde que o homem começou a alterar os ambientes e a redistribuir as barreiras a um ritmo rápido, no desempenho do papel recentemente descoberto de «poderoso agente geológico» (acerca do qual se falou no Capítulo 2). A pressão maciça sobre a paisagem, incluindo a remoção da vegetação natural, não só estimula a invasão por espécies exóticas que se tornam «infestantes» (isto é, prosperam em locais onde não são «desejadas»), mas também tais alterações maciças e rápidas podem criar as condições para a evolução rápida de novas espécies de infestantes que estão até melhor adaptadas ao novo ambiente do que qualquer espécie pré-existente (ver Baker, 1965). Um dos exemplos mais profusamente citados de selecção natural rápida ficou conhecido como «mela-

### Quadro 8-3

*Sobrevivência de Borboletas Pigmentadas de Claro e de Escuro Libertadas em Matas Escuras (Troncos das Árvores Enegrecidos pela Poluição Industrial) e Claras (Troncos das Árvores Cobertos por Líquenes de Cor Clara) \**

	MATAS ESCURAS		MATAS CLARAS	
	<i>Borboletas Escuras</i>	<i>Borboletas Claras</i>	<i>Borboletas Escuras</i>	<i>Borboletas Claras</i>
Número libertado	154	64	473	496
Percentagem recapturada (como uma medida de sobrevivência)	53	25	6	12

\* Dados de Kettlewell, 1956.



nismo industrial», ou o caso das borboletas dos troncos das árvores, *Bistonbetularia*, que se desenvolveu em áreas industriais na Inglaterra onde a casca das árvores ficou muito enegrecida pela poluição industrial (mata os líquenes que dão à casca normal uma aparência clara). Como se ilustra no Quadro 8-3, Kettlewell (1956) demonstrou experimentalmente que as borboletas escuras sobrevivem melhor em matas enegrecidas (poluídas) e as borboletas claras em matas naturais, provavelmente porque a predação pelas aves é selectiva para os indivíduos sem coloração protectora. Este exemplo conduz naturalmente ao tema da selecção directa ou intencional pelo homem.

## 5. SELECÇÃO ARTIFICIAL: DOMESTICAÇÃO

### Enunciado

A selecção levada a cabo pelo homem com o objectivo de adaptar plantas e animais às suas necessidades é conhecida por selecção artificial. A domesticação de plantas e animais envolve mais do que modificar a genética de uma dada espécie, uma vez que são necessárias adaptações recíprocas entre a espécie domesticada e o domesticador (usualmente o homem), o que conduz a uma forma especial de mutualismo (ver Secção 19 do Capítulo 7). A domesticação pode falhar no seu objectivo a longo prazo, a menos que a relação mutualista seja ela própria susceptível de adaptação ao nível do ecossistema, ou o possa ser através de regulação deliberada.

### Quadro 8-4

*Acréscimo na Produção de Trigo de Inverno nos Países Baixos por Selecção Artificial de Variedades com Razões Grão/Palha Aumentadas, mas sem Aumento na Produção Total de Matéria Seca \**

VARIÉDADE	PERÍODO	PRODUÇÃO - KILOGRAMAS/HECTARE			Razão Grão/ /Palha
		Total	Grão	Palha	
Wilhelmina	1902-1932	12 600	6 426	6 174	0,51
Juliana	1934-1947	12 430	6 836	5 594	0,55
Staring	1948-1961	13 900	8 201	5 699	0,59
Felix	1958-1961	12 830	7 698	5 132	0,60
Heines VII	1953-1955	11 860	7 828	4 032	0,66

\* Segundo Van Dablen, 1962.

## Explicação e Exemplos

Como o homem é egoísta cai na ratoeira de julgar que quando domestica um outro organismo através da selecção artificial está meramente a «obrigar» a natureza a seguir o seu objectivo. Na realidade, como se compreende, a domesticação é uma via de dois sentidos que produz alterações (ecológicas e sociais, se não genéticas) tanto no homem como no organismo domesticado. Deste modo, o homem é tão dependente da planta que produz milho como esta é dependente do homem. Uma sociedade que depende do milho desenvolve uma cultura muito diferente daquela outra que depende da criação de gado. É uma questão real esta de se saber quem se converte em escravo de quem! A mesma questão pode ser colocada considerando o homem e as suas máquinas. Porventura a relação entre o homem e o seu tractor não é muito diferente da que existe entre o homem e o próprio cavalo com que lavra, com a excepção de que o tractor requer uma maior entrada de energia (combustível) e produz mais resíduos tóxicos! Nestes termos, a domesticação é na realidade uma forma especial de mutualismo; poderia logicamente ter sido discutida no Capítulo 7, porém foi colocada neste de uma forma um tanto arbitrária tendo em atenção a sua especial relação com a especiação.

O Quadro 8-4 constitui um exemplo de um tipo de selecção artificial em culturas que faz parte da base da «revolução verde» orientada no sentido de alimentar os milhões de seres humanos que passam fome. Tal como já foi salientado no Capítulo 3 e noutras alturas, a selecção com vista à produção da parte comestível das culturas não significa necessariamente um acréscimo na produção primária. Acima de um certo ponto o aumento da produção tem de implicar o sacrifício de alguma outra forma de utilização adaptável de energia; neste caso a produção aumentada de trigo na sequência de uma série de variedades artificialmente seleccionadas acompanha um decréscimo na produção de «palha», produção essa que representa o mecanismo de manutenção autoprotector da planta. As estirpes altamente melhoradas são, deste modo, não só vulneráveis à doença, como requerem também um cuidado especial ao abrigo do qual as máquinas (tal como potentes e poluidores produtos químicos) substituem o homem e os animais nas explorações agrícolas, implicando portanto alterações profundas na estrutura social, económica e política da sociedade humana. Estes e outros «reveses ecológicos» potenciais, e os meios que permitem evitá-los, são considerados no Capítulo 15. A questão é que a selecção artificial tem efeitos profundos nos ecossistemas tomados no seu conjunto por motivo dos ajustamentos compensatórios que ocorrem por selecção natural.

O Dr. I. Lehr Brisbin (\*) tem algumas ideias interessantes acerca da domes-

---

(\*) Instituto de Ecologia da Universidade da Geórgia.

tação animal, e preparou os quatro parágrafos que se seguem para utilização neste texto:

A domesticação é um estado de relação existente entre populações, na qual uma das populações (a domesticadora) faz duas coisas à outra (domesticada); em primeiro lugar, a população domesticadora actua no sentido de evitar que a selecção natural tenha acção sobre o reservatório genético da população domesticada e, em segundo lugar, a população domesticadora impõe um certo regime de selecção artificial que então actua no sentido de determinar a futura composição do depósito de genes da população domesticada na ausência da selecção natural. Deste modo, pode definir-se uma *população silvestre* como aquela cuja composição do depósito de genes se encontra sob o controlo directo da interacção selecção natural-mutação no sentido darwiniano; uma *população doméstica* é aquela cuja futura composição do depósito de genes se encontra sob controlo directo de algum regime de selecção artificial a ela imposto externamente por qualquer outra população; e uma *população feral* é aquela cuja composição futura do depósito de genes esteve em dada altura sob controlo de algum regime de selecção artificial, embora no presente esteja sob controlo directo da interacção selecção natural-mutação.

A interacção domesticação tem dois tipos de componentes que podem, por conveniência, ser designados por componentes do tipo «A» e do tipo «B». Os componentes de tipo «A» respeitam aos efeitos que a população domesticadora exerce sobre a população domesticada. Os mais comuns de entre eles envolvem alterações na estrutura ou na morfologia dos indivíduos domesticados e encontram-se examinados em detalhe por Zeuner (1963). Tem interesse referir que exceptuando uma tendência no sentido da hipersexualidade, se sabe ainda muito pouco sobre os efeitos funcionais do tipo «A». Torna-se também necessário estudar os efeitos deste tipo «A» ao nível de organização tanto da população como individual.

Os componentes do tipo «B» da relação de domesticação são menos familiares e referem-se aos efeitos que a população domesticada exerce sobre a população domesticadora. Estes efeitos, juntamente com os de tipo «A», constituem assim um mecanismo de controlo de retroacção da regulação entre populações dentro da relação de domesticação. Um bom exemplo de efeitos do tipo «B» ao nível da população é facultado por Downs e Ekvall (1965), cujo estudo sugere que o ambiente pode ser considerado como um padrão que traduz, através de vários mecanismos de controlo de retroacção, um padrão correspondente na estrutura das populações domesticadas da área. No estudo de Downs e Ekvall no Tibete, a criação de animais domésticos exibiu uma natureza basicamente tripartida, em resposta ao padrão ambiental tripartido. Por exemplo, as regiões superiores das montanhas continham populações de iaques e de cavalos nómadas, ao passo que os bovinos da região baixa e os asininos constituíam o gado das regiões de vale. As regiões de transição eram caracterizadas por formas híbridas, tal como o dzo (iaque cruzado com vaca da região baixa) e a mula (cavalo nómada cruzado com burro). As populações domesticadas produzem um padrão correspondente nas populações domesticadoras, dado que os tipos sociais humanos revelaram também uma natureza basicamente tripartida. As regiões altas das montanhas eram habitadas pelos Drog-ba (nómadas) e as regiões do vale pelos Rong-ba (agricultores). A zona de transição era habitada pelos Sama-drog, um grupo intermédio de gente característico dessa zona.

Pode considerar-se que as populações domesticadas actuam como um mecanismo intermédio ou de amortecimento interposto entre as populações domesticadoras e o ambiente. Tornam assim as populações domesticadoras mais capazes de realizar ajustamentos ecológicos mais delicados e completos ao regime de condições ambientais a que têm que fazer face. Neste sentido, o processo de domesticação serve as populações domesticadoras como uma ferramenta para levar a cabo ajustamentos ambientais, e esta concepção da domesticação como instrumento lança considerável luz ecológica sobre os estudos das origens biológicas do processo de domesticação no homem primitivo (Zeuner, 1963). Tal como aconteceu com outros instrumentos como o fogo, as armas e o vestuário, a domesticação teve de conferir vantagens selectivas consideráveis aos grupos dos homens primitivos que a praticavam com eficiência. Esta vantagem selectiva só poderia, porém, ter ocorrido em condições ambientais que impediavam as populações de homens primitivos de obter benefícios conferidos pelas populações domesticadas por outros meios culturalmente mais simples, como sejam a caça, a pesca e a colheita de frutos. É assim significativo não terem ocorrido, segundo parece, domesticações importantes entre aquelas espécies de animais contemporâneos do homem primitivo na savana africana. Com efeito, parece ser uma regra geral que nunca foram feitas importantes domesticações pelo homem primitivo nas regiões tropicais, onde um abastecimento estável de alimento poderia ser obtido através da caça, da pesca e da colheita de frutos. Foi acima de tudo na região do Médio Oriente e da Ásia Central onde foram iniciadas as relações de domesticação mais importantes entre o homem primitivo e populações de animais de presa, como os ovinos, os caprinos, os bovinos e os suínos. As domesticações destas espécies ocorreram em ambientes que impunham indubitavelmente períodos de fraca oportunidade de captura àqueles grupos que unicamente se baseavam na economia da caça, enquanto que os grupos com prática de domesticação tinham sem dúvida um abastecimento de alimentos mais estável e mais seguro.

Em resumo, a domesticação é um tipo de mutualismo especial e muito importante que trás consigo profundas alterações no ecossistema, uma vez que a relação afecta um grande número de outras espécies e processos (ciclagem de nutrientes, corrente de energia, estrutura do solo, e assim por diante) não directamente envolvidos na interacção entre o domesticador e o domesticado. Enquanto acção deliberada do homem, a domesticação pode falhar nos seus objectivos a longo prazo caso as coacções de retroacção da selecção natural que foram suprimidas por selecção artificial não sejam compensadas por coacções artificiais deliberadas (isto é, inteligentes) de retroacção artificial. Assim, o homem e a sua vaca destruirão o ambiente através do sobrepastoreio a menos que a relação seja regulada em termos de todo o ecossistema, de tal forma que seja realmente mutualista (benéfica para ambos) em vez de espoliatória. Além disso, alguns dos piores problemas do homem foram provocados por plantas e animais domesticados que «escapam» (isto é, se tornam ferais), voltando ao estado natural e convertendo-se em pestes importantes. Neste aspecto, a miopía do homem é o que Garrett Hardin (1968) chama a «tragédia das

coisas comuns». Enquanto uma pastagem (ou qualquer outro recurso) for considerada como ilimitada e aberta a uma utilização comum por toda a gente sem limitações, então, como destacou Hardin, é inevitável o uso excessivo, uma vez que o indivíduo ganha uma vantagem temporária explorando em excesso (ou utilizando em excesso) e só algum tempo depois começa a sofrer, como indivíduo, as consequências desse excesso de uso. Se o homem não impõe a temperança, por assim dizer, na função das poderosas combinações entre ele e o animal doméstico, entre ele e a planta doméstica e entre ele e a máquina, então, terá em última análise de fazer face às consequências da selecção natural que com excessiva frequência se traduzem no extermínio da «espécie intemperada».

## 6. RELÓGIOS BIOLÓGICOS

### Enunciado

Os organismos possuem um mecanismo fisiológico de medição do tempo conhecido por *relógio biológico*. A manifestação mais comum e porventura a mais básica é o *ritmo circadiano* (circa = cerca; dies = dia), ou a capacidade de cronometrar e repetir funções a intervalos de aproximadamente 24 horas mesmo na ausência de indícios tão conspícuos como a luz. Outros acontecimentos periódicos encontram-se relacionados com as periodicidades lunares (que controlam as marés, por exemplo) e com os ciclos estacionais. O mecanismo do relógio biológico ainda não está resolvido, embora sejam propostas correntemente duas teorias: (1) a hipótese de um regulador do tempo endógeno (isto é, o «relógio» consiste num dispositivo interno que pode medir o tempo sem indícios do ambiente) e (2) a hipótese do regulador de tempo externo (isto é, o relógio interno é regulado por sinais externos provenientes do ambiente). Independente do mecanismo, a vantagem ecológica, ou selectiva, do relógio biológico é indiscutível, uma vez que enlaça os ritmos ambientais e fisiológicos e torna os organismos capazes de antecipar as periodicidades diárias, estacionais e outras quanto à luz, temperatura, marés, e assim por diante.

### Explicação

A ligação de periodicidades naturais e da actividade da comunidade já foi analisada na Secção 4 do Capítulo 5 e novamente no Capítulo 6, página 156. Como se destacou, a adaptação ultrapassa a mera tolerância a flutuações ambientais para alcançar a participação activa na periodicidade, como um meio de coordenação.

nação e regulação de funções vitais. No Capítulo 5 foi discutido, como exemplo, o fotoperiodismo com algum detalhe. Nesta secção focam-se as formas misteriosas (isto é, desconhecidas) pelas quais o individuo sintoniza os seus ritmos com os do ambiente.

Encontram-se ilustradas pelo diagrama da Figura 8-6 várias características do ritmo circadiano. No seu habitat natural um animal nocturno como, por exemplo, o esquilo voador do género *Glaucomys* ou o rato de pata branca do género *Peromyscus* mantém-se no ninho durante as horas de luz e é activo à noite. A actividade rítmica tem uma duração de exactamente 24 horas e está integrada ou «encerrada» no ciclo diário de luz e obscuridade provocado pela rotação da Terra em torno do seu eixo. Caso o animal seja levado para o laboratório e seja colocado sob um regime de obscuridade constante, o ritmo diário continua, embora seja possível que o início da actividade se vá deslocando ligeiramente cada dia, indicando um período persistente ou de «livre curso» um pouco mais curto ou um pouco mais longo

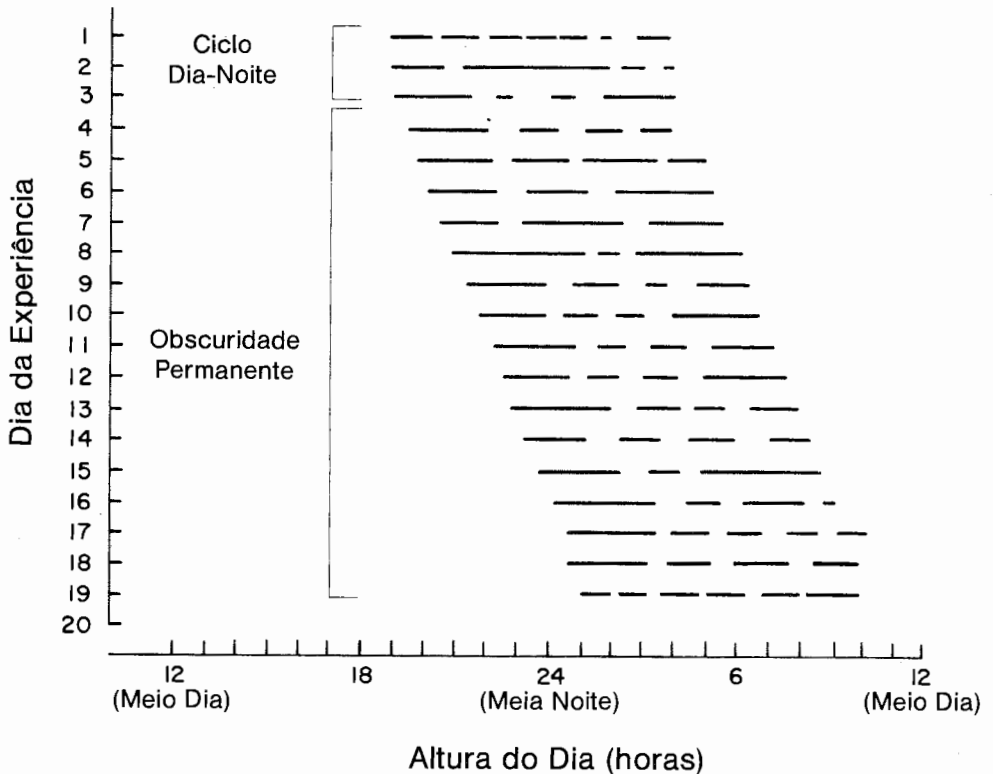


Figura 8-6. Ritmo circadiano num esquilo voador. A actividade espontânea de deslocamento (registada por um volante de exercício) sob condições de um ciclo dia-noite regular repete-se todos os dias à mesma hora, porém, sob obscuridade permanente o ritmo revela-se como sendo de «curso livre» na acepção de que o período de actividade se desloca, indicando deste modo que o período inato tem aproximadamente, se bem que não exactamente, uma duração de 24 horas. (Ligeiramente maior do que 24 horas neste exemplo). (Diagrama baseado em dados de DeCoursey, 1961.)

do que as 24 horas. A Figura 8-6 mostra que o período é, em completa obscuridade, da ordem de uns 20 minutos mais longo do que as 24 horas, pelo que depois de 20 dias o animal deixa o ninho para a sua ronda «nocturna» seis horas mais tarde do que no início da experiência. Quando o ciclo luz-obscuridade é restabelecido, a actividade volta a desenvolver-se em conformidade com ele. As flutuações na temperatura têm pequeno efeito nos ritmos circadianos. As experiências não podem provar que o relógio é inteiramente interno, uma vez que nem todos os indícios ambientais são eliminados pela colocação do animal em condições constantes no que respeita aos factores principais como a luz e a temperatura. Insinua-se flutuações atmosféricas e geofísicas subtis que poderão ser detectadas pelo organismo.

Têm-se descoberto ritmos persistentes numa ampla variedade de organismos, desde as algas ao homem. Mesmo a batata armazenada às escuras numa arca pode apresentar quer um acréscimo quer uma redução no consumo de oxigénio tanto diária como mensalmente. Alguns organismos parecem ter tanto um relógio para o dia solar como um relógio para o dia lunar. Deverá destacar-se que muitos ritmos diurnos e outros não são persistentes na ausência da alteração ambiental. A migração vertical do plâncton, por exemplo, tal como se encontra representado na Figura 6-9, é inteiramente extrínseco, no sentido de não ocorrer sob condições de luz ou obscuridade constantes.

As duas teorias, como foi delineado no Enunciado, podem ser clarificadas em termos de uma analogia com os relógios feitos pelo homem. Um relógio movido por mola em espiral com um oscilador interno de roda de balancim poderia ser análogo ao relógio biológico interno, ao passo que um relógio eléctrico regulado por pulsações de corrente alterna provenientes de um gerador distante exemplificaria a hipótese de um regulador externo. Os proponentes da teoria endógena (Pittendrigh, 1961; Hastings, 1969) sugerem que o regulador básico poderia ser uma reacção bioquímica oscilante com sede na célula, ou porventura num sistema endócrino, embora até à data as provas sejam apenas indirectas. Pye (1969), por exemplo, informa que a glicólise nas células da levedura pulsa numa forma rítmica, embora nenhum ritmo conhecido na levedura esteja correlacionado com esta oscilação metabólica. Frank Brown (1969), um proponente da ideia de um regulador externo para o relógio interno, verificou que os organismos respondem a flutuações diárias no campo magnético da Terra. Sugeriu que as plantas e os animais usam tais flutuações subtis como um «acumulador» de tempo no qual codificam a informação necessária para regular os seus ritmos fisiológicos. Os dois pontos de vista sobre os relógios biológicos encontram-se completamente expostos num pequeno livro belamente ilustrado de Brown, Hastings e Palmer (1970). Outras revisões e simpósios compreendem: Cloudsley-Thompson (1961), Sweeney (1963), Harker (1964), Aschoff (1965), Bunning (1967).

Qualquer que seja o mecanismo, o relógio biológico inato (isto é, herdado,

não aprendido por experiência) não só integra ritmos internos e externos, como permite também ao indivíduo antecipar alterações. Assim, quando o rato nocturno deixa o seu ninho encontra-se completamente atento às vicissitudes do ambiente porque os seus sistemas fisiológicos já se encontravam programados para «partir»!

O tráfego aéreo e a exploração do espaço tornaram o homem consciente do facto de que também ele tem ritmos circadianos. O voar rapidamente de uma zona para outra distante em longitude é exaustivo para a maior parte das pessoas; são necessários vários dias antes que os ritmos fisiológicos do sono, digestão, e assim por diante, sejam coordenados com o ciclo local de dia e noite. Torna-se claro que os padrões de actividade de 24 horas deverão ser mantidos na viagem espacial e que serão necessários mecanismos especiais de regulação para as longas viagens no espaço.

## **7. PADRÕES DE CONDUTA BÁSICA**

### **Enunciado**

A conduta ou comportamento no seu sentido amplo é a actividade evidente que um organismo desenvolve para se ajustar às circunstâncias ambientais por forma a assegurar a sua sobrevivência. É também um importante meio através do qual os indivíduos se integram em sociedades e comunidades organizadas e reguladas. A conduta pode ser considerada como um conjunto de seis componentes que variam em importância de acordo com o tipo de organismo: (1) tropismos, (2) taxias, (3) reflexos, (4) instintos, (5) aprendizagem e (6) raciocínio. O termo tropismo está presentemente circunscrito, na generalidade, a movimentos dirigidos ou a orientações em organismos como as plantas que carecem de sistemas nervosos, ao passo que os outros cinco componentes, acima enumerados numa sequência mais ou menos evolutiva (ver também Figura 8-7), estão associados a animais que têm sistemas nervosos e sensoriais complexos. Originalmente, os etologistas (etologia, da palavra «ethos» significando costume, é a ciência da conduta ou do comportamento) tendiam a fazer uma nítida distinção entre conduta «inata» (componentes 1 a 4 na anterior relação) e conduta «adquirida» (componentes 5 e 6), embora seja agora evidente que a conduta adquirida ou aprendida é construída sobre padrões complexos de reflexos, instintos e outros padrões de conduta herdada, incluindo os ritmos circadianos e outros ritmos inatos do corpo que foram examinados na secção anterior.

### **Explicação e Exemplos**

No Capítulo 7 e nas secções anteriores deste capítulo, foi posto em relevo o importante papel da conduta na análise da regulação da população, da selecção



do habitat, da territorialidade, da agregação, da interacção predador-presa, da competição, da diferenciação de nicho, da selecção natural e de todos os outros aspectos da ecologia da população. Para efeitos de análise adicional segundo estas vias recomenda-se a leitura do pequeno livro de Klopfer *Behavioral Aspects of Ecology* (1962). Seguindo os trabalhos muito lidos de Murchison (1935), Allee (1938), Lorenz (1935 e 1952) e Tinbergen (1951 e 1953), o estudo da conduta, ou etologia, tornou-se uma ciência interdisciplinar importante que procura mais ou menos interligar a fisiologia, a ecologia e a psicologia. Ao princípio, os psicólogos, que estudam o comportamento do homem; e os zoologistas, que estudam a conduta animal, formavam dois pólos isolados quanto ao tema conduta «inata» versus «adquirida»; porém, como em muitos outros aspectos da biologia, tornou-se claro para todos que o homem é uma parte da natureza, não uma parte dela proveniente. A integração resultante está produzindo muitos livros de texto extensos (por exemplo Scott, 1958; Ektin, 1964; Marler e Hamilton, 1966), muitos livros de texto pequenos (por exemplo, Thorpe, 1963; Dethier e Stellar, 1964; Davis, 1966; van der Kloot, 1968), resumos (ver Klopfer e Hailman, 1967) e livros populares (por exemplo, Lorenz, 1966; Morris, 1967), sem mencionar volumes de simpósios demasiado numerosos para serem citados. Como em outras ciências em desenvolvimento, a uma fase descritiva segue-se uma fase experimental e teórica que tenta descobrir os mecanismos e as funções básicas. Temos enquanto seres humanos duas motivações principais (para usar um termo de conduta) para estudar o comportamento: (1) encontrar as raízes neurológicas, hormonais e genéticas do complexo, e com frequência agressivo, comportamento do homem e (2) compreender como o organismo individual se adapta ao ambiente, em especial como as interacções recíprocas entre organismos (cooperação, mutualismo, domesticação, e assim por diante) conduzem à organização social. O primeiro aspecto ultrapassa o âmbito deste livro, e o espaço dedicado à conduta apenas permitirá destacar muito brevemente nas duas secções seguintes um pequeno número de conceitos básicos relativos ao último daqueles dois aspectos.

Como se ilustra na Figura 8-7, os seis componentes da conduta podem ser observados numa espécie de sequência evolutiva; contudo, observe-se que mesmo nos vertebrados superiores e no homem os componentes mais primitivos (instintos, reflexos) ainda desempenham uma parte na determinação da forma como os indivíduos actuam, porventura uma parte mais importante do que aquela que o homem, ente egoísta, está disposto a admitir. Os tropismos (tropos = volta ou mudança) são movimentos dirigidos e orientações que se observam nas plantas, como sejam o volver do girassol para o sol (fototropismo), a orientação vertical de folhas de árvores num dia quente de sol (heliotropismo) ou o crescimento das raízes para baixo (geotropismo). Uma vez que uma tal conduta adaptativa ocorre na ausência de sistemas nervosos, ela envolve usualmente mais uma parte do organismo do que todo ele, sendo hormonas que proporcionam o mecanismo principal de coordenação. Já se viu como simples respostas de crescimento (ver página 347) ou a secreção de

antibióticos (ver página 364), podem ser tão efectivos para a planta em termos de adaptação e sobrevivência como a conduta mais complexa o é para o animal.

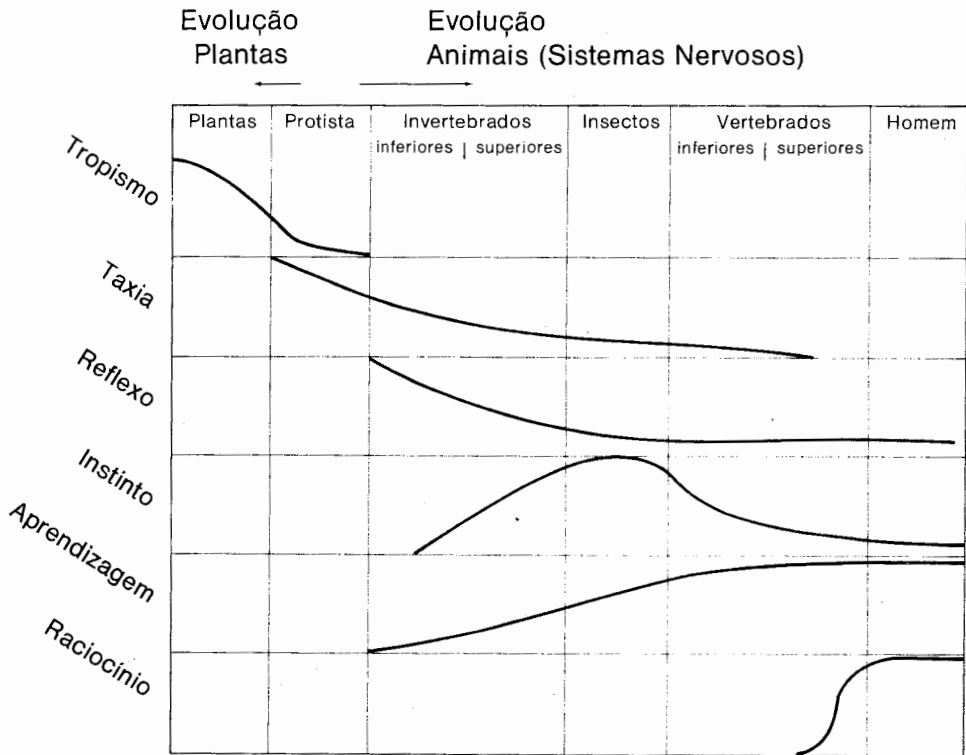


Figura 8-7. Representação esquemática da importância relativa de seis componentes da conduta em filogenia. (Modificado de Dethier e Stellar, 1964.)

O termo *taxia* (= arranjo) é no presente geralmente utilizado para referir movimentos de resposta a estímulos tão frequentemente observados nos animais inferiores (Figura 8-7). Fraenkel e Gunn (1940) no seu resumo pioneiro destas condutas básicas distinguiram entre: (1) reacções não dirigidas, como seja a evitação geral de ambientes desfavoráveis (que designaram por «kineses»), (2) reacções dirigidas (*taxia*, em sentido restrito) com orientação directamente no sentido do estímulo ou em sentido oposto (a mosca voando no sentido da luz) e (3) orientações transversas, ou movimentos formando algum ângulo com a direcção do estímulo, como seja a bem conhecida orientação das abelhas em procura da direcção segundo um ângulo de luz (ver von Frisch, 1955). Não se pode traçar uma linha divisória fixa e estrita entre *taxia*

e reflexo, embora os reflexos sejam em geral considerados como respostas a estímulos de determinados órgãos ou partes do corpo; ambos podem ser modificados pela experiência. O reflexo condicionado bem conhecido é um início de conduta «adquirida». Fenómeno anteriormente considerado como exclusivo dos animais superiores, parece hoje que os vermes e até, porventura, os protozoários podem ser «condicionados».

A conduta alimentar da hidra, simples celenterado ao qual falta um sistema nervoso central, ilustra como tropismos semelhantes aos das plantas e simples respostas dirigidas são coordenados por intermédio de hormona produzida fora do corpo da hidra (isto é, uma «hormona ambiental»; ver Capítulo 2, página 46). Como foi descrito por Lenhoff (1968), quando o organismo presa é contactado e penetrado pelas células urticantes de um dos tentáculos, difunde-se a partir da presa uma substância denominada glutatona reduzida que provoca uma rápida e vigorosa coordenação de todos os tentáculos deslocando-se então estes na direcção da boca centralmente localizada. As experiências mostraram que a glutatona era um *disparador* muito específico do comportamento alimentar.

O comportamento instintivo que explica uma parte tão importante do que fazem os insectos e os vertebrados inferiores é constituído por sequências codificadas de conduta estereotipada, como sejam as acções sucessivas de construção de ninho, procura de alimento, cortejo, acasalamento, postura dos ovos e protecção das crias que integram o ciclo reprodutivo de uma vespa ou de uma ave. Finalmente, o comportamento aprendido e raciocinado aumenta de importância quase em proporção directa com o aumento do cérebro, particularmente do córtex cerebral. Apenas nos primatas superiores e no homem o raciocínio, envolvendo a resolução de problemas e a formulação de conceitos, se tornou um componente principal do comportamento.

Para ilustrar como o comportamento inato e adquirido se fundem um no outro pode-se citar o caso bem conhecido do «*imprinting*» tal como foi originalmente descrito por Lorenz (1935 e 1937). Os patos ou os gansos recentemente saídos da casca têm a tendência inata para seguir um progenitor, embora tenham de «aprender» a reconhecê-lo através da associação. Se uma pessoa ou mesmo um objecto inanimado móvel substituir o progenitor natural durante as primeiras semanas de vida, a imagem do substituto é «impressa» num tal grau que o jovem animal seguirá subsequentemente o substituto de preferência ao real progenitor. Também em muitas aves o canto parece ser uma combinação de conduta inata e aprendida.

A espectacular querença das aves e dos peixes é um tipo de comportamento instintivo que, não obstante, envolve provavelmente um ou mais componentes condicionados ou aprendidos. O salmão, por exemplo, é capaz de descobrir o curso de água nativo pelo «odor» ou o «sabor» da água, que ficaram codificados na respectiva memória durante os primeiros tempos de vida nas nascentes (ver Hasler, 1965). Aparentemente cada bacia hidrográfica liberta para a corrente um composto

orgânico ligeiramente distinto (ainda não identificado) que pode ser detectado pelo sistema sensorial do peixe mesmo quando a química da corrente está consideravelmente alterada pela poluição do homem!

## 8. CONDOTA REGULADORA E COMPENSATÓRIA

### Enunciado

Os organismos regulam os respectivos ambientes interno e microambiente externo por meios quer de conduta quer fisiológicos. O comportamento, portanto, é um importante componente da compensação de factor e do desenvolvimento ecotípico; estes conceitos foram descritos na Secção 2 do Capítulo 5.

### Explicação e Exemplos

As respostas de conduta constituem, como se viu, uma parte importante do ajustamento do organismo ao seu ambiente. Em muitos casos a selecção ou a criação de um ambiente óptimo é conseguida tanto por formas de conduta como por regulação fisiológica interna. Por exemplo, as aves e os mamíferos são os únicos tipos de organismos que regulam a temperatura do corpo por meios internos; assim, estes animais são denominados *homeotérmicos* ou *endotérmicos*. Porém, outros animais (isto é, os *poiquilotérmicos* ou *exotérmicos*) controlam com frequência a temperatura do seu corpo de forma quase tão eficaz por regulação da conduta. Bogert (1949) foi dos primeiros a demonstrar que a temperatura do corpo dos répteis se mantém com frequência bastante constante, uma vez que os animais saem e entram nas suas tocas de tal maneira que a sua temperatura interna se mantém dentro de um intervalo óptimo mais ou menos constante. Como as técnicas da «detecção remota» se tornaram mais sofisticadas, podem ser implantados nos tecidos minúsculos termo-sensores com transmissores de rádio que permitem acompanhar continuamente por monitor a temperatura dos animais nos respectivos habitats normais. Esses estudos revelaram que os animais denominados de «sangue frio» exibem uma notável conduta termo-reguladora. Num estudo (McGinnis e Dickson, 1967), o lagarto do deserto *Dipsosaurus* mantinha a temperatura do corpo entre 31° e 39°C, muito embora a amplitude térmica no ambiente fosse mais de duas vezes superior. Num outro estudo no laboratório, um tipo diverso de lagarto (*Tiliqua*) foi capaz de manter a temperatura do corpo entre os 30° e os 37°C deslocando-se de um para outro meio com temperaturas entre 15° e 45° (Hammel *et al.*, 1967).

## 9. CONDOTA SOCIAL

### Enunciado

Uma rede de comunicações, alguma forma de hierarquia de domínio, aprendizagem e um equilíbrio entre condutas contraditórias (competição versus cooperação, agressão versus passividade, agregação versus isolamento, e assim por diante) são os ingredientes necessários para a organização social, quer esta seja monoespecífica (envolvendo indivíduos da mesma espécie) ou poliespecífica (envolvendo diversas espécies).

### Explicação

Nas organizações sociais de animais superiores bem definidas é altamente evidente alguma forma de hierarquia social na qual um ou mais indivíduos são dominantes ou chefes. Uma tal organização pode ser rígida, como na conhecida «ordem por bicada» das galinhas (ou como numa unidade familiar humana ou numa organização militar), ou mais flexível na liderança, passando esta de um indivíduo para outro (como numa sociedade humana não militar em geral); ver Allee *et al.*, (1949) para efeitos de um resumo das hierarquias sociais. Uma vez que essa hierarquia tenha sido estabelecida e reconhecida por todos os indivíduos, a energia que seria dispendida em conflitos pode ser dedicada à actividade colectiva do grupo. É necessária, certamente, alguma forma de comunicação audio-visual. Smith (1969) analisou a vocalização e a exibição de aves e mamíferos silvestres e chegou à con-

### Quadro 8-5

#### *As Mensagens Básicas da Comunicação nos Vertebrados em Termos de «Informação Transmitida» por Exibições e Vocalizações\**

---

Identificação: espécies, sexo, etc.  
 Probabilidade: insegurança quanto à acção (atacar ou fugir?).  
 Conjunto geral: manutenção, alimentação, atavio, descanso.  
 Locomoção: dada no início e no termo da locomoção.  
 Ataque.  
 Fuga.  
 Subconjunto não agonístico: mensagens de ansiedade.  
 Associação: associação social estreita, embora sem contacto físico.  
 Subconjunto limitado por vínculos: entre companheiros, pais e filhos.  
 Jogo.  
 Copulação.  
 Frustração: acções sucedâneas, etc.

---

\* Compilado de W. John Smith, 1969.

clusão que toda a enorme variedade pode ser reduzida a 12 «mensagens», como se enumera no Quadro 8-5. Observe-se que a maior parte da «informação transportada» nestas mensagens tem a ver com a coordenação das actividades dos indivíduos e, portanto, com a organização social. O aspecto menos compreendido da conduta social tem a ver com a resolução dos conflitos entre impulsos básicos que sejam contraditórios. Assim, a necessidade de isolamento (isto é, necessidade de «privacidade») está em conflito com a necessidade de agregação. Já se examinaram as vantagens selectivas de cada uma dessas necessidades no capítulo anterior (Secções 14 e 15). O comportamento agressivo poupa energia em dadas situações, desperdiçando-a noutras; como se está tornando cada vez mais manifesto, aquilo que sempre se considerou como «bom» para o indivíduo não é sempre «bom» para o grupo. Os efeitos da aglomeração sobre a conduta são especialmente importantes e reveladores para o homem no actual momento da sua história. Foram examinadas na Secção 9 do Capítulo 7 as notáveis alterações na conduta que acompanham alterações na densidade de animais «cíclicos». Na sociedade humana a aglomeração tanto parece aumentar como reduzir a agressividade. Porventura os «militants» e os «hippies» representam a reacção oposta à aglomeração urbana. O ecologista tende a crer que o homem deveria manter e desenvolver um territorialismo agressivo que impedisse o uso excessivo e a destruição do seu ambiente. Por outro lado, muitos sociólogos acham que o homem deveria tornar-se sucessivamente mais passivo e tolerar a agregação em centros urbanos do mesmo modo que os animais domésticos densamente distribuídos se toleram uns aos outros ao serem alimentados. Não se pode esperar o tratamento adequado de semelhante tema em tão pouco espaço neste breve sumário. O autor recomendaria a cada estudante a leitura dos dois ensaios seguintes e uma reflexão sobre eles: (1) «On War and Peace in Animals and Man», de Tinbergen (1968) e (2) «Population Density and Social Pathology», de Calhoun (1962).

## Capítulo 9 — DESENVOLVIMENTO E EVOLUÇÃO DO ECOSISTEMA

---

### 1. A ESTRATÉGIA DO DESENVOLVIMENTO DO ECOSISTEMA (\*)

#### Enunciado

O *desenvolvimento do ecossistema*, ou aquilo que se conhece com mais frequência por *sucessão ecológica*, pode definir-se em termos dos três parâmetros seguintes: (1) É um processo ordenado de desenvolvimento da comunidade que envolve alterações na estrutura específica e nos processos da comunidade com o tempo; é razoavelmente dirigido e, portanto, previsível. (2) Resulta da modificação do ambiente físico pela comunidade; isto é, a sucessão é controlada pela comunidade, embora o ambiente físico determine o padrão e o ritmo de alteração e imponha com frequência limites à possibilidade de desenvolvimento. (3) Culmina num ecossistema estabilizado, no qual são mantidos, por unidade de corrente de energia disponível, a máxima biomassa (ou elevado conteúdo de informação) e a função simbiótica entre organismos. A sequência inteira de comunidades que se substituem umas às outras, numa dada área, denomina-se a «*sere*»; as comunidades relativamente transitórias são indiferentemente designadas por *etapas «serais»* ou *etapas de desenvolvimento* ou *etapas de exploração*, sendo o sistema estabilizado terminal conhecido por o *clímax*. Na *sere* ocorre a substituição de espécies, porque as populações tendem a modificar o ambiente físico, criando condições favoráveis para outras populações, até que seja alcançado o equilíbrio entre o biótico e o abiótico.

---

(\*) Esta secção, e também a Secção 3, estão adaptadas do artigo do autor «The Strategy of the Ecosystem Development», inicialmente publicado em *Science*, Vol. 164, pp. 262 - 270, 1969 Abril 18.

Numa palavra, a «estratégia» da sucessão como processo a curto prazo é, basicamente, a mesma que a «estratégia» a longo prazo do desenvolvimento evolucionário da biosfera, isto é, o controlo acrescido do ambiente físico, ou a homeostasia com ele, no sentido de ser alcançada a máxima protecção contra as perturbações. O desenvolvimento dos ecossistemas tem muitos paralelos com a biologia do desenvolvimento dos organismos, e também com o desenvolvimento da sociedade humana.

## **Explicação**

Os estudos descritivos da sucessão em dunas de areia, pradarias, florestas, litorais marinhos, ou outras *estações*, e exames funcionais mais recentes, conduziram à teoria básica contida na definição atrás dada. H. T. Odum e Pinkerton (1955), foram os primeiros, baseando-se na «lei da energia máxima nos sistemas biológicos» de Lotka (1925), a assinalar que a sucessão envolve um deslocamento fundamental nas correntes de energia à medida que é relegada crescente energia para a manutenção. Margalef (1963, 1968) documentou mais recentemente esta base bioenergética para a sucessão e estendeu o conceito.

As alterações que ocorrem nas características estruturais e funcionais principais de um ecossistema em desenvolvimento encontram-se enumeradas no Quadro 9-1. Por conveniência de análise, foram agrupados vinte e quatro atributos dos sistemas ecológicos sob seis títulos. As tendências são destacadas contrastando a situação no desenvolvimento jovem e no tardio. O grau de alteração absoluta, o ritmo de alteração e o tempo requerido para alcançar um estado estável podem variar, não apenas com climas e situações fisiográficas diferentes, mas também no mesmo ambiente físico com atributos distintos do ecossistema. Ali onde se dispõe de bons dados, as curvas da taxa de alteração são usualmente convexas, com as alterações a ocorrer mais rapidamente no início, embora também possam ocorrer padrões bimodais ou cíclicos.

## **Bioenergética do Desenvolvimento do Ecossistema**

Os atributos de 1 a 5, no Quadro 9-1, representam a bioenergética do ecossistema. Nas fases jovens da sucessão ecológica, ou na «natureza nova» por assim dizer, a velocidade da produção primária ou fotossíntese total ou bruta (P) excede a velocidade da respiração da comunidade (R), pelo que a razão P/R é maior do que 1. No caso especial da poluição orgânica, a razão P/R é tipicamente inferior a 1. O termo *sucessão heterotrófica* é com frequência utilizado para uma sequência de desenvolvimento em que no início R é maior do que P — em con-



## Quadro 9-1

### *Um Modelo Tabular da Sucessão Ecológica: Tendências a Esperar no Desenvolvimento de Ecossistemas\**

<i>Atributos do Ecossistema</i>	<i>Fases de Desenvolvimento</i>	<i>Fases Maduras</i>
<i>Energética da comunidade</i>		
1. Produção bruta/respiração da comunidade (razão P/R)	Maior ou menor do que 1	Próxima de 1
2. Produção bruta/biomassa da existência permanente (razão P/B)	Alta	Baixa
3. Biomassa suportada/unidade de fluxo de energia (razão B/E)	Baixa	Alta
4. Produção líquida da comunidade (produção)	Alta	Baixa
5. Cadeias alimentares	Linear, predominantemente de pastoreio	Tipo tecido, predominantemente de detritos
<i>Estrutura da comunidade</i>		
6. Matéria orgânica total	Pouca	Muita
7. Nutrientes inorgânicos	Extrabióticos	Intrabióticos
8. Diversidade em espécies-componente variedade	Baixa	Alta
9. Diversidade em espécies-componente equidade	Baixa	Alta
10. Diversidade bioquímica	Baixa	Alta
11. Estratificação e heterogeneidade espacial (diversidade de padrão)	Pouca organizada	Bem organizada
<i>Biologia</i>		
12. Especialização de nicho	Ampla	Estreita
13. Tamanho do organismo	Pequeno	Grande
14. Ciclos de vida	Curto, simples	Longo, complexo
<i>Ciclo de nutrientes</i>		
15. Ciclos minerais	Aberto	Fechado
16. Ritmo de troca de nutrientes entre organismos e ambiente	Rápido	Lento
17. Papel de detritos na regeneração dos nutrientes	Sem importância	Importante
<i>Pressão de seleção</i>		
18. Forma de crescimento	Para crescimento rápido («selecção r»)	Para controlo de retroacção («selecção K»)
19. Produção	Quantidade	Qualidade
<i>Homeostasia geral</i>		
20. Simbiose interna	Não desenvolvida	Desenvolvida
21. Conservação de nutrientes	Má	Boa
22. Estabilidade (resistência às perturbações externas)	Má	Boa
23. Entropia	Alta	Baixa
24. Informação	Baixa	Alta

\* De E. P. Odum, em *Science*, 164: 262-270, 18 de Abril de 1969. Copyright 1969, da American Association for the Advancement of Science.

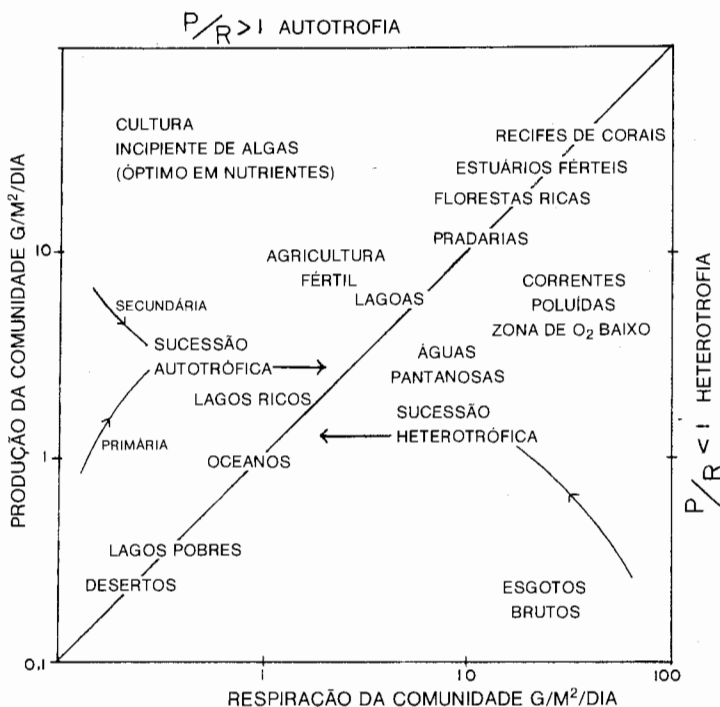
traste com a *sucessão autotrófica*, na qual a razão é inversa nas etapas novas. Em ambos os casos, contudo, a teoria é a de que  $P/R$  se aproxima de 1 à medida que a sucessão progride. Por outras palavras, no ecossistema maduro ou «clímax» a energia fixada tende a ser equilibrada pelo custo energético da manutenção (isto é, a respiração total da comunidade). A razão  $P/R$  poderá ser, deste modo, um excelente índice funcional da maturidade relativa do sistema. Encontram-se representadas graficamente, na Figura 9-1, as relações  $P/R$  para um certo número de ecossistemas familiares, na qual se indicam também as direcções das sucessões autotrófica e heterotrófica.

Enquanto  $P$  excede  $R$ , a matéria orgânica e a biomassa ( $B$ ) acumular-se-ão no sistema (Quadro 9-1, número 6), daí resultando que a razão  $P/B$  tenderá a decrescer ou, inversamente, as razões  $B/P$ ,  $B/R$  ou  $B/E$  (onde  $E = P + R$ ) a aumentar (Quadro 9-1, números 2 e 3). Recorde-se que os recíprocos destas razões foram analisados no Capítulo 3 em termos de funções termodinâmicas de ordem (página 57). Teoricamente, então, o montante da biomassa da existência permanente suportada pela corrente de energia disponível ( $E$ ) aumenta até a um máximo nas fases maduras ou clímax (Quadro 9-1, número 3). Como consequência, a produtividade líquida da comunidade, ou produção, num ciclo anual é maior na natureza jovem e mais pequena ou nula na natureza madura. (Quadro 9-1, número 4).

### **Comparação da Sucessão num Microcosmo de Laboratório e numa Floresta**

Pode-se observar facilmente as alterações bioenergéticas dando início a uma sucessão em microssistemas experimentais de laboratório do tipo dos derivados dos sistemas naturais, como se descreveu no Capítulo 2 (página 33 e Figura 2-7A). Na Figura 9-2 compara-se o padrão geral de uma sucessão autotrófica de 100 dias num microcosmo, baseado em dados de Cooke (1967), com um modelo hipotético de uma sucessão de 100 anos de uma floresta, tal como foi apresentado por Kira e Shidei (1967).

Durante os primeiros 40 a 60 dias numa experiência típica de microcosmo, a produção líquida diurna ( $P$ ) excede a respiração nocturna ( $R$ ), pelo que a biomassa ( $B$ ) se acumula no sistema. Depois de uma «floração» precoce por volta dos 30 dias, ambas as taxas declinam, tornando-se aproximadamente iguais entre os 60 e os 80 dias. A razão  $B/P$ , em termos de gramas de carbono sustentados por grama da produção diária de carbono, aumenta desde menos de 20 a mais de 100 quando é alcançado o estado estável. No clímax, não apenas o metabolismo autotrófico se encontra equilibrado com o heterotrófico, como também uma grande estrutura orgânica é suportada por pequenas intensidades diárias de produção e de respiração.



*Figura 9-1.* Posição dos vários tipos de comunidade numa classificação baseada no metabolismo da comunidade. A produção bruta (P) excede a respiração da comunidade (R) do lado esquerdo da linha diagonal ( $P/R$  maior do que 1 = autotrofia), enquanto que a situação inversa ocorre à direita ( $P/R$  menor do que 1 = heterotrofia). Estas últimas comunidades importam matéria orgânica, ou vivem do armazenamento ou da acumulação anteriores. As direcções das sucessões autotrófica e heterotrófica são indicadas pelas setas. Durante o período médio de um ano, as comunidades localizadas ao longo da linha diagonal tendem a consumir aproximadamente aquilo mesmo que produzem, e podem considerar-se como constituindo climaxes metabólicos. (Reproduzido de H. T. Odum, 1956.)

Muito embora a projecção directa do pequeno microssistema de laboratório para as condições naturais possa não ser inteiramente válida, há provas de que algumas das tendências básicas que se observam no laboratório são características da sucessão que ocorre na área terrestre e nas grandes massas de água. As sucessões sazonais também seguem com frequência o mesmo padrão — uma floração sazonal precoce, caracterizada pelo rápido crescimento de umas poucas espécies dominantes, seguida por razões B/P elevadas, por uma maior diversidade, e um estado relativamente estável, embora temporário, em termos de P e de R (Margalef, 1963). Os sistemas abertos podem não experimentar, na maturidade, um declínio na produtividade total ou bruta, como acontece com o microcosmo vivendo em espaços limitados, embora o padrão geral da alteração bioenergética no último pareça simular bastante bem a natureza.

O Quadro 9-1, como já foi apontado, refere-se a alterações provocadas por processos biológicos no interior do ecossistema em questão. Materiais ou energia importados, ou forças geológicas actuando no sistema, podem, por certo, inverter as tendências apresentadas no Quadro 9-1. Por exemplo, dá-se a eutroficação de um lago, quer natural quer cultural, quando são importados de fora — isto é, da bacia de alimentação — nutrientes para o lago. Isto equivale a adicionar nutrientes ao microsistema de laboratório ou à fertilização de um campo de cultura; em termos de sucessão, o sistema é reconduzido a um estágio mais novo ou de «floração». Estudos recentes de sedimentos de lagos (Mackereth, 1965; Cowgill e Hutchinson, 1964; Harrison, 1962), assim como considerações teóricas, indicaram que os lagos podem progredir, e progridem, para uma situação mais oligotrófica quando a entrada de nutrientes provenientes da bacia de alimentação abranda ou cessa. Deste modo, há esperanças de que a indesejável eutroficação cultural das nossas águas possa ser invertida, caso a corrente de entrada de nutrientes proveniente da bacia de alimentação seja grandemente reduzida. A «recuperação» do Lago Washington em Seattle (ver página 439) constitui um exemplo. Porém, acima do mais, esta situação volta a destacar que, caso se pretenda atacar com sucesso os problemas da poluição da

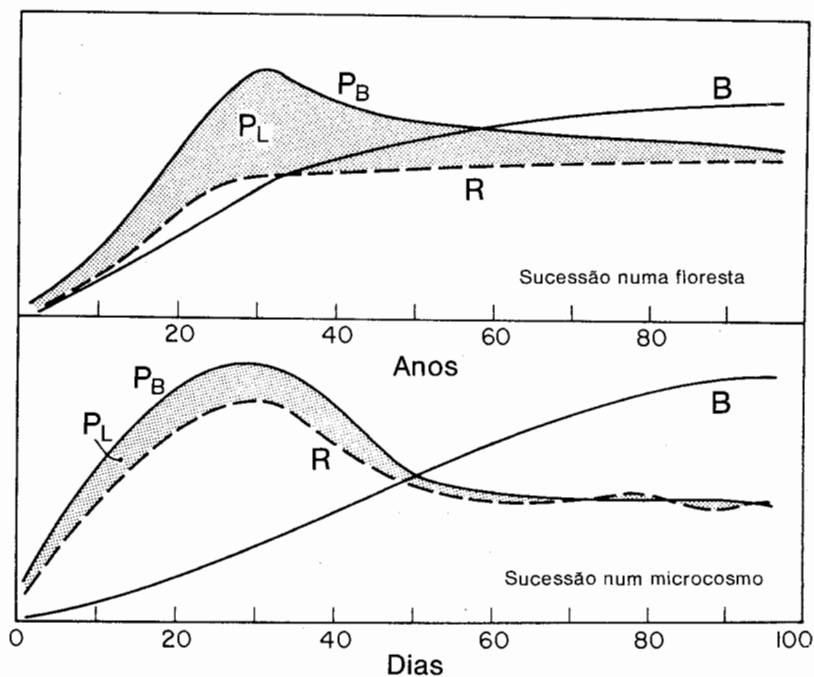


Figura 9-2. Comparação da energética do desenvolvimento do ecossistema numa floresta (Reproduzido de Kira e Shidei, 1967) e num microcosmo de laboratório (Reproduzido de Cooke, 1967).  $P_B$ , produção bruta;  $P_L$ , produção líquida;  $R$ , respiração total da comunidade;  $B$ , biomassa total.

água, a unidade de ecossistema que deve ser considerada é toda a bacia de drenagem ou de captação, e não apenas o lago ou o rio (reler a página 22).

Para evitar confusões nestas matérias importantes é relevante distinguir entre processos *autogénicos* (isto é, processos bióticos no interior do sistema) e processos *alogénicos* (como as forças geoquímicas actuando de fora). Assim, o Quadro 9-1 descreve apenas a *sucessão autogénica*. A *sucessão alogénica* será considerada mais adiante, embora se possa assinalar, desde já, que os lagos pequenos, ou outros sistemas que são transitórios no sentido geológico, apresentam com frequência tendências opostas àquelas que se indicam no Quadro 9-1, porque *o efeito dos processos alogénicos excede o dos processos autogénicos*. Tais ecossistemas poderão não só não estabilizar, como também extinguir-se. Tal será o destino final dos lagos criados pelo homem, sujeitos à erosão por ele provocada! (Ver, por exemplo, Figura 15-6K, página 430).

### **Cadeias e Tecidos Alimentares**

À medida que o ecossistema se desenvolve, podem ser esperadas alterações subtis no padrão do modelo da teia das cadeias alimentares. A maneira pela qual os organismos se encontram ligados entre si através do alimento tende a ser relativamente simples e linear nas etapas muito jovens da sucessão. Além do mais, a utilização heterótrófica da produção líquida tende a ocorrer predominantemente por intermédio das cadeias alimentares de pastoreio — isto é, sequências planta-herbívoros-carnívoro. Em contraste, nas etapas maduras, as cadeias alimentares tornam-se teias complexas, seguindo o grosso da corrente de energia biológica as vias de detritos (Quadro 9-1, número 5), como já se descreveu detalhadamente no Capítulo 3. O tempo envolvido numa sucessão ininterrupta permite associações e adaptações recíprocas entre plantas e animais cada vez mais íntimas que conduzem ao desenvolvimento de muitos mecanismos que reduzem o pastoreio, como sejam o desenvolvimento de tecidos de suporte indigeríveis (celulose, lenhina e outros), controlo de retroalimentação entre plantas e herbívoros (Pimentel, 1961) e uma crescente pressão de predadores sobre os herbívoros. Estes e outros mecanismos, descritos nos Capítulos 6 e 7, tornam a comunidade biológica capaz de manter a grande e complexa estrutura orgânica que mitiga as perturbações do ambiente físico. Uma pressão severa ou alterações rápidas criadas por forças exteriores podem, certamente, privar o sistema deste mecanismo de protecção e possibilitar a ocorrência de crescimentos cancerosos, eruptivos, de certas espécies, como o homem com frequência constata para seu pesar. Documentam-se algures exemplos de erupções de pragas induzidas por pressão (ver páginas 190, 354 e 458).

## Diversidade e Sucessão

Porventura a mais controversa das tendências da sucessão refere-se à diversidade, tema já tratado no Capítulo 6. Encontram-se enumerados no Quadro 9-1, números 8 a 11, quatro componentes da diversidade.

A variedade em espécies, expressa como uma razão entre espécies e número ou como uma razão entre espécies e área, tende a aumentar durante as etapas novas do desenvolvimento da comunidade. Conhece-se menos bem o comportamento da componente «uniformidade» da diversidade. Embora um aumento na variedade de espécies, juntamente com a redução do domínio de uma espécie ou de um pequeno grupo de espécies (isto é, uniformidade aumentada ou redundância reduzida), possa ser aceite como uma probabilidade geral durante a sucessão, há outras alterações na comunidade que podem actuar contra estas tendências. Um aumento na dimensão dos organismos, um aumento no comprimento e na complexidade das suas biológicas, um aumento na competição interespecífica que pode determinar a exclusão competitiva de espécies (Quadro 9-1, números 12 a 14), constituem tendências que podem reduzir o número de espécies que vivem em determinada área. Na etapa floração da sucessão, os organismos tendem a ser pequenos e a ter biológicas simples e altas taxas de reprodução. As alterações na dimensão parecem ser uma consequência de uma alteração na passagem de nutrientes de inorgânicos a orgânicos (Quadro 9-1, número 7), ou uma adaptação a ela. Num ambiente mineral e rico em nutrientes, o tamanho pequeno constitui uma vantagem selectiva, especialmente para os autotróficos, por motivo de uma maior razão entre superfície e volume. À medida que o ecossistema se desenvolve os nutrientes inorgânicos tendem, porém, a ficar cada vez mais ligados à biomassa (isto é, a tornar-se intrabióticos), pelo que a vantagem selectiva se muda para os organismos maiores (quer indivíduos maiores da mesma espécie, quer espécies maiores, ou ambas as coisas), que têm maior capacidade de armazenamento e biológicas mais complexas. Encontram-se assim adaptados para explorar as ofertas estacionais ou periódicas de nutrientes ou de outros recursos. Continua sem resposta a questão de se saber se a relação que parece directa entre a dimensão do organismo e a estabilidade é o resultado de retroalimentação ou se é meramente fortuita (ver Bonner, 1965; Frank, 1968).

Assim pois, o continuar ou não o aumento da diversidade em espécies durante a sucessão ficará dependente da medida em que o acréscimo em nichos potenciais, resultante do aumento da biomassa, da estratificação (Quadro 9-1, número 9) e de outras consequências da organização biológica, exceda os efeitos contrários do acréscimo do tamanho e da competição. Ninguém foi ainda capaz de catalogar todas as espécies em qualquer área de certa dimensão, e muito menos de seguir a diversidade *total* em espécies numa série contínua. Apenas existem dados disponíveis

para segmentos da comunidade (árvores, aves, e assim por diante). Apresentam-se na Figura 9-3 os resultados de um dos estudos mais completos jamais feitos sobre alterações na diversidade de vegetação numa «sere» florestal. Cada classe de dimensão ou estrato é representada por uma curva diferente que indica que cada componente alcança o apogeu, quanto a diversidade, na altura do desenvolvimento máximo desse componente. Margalef (1963) sustém que a diversidade tenderá para o máximo durante as etapas de juventude ou média da sucessão e declina seguidamente no clímax, apresentando-se na Figura 9-3 uma sugestão de tal tendência.

A variedade em espécies, a equitabilidade e a estratificação são apenas três aspectos da diversidade que se alteram durante a sucessão. Porventura uma tendência até mais importante consiste no aumento da diversidade de compostos orgânicos, não apenas daqueles que se encontram no interior da biomassa mas também dos excretados e secretados para o meio (ar, solo, água) como subprodutos do crescente metabolismo da comunidade. Um aumento nesta «diversidade bioquímica» (Quadro 9-1, número 10) encontra-se ilustrado pelo acréscimo de pigmentos vegetais ao longo de um gradiente de sucessão em situações aquáticas, como se encontra descrito por Margalef (1967). A diversidade bioquímica no interior das populações, ou no interior dos sistemas considerados no seu conjunto, ainda não tem sido estudada sistematicamente até ao grau em que o tem sido a questão da diversidade em espécies. Consequentemente, apenas se podem fazer poucas generalizações, excepto a de que parece poder dizer-se que, com o progredir da sucessão, os extrametabólitos desempenham, provavelmente, funções de crescente importância como reguladores que estabilizam o crescimento e a composição do ecossistema. Tais metabólitos podem, de facto, ser extremamente importantes no que se refere a evitar que as populações ultrapassem a densidade de equilíbrio, reduzindo deste modo as oscilações e contribuindo para a estabilidade.

A relação de causa e efeito, entre a diversidade e a estabilidade não é clara e precisa de ser investigada de muitos ângulos. Caso se pudesse demonstrar que a diversidade biótica reforça efectivamente a estabilidade física no ecossistema, ou que é o resultado dela, então dispor-se-ia de um guia importante para a prática da conservação. A conservação de sebes vivas, de manchas arborizadas, de espécies não económicas, de águas não eutrofizadas e de outras variedades bióticas na paisagem humanizada poderia então verificar-se, tanto por motivos científicos como estéticos, mesmo que uma tal preservação pudesse frequentemente traduzir-se numa certa redução na produção de alimento ou de outras necessidades imediatas do consumidor. Por outras palavras, é a variedade apenas o condimento da vida ou é uma necessidade para efeitos da existência, a longo prazo, do ecossistema total compreendendo o homem e a natureza?

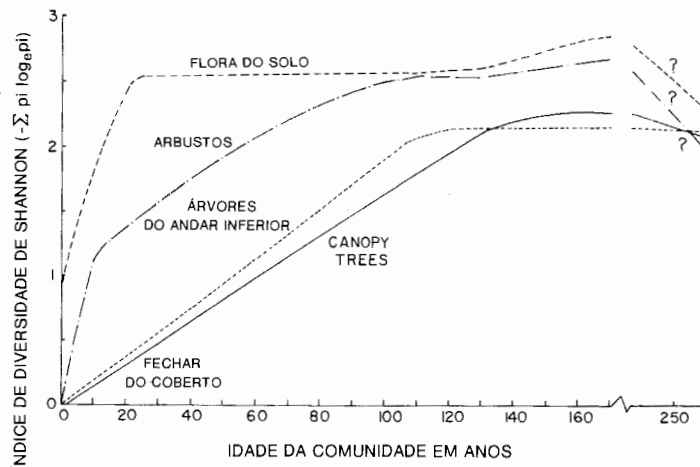


Figura 9-3. Diversidade espécies/números em quatro classes (estratos) de dimensão nuna «sere» de floresta na região de «piedmont» na Geórgia, com início num campo agrícola abandonado (idade zero). Ver Capítulo 6, página 236, para uma explicação do índice de Shannon. Dispõe-se de um número muito limitado de povoamentos florestais com mais de 200 anos de idade para estabelecer médias seguras para climaxes maduros, embora os dados disponíveis indiquem uma tendência descendente. (Curvas traçadas a partir dos dados não publicados de Carl Monk, Instituto de Ecologia, Universidade da Geórgia.)

### Ciclagem de Nutrientes

Uma tendência importante, no desenvolvimento da sucessão, consiste no fechar ou no «cerramento» da ciclagem biogeoquímica dos nutrientes principais, tal como o azoto, o fósforo e o cálcio (Quadro 9-1, números 15 a 17). Os sistemas maduros, quando comparados com os que se encontram em desenvolvimento, têm uma maior capacidade para apanhar e conservar nutrientes para ciclagem no interior do sistema. O ciclo do cálcio na bacia hidrográfica constante da Figura 4-6 constitui um bom exemplo; apenas quantitativos muito pequenos de nutrientes se perdem dos ecossistemas maduros, em comparação com o que acontece nos ecossistemas imaturos ou submetidos a perturbações.

### Pressão de Selecção: Quantidade versus Qualidade

MacArthur e Wilson (1967) examinaram etapas de colonização de ilhas que proporcionam paralelismos conclusivos com etapas na sucessão ecológica dos continentes. Verificaram que espécies com elevados índices de reprodução e de crescimento têm mais possibilidades de sobreviver nas fases jovens, sem grande densidade, de colonização das ilhas. Em contraste, a pressão de selecção favorece as espécies



com potencial de crescimento mais baixo, embora com melhores capacidades para a sobrevivência competitiva, sob a densidade de equilíbrio das etapas mais tardias. Utilizando a terminologia das equações de crescimento, onde  $r$  é o índice intrínseco de aumento e  $K$  a assíntota superior ou o tamanho de equilíbrio da população (ver Capítulo 7), pode dizer-se que «a selecção  $r$ » predomina na colonização temporã, com a «selecção  $K$ » prevalecendo à medida que mais espécies e indivíduos empreendem a colonização (Quadro 9-1, número 18). Igual situação se observa, mesmo no interior da espécie, em certos insectos setentrionais «cíclicos», nos quais as estirpes genéticas «activas» encontradas a baixas densidades são substituídas a densidades altas por estirpes «preguiçosas» que estão adaptadas à aglomeração, como já foi descrito (ver página 311).

Podem presumir-se que alterações genéticas envolvendo a biota no seu conjunto acompanham o gradiente de sucessão, uma vez que, como ficou atrás descrito, a produção em quantidade caracteriza o ecossistema novo, ao passo que a produção em qualidade e o controlo de retroalimentação são as marcas características do sistema maduro (Quadro 9-1, número 19). A selecção a nível de ecossistema pode ser fundamentalmente interespecífica, uma vez que a substituição de espécies constitui uma característica das etapas que se sucedem, ou «sere», como se ilustrará adiante. Contudo, na maior parte das «seres» bem estudadas parece haver um pequeno número de espécies iniciais da sucessão com capacidade para subsistir até às etapas mais tardias. Até onde o autor está informado, não se encontra determinado até que ponto alterações genéticas contribuem para a adaptação em tais espécies, embora os estudos sobre a genética da população de *Drosophila* sugiram que alterações na composição genética poderão ser importantes na regulação da população (Ayala, 1968). Certamente, a população humana, se sobreviver para além da presente etapa em que se encontra, de crescimento rápido, está destinada a ser cada vez mais afectada por uma tal pressão de selecção à medida que a adaptação à aglomeração se for tornando essencial.

## Homeostasia Global

Este breve resumo do desenvolvimento do ecossistema põe em destaque a natureza complexa de processos que interagem. Embora seja lícito perguntar se todas as tendências descritas constituem características de todos os tipos de ecossistemas, há poucas dúvidas que o resultado líquido das actividades da comunidade é um acréscimo na simbiose, na conservação de nutrientes, na estabilidade e no conteúdo de informação (Quadro 9-1, números 20 a 24). Como ficou enunciado no princípio desta secção, a estratégia global está dirigida no sentido de se alcançar uma estrutura orgânica tão grande e diversa quanto possível, dentro dos limites impostos pela

entrada de energia disponível e pelas condições físicas de existência predominantes (solo, água, clima, e assim por diante). À medida que os estudos das comunidades bióticas se vão tornando mais funcionais e sofisticados, vai-se ficando impressionado com a importância do mutualismo, parasitismo, predação, comensalismo e outras formas de simbiose examinadas no Capítulo 7. A associação entre espécies não aparentadas é especialmente digna de nota, por exemplo a que ocorre entre corais (celenterados) e algas ou entre micorrizas e árvores. Em muitos casos, pelo menos, as regulações bióticas do pastoreio, da densidade da população e da ciclagem de nutrientes proporcionam os principais mecanismos de retroação negativa que contribuem para a estabilidade no sistema maduro, por evitarem excessos e oscilações destrutivas. A questão intrigante é esta: os ecossistemas maduros envelhecem como acontece com os organismos? Por outras palavras, depois de um longo período de relativa estabilidade ou «maioridade», voltarão os ecossistemas a desenvolver um metabolismo não equilibrado e a tornar-se mais vulneráveis às doenças e a outras perturbações? Alguns exemplos daquilo que parecem constituir clímaxes «catastróficos» ou «cíclicos», citados na próxima secção, suportam porventura esta analogia entre o desenvolvimento do indivíduo e o da comunidade.

Embora a hipótese básica de que as espécies se substituem umas às outras num gradiente de sucessão, «dado que as populações tendem a modificar o ambiente físico construindo condições favoráveis para outras populações, até que seja alcançado o equilíbrio entre as partes biótica e abiótica» (ver «Enunciado» no princípio desta secção) seja certamente válida, poderá constituir uma simplificação excessiva, uma vez que se sabe presentemente muito pouco sobre a natureza química dos processos de desenvolvimento. Têm presentemente sido documentados casos vários ilustrativos de que algumas espécies não apenas tornam as condições favoráveis para outras como também criam realmente condições desfavoráveis para elas próprias, acelerando desta forma o processo de substituição. Por exemplo, as «infestantes» anuais pioneiras iniciais da sucessão de uma pradaria ou de um campo abandonado pela agricultura (campo velho) produzem frequentemente antibióticos que se acumulam no solo e inibem o crescimento das novas plantas nos anos seguintes. Whittaker (1970) fez a revisão destes estudos e daquilo que hoje se conhece acerca da natureza química dos reguladores.

## Exemplos

Se o desenvolvimento começa numa área que não tenha sido ocupada previamente por uma comunidade (como seja uma rocha ou uma superfície de areia de exposição recente, ou uma corrente de lava), o processo é conhecido por *sucessão primária*. Se o desenvolvimento da comunidade se processa numa área determinada

da qual haja sido removida uma comunidade (como um campo de cultura agrícola abandonado ou uma floresta abatida), o processo é designado apropriadamente por *sucessão secundária*. A sucessão secundária é usualmente mais rápida, uma vez que alguns organismos ou respectivos propágulos se encontram já presentes, e o território previamente ocupado é mais receptivo ao desenvolvimento da comunidade do que o são áreas estéreis. Ilustram-se nos Quadros 9-2 e 9-3, respectivamente, os desenvolvimentos primário e secundário. Como se ilustra na Figura 9-1, a sucessão primária tende a começar a um nível de produtividade mais baixo do que a sucessão secundária.

O primeiro exemplo, Quadro 9-2, ilustra uma sucessão ecológica primária de plantas e de certos componentes invertebrados da comunidade nas dunas do Lago Michigan. O Lago Michigan já foi muito maior do que é presentemente. Ao recuar para as fronteiras actuais, foi deixando dunas de areia sucessivamente mais novas. Dado que o substrato é de areia, a sucessão é lenta e encontra-se disponível uma série de comunidades de idades diferentes — etapas pioneiras nas margens do lago e etapas serais cada vez mais velhas à medida que uma pessoa se afasta da margem. Foi neste «laboratório natural da sucessão» que H. C. Cowles (1899) fez os seus estudos pioneiros sobre plantas e Shelford (1913) os estudos sobre a sucessão de animais. Olson (1958) voltou a estudar o desenvolvimento do ecossistema nestas dunas e facultou informação actualizada sobre ritmos e processos. Dada a intromissão da indústria pesada, os defensores da conservação vêem-se em dificuldades ao tentar preservar uma certa parte das «Dunas da Indiana»; o público deveria apoiar tais esforços, uma vez que estas áreas não têm apenas uma beleza natural inestimável de que podem gozar os habitantes dos centros urbanos, como constituem também um «laboratório de ensino» natural em que o «espectáculo visual» da sucessão ecológica é dramático.

As comunidades pioneiras das dunas consistem de ervas (*Ammophila*, *Agropyron*, *Calamovilfa*), de salgueiros, cerejeiras e choupos, e de animais como um coleóptero cincidelideo, aranhas buraqueiras e gafanhotos. A comunidade pioneira é seguida, como se ilustra, por comunidades de floresta, cada uma das quais apresenta mudanças nas populações animais. O desenvolvimento da comunidade, embora tenha começado num tipo de habitat muito seco e estéril, resulta como produto final numa floresta de faia e bordo, húmida e fria, em contraste com a duna nua. O solo fundo e rico em húmus, com minhocas da terra e caracóis, contrasta com a areia seca sobre a qual se desenvolveu. Assim, a duna original de areia relativamente inóspita é, por fim, completamente transformada por acção de uma sucessão de comunidades.

Nas dunas a sucessão é com frequência sustida nas etapas jovens, quando o vento acumula a areia sobre as plantas e a duna começa a mover-se cobrindo inteiramente no seu percurso a vegetação. Tem-se aqui um exemplo do efeito de

## Quadro 9-2

## Sucessão Ecológica Primária de Plantas e Invertebrados nas Dunas do Lago Michigan \*

Invertebrados nos Estratos do Terreno	ESTADOS SERAIS				Floresta Climax de Faia-Bordo
	Choupo e Gramínea de Praia	Floresta de Pinus banksiana	Floresta Seca de Black Oak	Floresta Húmida de Carvalho e de Carvalho-Cária	
Insecto cicindelídeo ( <i>Cicindela lepida</i> )	**				
Aranha ( <i>Trochosa cinerea</i> )	**				
Gafanhoto ( <i>Trimerotropis maritima</i> )	**				
Tetigoniídeo ( <i>Psinidia fenestralis</i> )	**	**			
Aranha ( <i>Geolycosa pikei</i> )	**	**			
Vespa ( <i>Bembex e Microbembex</i> )	**	**			
Insecto cicindelídeo ( <i>C. scutellaris</i> )		**			
Formiga ( <i>Lasius niger</i> )		**			
Gafanhoto migrador ( <i>Melanoplus</i> )		**			
Gafanhotos ( <i>Ageneotettix e Spharagemon</i> )		**			
Vespa ( <i>Sphex</i> )		**	**		
Formiga leão ( <i>Cryptoleon</i> )			**		
Cerádideo ( <i>Neuroctenus</i> )			**		
Gafanhotos (seis espécies ainda não referidas)			**		
Alfinetes ( <i>Elateridae</i> )			**	**	**
Caracol ( <i>Mesodon thyroides</i> )			**	**	**
Insecto cicindelídeo ( <i>C. sexguttata</i> )				**	**
Diplópodes ( <i>Fontaria e Spirobolus</i> )				**	**
Quilópodes ( <i>Lithobius, Geophilus, Lysiopetalum</i> )				**	**
Falso grilo ( <i>Centhophilus</i> )				**	**
Formigas ( <i>Camponotus, Lasius umbratus</i> )				**	**
Insectos passalídeos ( <i>Passalus</i> )				**	**
Bichos de conta ( <i>Porcellio</i> )				**	**
Minhocas ( <i>Lumbricidae</i> )				**	**
Baratas ( <i>Blattidae</i> )				**	**
Gafanhoto tetigídeo ( <i>Tettigidae</i> )				**	**
Melgas ( <i>Tipulidae</i> )				**	**
Caracóis da floresta (7 espécies não encontradas nas fases prévias)					**

\* De Shelford, 1913. É listado um pequeno número de invertebrados para ilustrar o padrão geral de mudança; para uma mais completa listagem vejam-se os seus quadros L a LV.

paragem ou de inversão por acção de perturbações «alogénicas», de que se falou na explicação geral da secção anterior. Eventualmente, contudo, à medida que a duna vai penetrando, torna-se estabilizada e as ervas pioneiras e as árvores voltam outra vez a estabelecer-se. Olson (1958), utilizando os métodos modernos de determinação de idade pelo carbono, avaliou serem necessários cerca de 1000 anos para alcançar uma floresta clímax nas dunas do Lago Michigan. (Contrasta-se isto com a «sere» de 200 anos do desenvolvimento secundário apresentado nas Figuras 9-3 e 9-4). Aquele autor também salienta que uma floresta de faia e bordo poderá apenas ser alcançada em locais húmidos, e que uma floresta de carvalhos poderá constituir a etapa terminal em encostas mais elevadas ou expostas. (Os clímaxes topográficos serão discutidos mais adiante na Secção 2).

O segundo exemplo ilustra como as alterações em aves residentes (Quadro 9-3) são análogas às das plantas dominantes na sucessão secundária que segue o abandono dos campos de cultura, em terras altas no sueste dos Estados Unidos da América (Figura 9-4). Note-se que a alteração mais pronunciada nas populações de aves ocorre à medida que se vai alterando a forma de vida das plantas dominantes (ervas, arbustos, pinheiros e folhosas). Nenhuma espécie de ave ou de planta é capaz de prosperar de um extremo da «sere» até ao outro; as espécies atingem o seu máximo em pontos diferentes no gradiente temporal. Embora as plantas sejam os organismos mais importantes que produzem alterações, as aves não são de modo algum agentes inteiramente passivos na comunidade, uma vez que as plantas dominantes principais das etapas de arbustos e de arbóreas folhosas dependem das aves ou de outros animais no que se refere à dispersão de sementes por novas áreas. O resultado final, ou clímax, é uma floresta de carvalho e cária, em vez da floresta de faia e bordo como no exemplo anterior, dadas as diferenças no clima regional. Keever (1950) mostrou que a matéria orgânica e os detritos produzidos pelas herbáceas do género *Erigeron*, dominantes no primeiro ano, inibem fortemente o crescimento da própria espécie no ano 2 (ver Figura 9-4, um diagrama de barras) acelerando assim a sua substituição pelas do género *Aster*. A provável ocorrência muito espalhada desta sucessão de «indução química» foi mencionada na secção anterior. Em resumo, embora o clima e outros factores físicos regulem a composição das comunidades e determinem o clímax, são as próprias comunidades que desempenham o papel principal na produção da sucessão.

A sucessão secundária das plantas é quase tão notável nas regiões de pradaria como nas florestas, muito embora apenas estejam envolvidas plantas herbáceas. Em 1917, Shantz descreveu a sucessão nas pistas abandonadas utilizadas pelos pioneiros que atravessaram as pradarias do centro e do oeste dos Estados Unidos da América, tendo sido desde então descrita várias vezes virtualmente a mesma sequência. Embora as espécies variem geograficamente, mantém-se por toda a parte o mesmo padrão. Este envolve quatro etapas sucessivas: (1) etapa de infestante anual (de 2

## Quadro 9-3

Distribuição de Aves Passeriformes numa Sere Secundária de Terras Altas,  
na Região de Piedmont, Geórgia \*

Plantas Dominantes Idade em Anos da Area Estudada Espécies de Aves (apresentando uma densidade de 5 ou mais numa dada fase)†	Ervas não Gramíneas		Gramíneas		Floresta de Pinheiro				Climax de Carvalho-Cária
	1-2	2-3	15	20	25	35	60	100	150-200
<i>Ammodramus savannarum</i>	10	30	25						
<i>Sturnella magna</i>	5	10	15	2					
<i>Spizella pusilla</i>			35	48	25	8	3		
<i>Geothlypis tricas</i>			15	18					
<i>Icteria virens</i>			5	16					
<i>Richmondia cardinalis</i>			5	4	9	10	14	20	23
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>			5	8	13	10	15	15	
<i>Aimophila aestivalis</i>				8	6	4			
<i>Dendroica discolor</i>				6	6				
<i>Vireo griseus</i>				8		4	5		
<i>Dendroica pinus</i>					16	34	43	55	
<i>Piranga rubra</i>					6	13	13	15	10
<i>Thyothorus ludovicianus</i>						4	5	20	10
<i>Parus carolinensis</i>						2	5	5	5
<i>Poliophtila melanura</i>						2	13		13
<i>Sitta pusilla</i>							2	5	
<i>Contopus sp.</i>							10	1	3
Espécie da fam. Trochilidae							9	10	10
<i>Parus bicolor</i>							6	10	15
<i>Vireo flavifrons</i>							3	5	7
<i>Wilsonia citrina</i>							3	30	11
<i>Vireo olivaceus</i>							3	10	43
<i>Dendrocopos villosus</i>							1	3	5
<i>Dendrocopos pubescens</i>							1	2	5
<i>Myarcus tyrannulus</i>							1	10	6
<i>Hylocichla mustelina</i>							1	5	23
<i>Coccyzus americanus</i>								1	9
<i>Mnotilta varia</i>									8
<i>Oporonis formosus</i>									5
<i>Empidonax virescens</i>									5
Totais: (incluindo espécies raras atrás não listadas)	15	40	110	136	87	93	158	239	288

\* Segundo Johnston e E. P. Odum (1956). Os números indicam territórios ocupados ou casais estimados por 100 acres.

† Por densidade, as espécies «dominantes» para cada fase são as seguintes:

1. Fase de ervas não gramíneas e gramíneas: *Ammodramus savannarum* e *Sturnella magna*.
2. Fase de gramíneas-arbustos: *Spizella pusilla*, *Geothlypis tricas* e *Sturnella magna*.
3. Floresta de pinheiro nova (25-60 anos): *Dendroica pinus*, *Pipilo erythrophthalmus* e *piranga rubra*.
4. Floresta de pinheiro madura (com andar inferior de folhosas bem desenvolvido): *Dendroica pinus*, *Thyothorus ludovicianus*, *Wilsonia citrina* e *Richmondia cardinalis*.
5. Clímax de carvalho-cária: *Vireo olivaceus*, *Hylocichla mustelina* e *Richmondia cardinalis*.

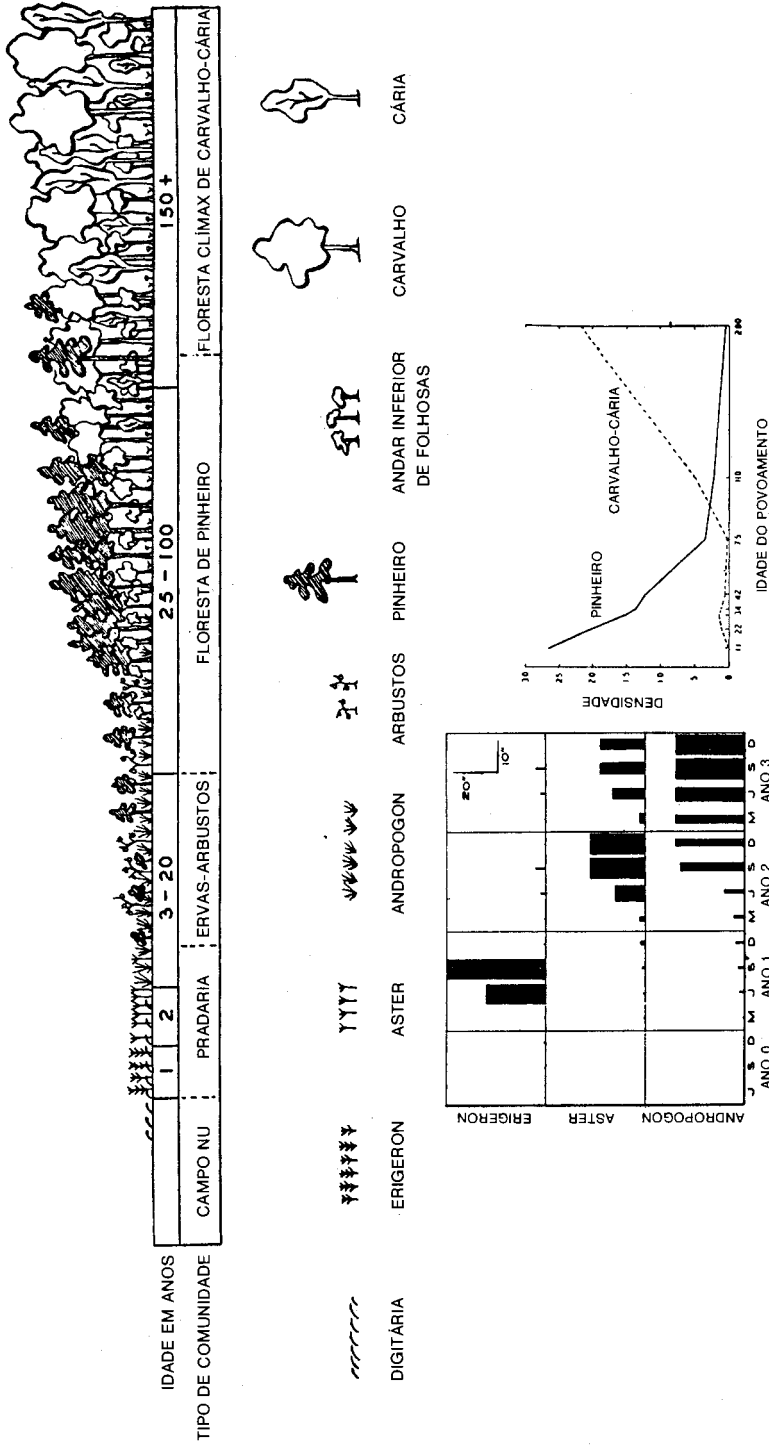


Figura 9-4. Sucessão secundária na região de «piedmont» do sudeste dos Estados Unidos da América. As principais plantas dominantes da «sere» da terra alta que se sucedem ao abandono da terra de cultura (algodão, milho, etc.) estão apresentadas de uma forma figurativa no diagrama superior (Segundo E. P. Odum). Os gráficos inferiores contêm dados quantitativos. À esquerda, está representada a dimensão relativa das três plantas pioneiras que alcançam a dominância em anos sucessivos, a saber, espécies dos generos *Leptilon*=*Erigeron*, *Aster* e *Andropogon* (Segundo Keever, 1950), indicando-se à direita a gradual passagem do pinheiro para a dominância das folhosas (segundo Oosting, 1942). No diagrama à esquerda, indicando a dimensão relativa das três plantas, a altura das colunas representa a altura das plantas em polegadas, e a largura das colunas o diâmetro relativo dos caules. No diagrama à direita, os dados de densidade são o número por 100 m<sup>2</sup>.

a 5 anos), (2) etapa de gramínea de vida curta (de 3 a 10 anos), (3) etapa de gramínea perene temporã (de 10 a 20 anos) e (4) etapa de gramínea clímax (atingida entre os 20 e os 40 anos). Assim, partindo de um terreno nú ou arado, são necessários de 20 a 40 anos para a natureza aí «construir» uma pradaria clímax, dependendo o tempo dos efeitos limitantes da humidade, do pastoreio, etc. Uma série de anos secos ou o sobrepastoreio faz com que a sucessão retroceda no sentido da etapa de planta anual infestante; o grau de retorno depende da severidade do efeito.

Tem sido produzida uma terminologia muito ampla e especializada durante várias décadas para descrever a sucessão ecológica terrestre. Muitos dos termos foram propostos originalmente por Frederic E. Clements na sua monografia pioneira sobre a sucessão vegetal (1916) e seus subsequentes trabalhos e livros volumosos. Como acontece, com frequência, na fase descritiva inicial da ciência, muitos destes termos não contribuem grandemente para a compreensão dos processos envolvidos. Consequentemente, pode deixar-se a maior parte desses termos para que o estudante avançado os analise e decida se deverão ou não ser mantidos.

A sucessão é, por igual, tão aparente nos habitats aquáticos como nos terrestres. Contudo, tal como já se destacou, o processo de desenvolvimento da comunidade em ecossistemas de águas pouco profundas (lagoas, lagos pequenos e águas costeiras) é usualmente complicado pelas fortes entradas de materiais e de energia que podem acelerar, deter ou inverter o curso normal do desenvolvimento da comunidade. Assim, as pequenas lagoas formadas entre as dunas criadas pelo recuo do Lago Michigan (ver Quadro 9-2) depressa se enchem com matéria orgânica e sedimentos e se transformam num substrato em que continuará uma sucessão terrestre. A natureza complexa de tais alterações pode ser mais facilmente observada em lagoas artificiais ou em lagos represados. Quando se cria um reservatório inundando um solo rico, ou uma área com uma grande quantidade de matéria orgânica (como acontece quando uma área florestada é inundada), a primeira etapa de desenvolvimento consiste numa fase de «floração» altamente produtiva, caracterizada por rápida decomposição, elevada actividade microbiana, nutrientes abundantes, baixo teor de oxigénio no fundo, embora, com frequência, com um rápido e vigoroso crescimento de peixe. O pescador fica muito feliz com esta etapa! Porém, quando os nutrientes armazenados são dispersados e o alimento acumulado utilizado, o reservatório estabiliza a um índice de produtividade mais baixo, a uma maior quantidade de oxigénio bêntico, e a produções mais baixas de peixe. Os pescadores ficam infelizes com esta etapa! Caso a bacia de alimentação seja bem protegida por vegetação madura, ou se os solos dessa bacia forem inférteis, então a etapa estabilizada pode permanecer por algum tempo — uma espécie de «clímax». Contudo, a erosão e as entradas de nutrientes aceleradas pelo homem produzem, como regra, uma série contínua de «estados transitórios» até que a bacia de



recepção se encha. Certamente, as albufeiras em bacias de alimentação empobrecidas ou em locais primitivos estéreis exibirão um padrão inverso de baixa produtividade à partida. A incapacidade de reconhecer a natureza básica da sucessão ecológica e as relações entre a bacia de alimentação e o represamento tem determinado muitos insucessos e desapontamentos nas tentativas feitas pelo homem para manter tais ecossistemas artificiais. Como se descreverá na Secção 3 deste capítulo, os sistemas de água pouco profunda podem ser levados à «estabilidade de pulsação» pela alta energia correspondente a oscilações no nível da água.

Pelo facto dos oceanos se encontrarem, de um modo geral, num estado estável, e pelo facto de terem estado estabilizados química e biologicamente durante séculos, os oceanógrafos não se têm dedicado à sucessão ecológica. Contudo, com a poluição a ameaçar perturbar o equilíbrio, a interacção dos processos autogénicos e alogénicos atrairá, certamente, maior atenção por parte dos cientistas marinhos. Os estudos nas águas costeiras já contribuíram para a teoria, como ilustra o já citado importante trabalho de Margalef. Num outro trabalho Margalef (1967a) resumiu as suas observações sobre as alterações que têm lugar num gradiente de sucessão em colunas de água costeira, como se segue:

1. Aumenta entre o fitoplâncton a dimensão média da célula e a abundância relativa das formas móveis.

2. A produtividade, ou a taxa de multiplicação, decresce.

3. A composição química do fitoplâncton, como é exemplificado pelos pigmentos vegetais, altera-se.

4. A composição do zooplâncton passa de animais que se alimentam por filtração, passivos, para caçadores mais activos e selectivos em resposta à passagem de numerosas pequenas partículas de alimento suspensas a um alimento mais escasso, concentrado em unidades maiores e disperso num ambiente mais organizado (estratificado).

5. Nas últimas etapas da sucessão a transferência total de energia pode baixar, embora a sua eficiência pareça melhorada (este tipo de eficiência foi analisado no Capítulo 3, página 119).

A sucessão de organismos nos substratos tem sido objecto de grande atenção, dada a importância prática da «incrustação» nos cascos dos navios e nos pilares pelos crustáceos balanídeos e outros organismos marinhos sésseis. Estudos realizados nas águas marinhas também têm suportado a *teoria da sucessão «ectócrina»* (ver página 48 para explicação deste termo), que sustenta que as excreções orgânicas de um conjunto de populações estimula a substituição por outro conjunto delas (ver Smayda, 1963).

Um exemplo final, o de uma sucessão heterotrófica numa cultura de infusão de feno, foi retirado das experiências clássicas de Woodruff. Quando se permite a manutenção de um meio de cultura resultante da fervura de feno, desenvolve-se

uma próspera cultura activa de bactérias. Caso se junte, nessa altura, um pouco de água de lagoa (contendo material de propagação de vários protozoários) ocorre, como Woodruff verificou, uma sucessão definida de populações de protozoários com dominantes sucessivos, como se ilustra na Figura 9-5. Nesta situação a energia é máxima ao princípio e depois declina. A menos que se adicione um novo meio, ou se produza um regime autotrófico, o sistema acaba eventualmente por esgotar-se e todos os organismos morrem ou passam a estados de repouso (esporos, quistos, etc.). Isto é muito diferente das sucessões autotróficas descritas nos exemplos anteriores, em que a corrente de energia é mantida indefinidamente. O microcosmo de infusão de feno constitui um bom modelo para o tipo de sucessão que ocorre nos troncos em putrefacção, nos cadáveres dos animais, nas bolas fecais, e nas etapas secundárias do tratamento de esgotos urbanos. Pode também considerar-se um modelo para a sucessão «encosta abaixo» que deve ser associada à exploração humana dos combustíveis fósseis! Em todos estes exemplos está a tratar-se com uma série de etapas transitórias num gradiente de energia decrescente sem possibilidade de ser alcançado um estado estável.

As sucessões heterotróficas e autotróficas podem combinar-se num modelo de microecossistema de laboratório, caso se adicionem amostras de um sistema derivado a um meio enriquecido com matéria orgânica. Gordon e colaboradores (1969) des-

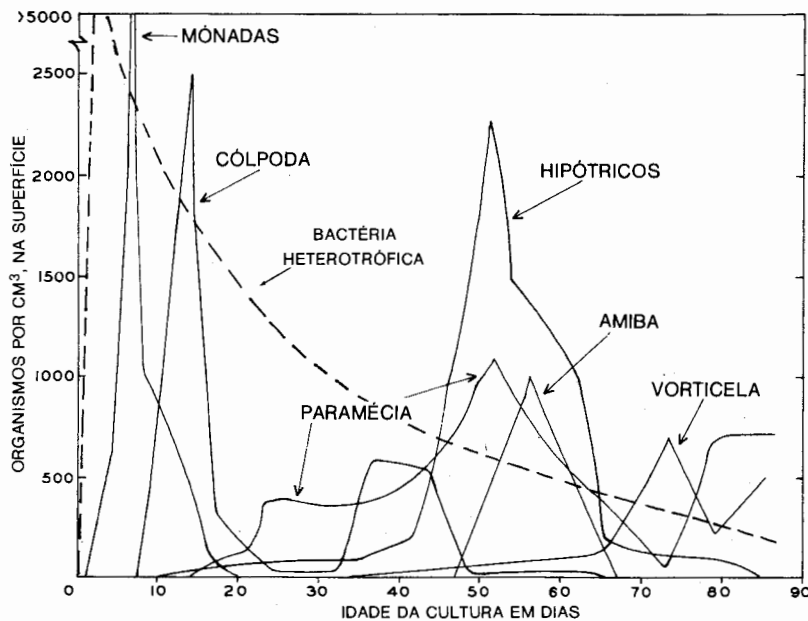


Figura 9-5. Sucessão numa cultura de infusão de feno com dominância de sucessivas espécies. É um exemplo de laboratório de sucessão heterotrófica. (Segundo Woodruff, 1912, com adição de curva hipotética para bactérias heterotróficas.)

creveram a sucessão num sistema deste tipo e mediram a corrente de energia. O sistema começa em primeiro lugar por ficar «turvo» enquanto ocorre a «floração» das bactérias heterotróficas, tornando-se depois verde brilhante quando os nutrientes e as substâncias de crescimento (especialmente a vitamina tiamina), de que as algas carecem, são libertadas pelas actividades das bactérias. Este é, por certo, um bom modelo da eutroficação cultural.

## 2. CONCEITO DE CLÍMAX

### Enunciado

A comunidade final ou estável numa série de desenvolvimento («sere») é a comunidade clímax; é autopertetuável e está em equilíbrio com o habitat físico. Presumivelmente, numa comunidade clímax, em contraste com uma comunidade em desenvolvimento ou outra instável, não há acumulação anual líquida de matéria orgânica. Isto é, a produção anual e a importação estão equilibradas com o consumo anual da comunidade e a exportação (ver Figuras 9-1 e 9-2). Para uma dada região é conveniente, se bem que um tanto arbitrário, reconhecer (1) um só *clímax climático*, que está em equilíbrio com o clima geral, e (2) um número variável de *clímaxes edáficos*, que são modificados por condições locais de substrato. O primeiro é a comunidade teórica para a qual tende todo o desenvolvimento em matéria de sucessão numa dada região; realiza-se onde as condições físicas do substrato não são tão extremas que modifiquem os efeitos do clima regional predominante. A sucessão termina num clímax edáfico ali onde a topografia, o solo, a água, o fogo e outras perturbações são tais que o clímax climático não se pode desenvolver.

### Explicação e Exemplos

É geralmente aceite, como baseada numa observação e numa teoria seguras, a hipótese de que o desenvolvimento autogénico produz eventualmente uma comunidade estável. Tem havido, porém, duas escolas quanto à interpretação. De acordo com a ideia de «monoclímax», qualquer região apenas tem um clímax para o qual todas as comunidades se vão desenvolvendo, embora lentamente. De acordo com a ideia de «policlímax», não é realístico assumir que todas as comunidades de uma dada região climática terão um igual termo quando as condições do habitat físico não são de nenhum modo uniformes. Nem todos os habitats estão em condições de serem modelados a um nível comum pela comunidade dentro de um período ra-

zoável de tempo, medido que seja este em termos da duração da vida humana (ou de um pequeno número de múltiplos desta!). Um bom compromisso entre estes dois pontos de vista consiste em reconhecer um único clímax climático teórico e um número variável de clímaxes edáficos, dependendo da variação no substrato. Como se indicou no Capítulo 7, a análise de situações complexas à luz de «constantes» e «variáveis» constitui o procedimento seguro. Assim, o clímax climático é a constante teórica com a qual se podem comparar as condições observadas. O grau de desvio, se existe, para o clímax teórico pode ser medido e os factores responsáveis pelo desvio podem ser mais facilmente determinados quando existe um «diapásão» básico disponível para comparação. Uma das justificações importantes para a preservação de áreas selvagens é a de que deviam estar disponíveis, em cada região geográfica principal clímaxes naturais, susceptíveis de serem comparados com as paisagens alteradas pelo homem.

Pode-se ilustrar melhor estes conceitos através de um exemplo específico. Apresentam-se na Figura 9-6 situações topográficas no sul do Ontário e as comunidades bióticas estáveis associadas com as várias situações físicas. Nas áreas planas ou moderadamente onduladas, onde o solo é bem drenado embora húmido, observa-se que a etapa terminal da sucessão é uma comunidade de bordo e faia (sendo a espécie *Acer saccharum* e a faia as plantas dominantes). Dado que este tipo de comunidade se observa, uma e outra vez, na região onde a configuração do terreno e a drenagem são moderadas, a comunidade de bordo e faia é considerada como o clímax normal, não modificado, da região. Onde o solo se mantém húmido ou mais seco do que o normal (não obstante a acção das comunidades), ocorre, como se indica, uma comunidade final um tanto diferente. Verificam-se desvios para o clímax climático ainda maiores nas vertentes inclinadas expostas a sul, onde o microclima é mais quente, ou nas vertentes norte e nas ravinas profundas, onde o microclima é mais frio (ver Figura 5-19, página 218, que ilustra a amplitude de tais diferenças). Estes últimos clímaxes assemelham-se com frequência a clímaxes climáticos que se encontram mais a sul ou a norte, respectivamente. Assim, como se ilustra na Figura 9-6, tem-se o clímax climático onde o clima local e os solos são normais, e vários clímaxes edáficos associados a combinações diferentes de climas e de drenagens modificadas.

Teoricamente, uma comunidade de carvalho e cária em solo seco, por exemplo, poderá, se for dado um tempo indefinido, incrementar gradualmente o teor orgânico do solo e reforçar as suas propriedades de retenção de humidade, dando assim eventualmente lugar à comunidade de bordo e faia. Na realidade, não se sabe se isto poderá ou não ocorrer, uma vez que se dispõe de uma prova limitada de uma tal alteração e uma vez que não têm sido feitos registos, provavelmente necessários, de áreas inalteradas durante muitas gerações humanas. Em contraste, uma comunidade de bordo e faia poderá desenvolver-se em situações favoráveis em 200

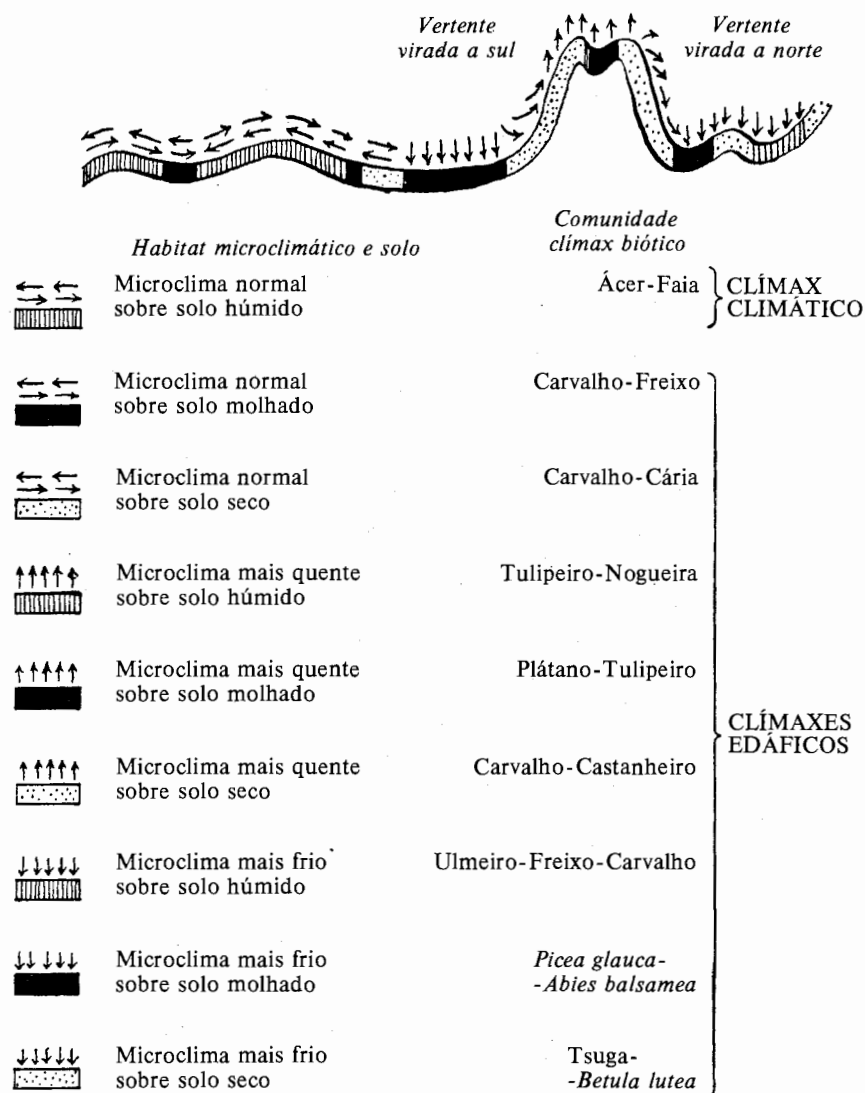


Figura 9-6. Clímax climático e climaxes edáficos no sul do Ontário. (Simplificado a partir de Hills, 1952.)

anos ou menos, mesmo partindo de um campo lavrado! Começando com condições físicas severas, como por exemplo uma encosta declivosa ou uma ravina profunda, parece provável que as comunidades bióticas nunca venham a ser capazes de superar os «obstáculos», nem que o clímax climático venha a ser alcançado. Em qualquer caso, é mais prático considerar as comunidades em tais situações como climaxes edáficos que permanecerão quase estáveis em termos do ciclo de vida do homem,

e provavelmente até que haja uma alteração no clima regional ou uma alteração geológica no substrato. Por outras palavras, a questão dos climaxes climático e edáfico reconduz ao ponto destacado na secção anterior. O processo ordenado de alterações, que ficou definido como sucessão ecológica, provém de alterações no ambiente provocadas pelos próprios organismos. Quanto mais extremo for o substrato físico, mais difícil se torna a modificação do ambiente e mais provável será que o desenvolvimento da comunidade se detenha (ou pelo menos se reduza a um imperceptível «arrastamento») sem que se alcance uma condição de equilíbrio com o clima regional.

Na Figura 9-7 apresenta-se um exemplo espectacular de um clímax controlado por condições especiais de solo. Numa certa área da costa norte da Califórnia ocorrem florestas de sequóia gigante lado a lado com florestas anãs de árvores delgadas, enfezadas. Como se ilustra na figura, o mesmo substrato de arenito suporta ambas as florestas, embora a floresta anã ocorra quando uma camada dura e impermeável, próximo da superfície, restringe grandemente o desenvolvimento das raízes, bem como o movimento da água e nutrientes. A vegetação que atinge um equilíbrio, ou clímax, condicionado por esta situação especial onde está ausente a camada impermeável e dura, é inteiramente distinta quanto a composição em espécies e estrutura das áreas adjacentes.

A ideia de *clímax catastrófico* ou *clímax cíclico* constitui um interessante conceito de clímax. A vegetação do chaparral da Califórnia (ver Figura na página 58) pode considerar-se como um exemplo. O desenvolvimento biótico dá como resultado um clímax de arbustos que é especialmente vulnerável à «catástrofe», neste caso o fogo que remove não apenas a vegetação madura mas igualmente os antibióticos que esta produz. Segue-se um rápido desenvolvimento de vegetação herbácea até que a dominância dos arbustos seja restabelecida. Este tipo de ecossistema tem, então, um clímax natural cíclico controlado pela interacção do fogo e dos antibióticos (ver Capítulo 7, página 364). Um outro exemplo é dado pela floresta de píceas, na qual erupções periódicas de lagartas do gomo matam um grande número de árvores maduras, provocando um crescimento vigoroso das árvores novas que em grande parte não são danificadas. McDonald (1965) crê que a píceas e a lagarta do gomo formam um sistema natural que se autoperpetua, e que as tentativas para controlar as eclosões com insecticidas constitui um esforço desperdiçado, mais prejudicial do que útil (ver página 319).

As regiões variam consideravelmente quanto à percentagem da área que é capaz de suportar comunidades de clímax climático. Nos solos fundos das planícies centrais os primeiros colonizadores encontraram uma grande proporção da terra coberta com um clímax de pradaria. Em contraste, na planície arenosa costeira mais baixa, «geologicamente nova», do sueste o clímax climático (uma floresta sempre-verde de folhosas) foi originalmente tão rara como é hoje (ver também páginas 616 a

620). Em contraste, os oceanos, que ocupam bacias geologicamente antigas, podem considerar-se como num clímax estável no que respeita ao desenvolvimento da comunidade, como já se referiu.

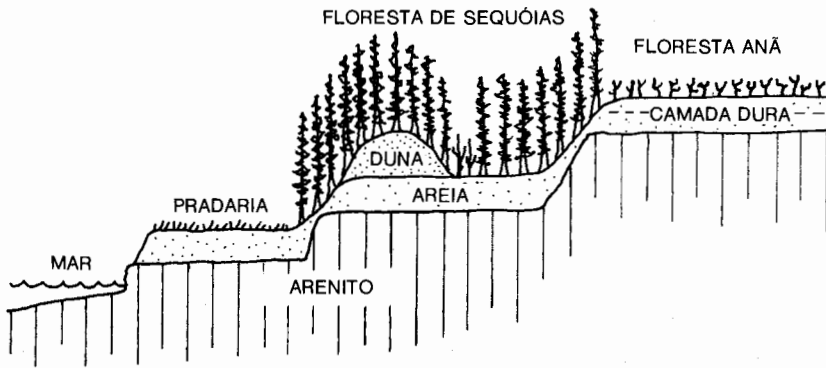


Figura 9-7. Clímaxes edáficos na costa do norte da Califórnia (região de Mendocino). Embora o material originário (horizonte C) seja o mesmo (depósitos de praia e arenito), crescem lado a lado florestas de grandes sequóias e de coníferas anãs, em terraços marítimos adjacentes. A natureza raquítica da floresta anã deve-se a um horizonte B, constituído por uma camada dura cimentada com ferro (surraipa), localizado a cerca de 45 cm de profundidade. O solo acima da camada dura impermeável é extremamente ácido (pH 2,8 a 3,9) e pobre em Ca, Mg, K, P e outros nutrientes. Pelo menos um dos pinheiros pigmeus dominantes é um ecótipo (ver página 173) especialmente adaptado a esta condição extrema de solo. (Segundo Jenny Arkley e Schultz, 1969.)

Usualmente, a composição em espécies tem sido utilizada como um critério para determinar se uma dada comunidade é ou não clímax. Contudo, só isto não constitui com frequência um bom critério, dado que a composição em espécies pode sofrer alterações apreciáveis, em resposta a estações e a flutuações no estado do tempo, de curto prazo, mesmo que o ecossistema no seu conjunto permaneça estável. Como já se indicou, a razão P/R, ou outro critério funcional, pode proporcionar um melhor índice. Serão igualmente úteis vários índices estatísticos, por exemplo, índices de pigmentação (ver página 96), tempos de renovação (maiores no clímax do que nas etapas de desenvolvimento), coeficientes de variação, índices de semelhança e outros indicadores de estabilidade.

O homem tem, certamente, muito que ver com o progresso da sucessão e a realização dos clímaxes. Quando uma comunidade estável, que não é o clímax climático ou edáfico do local em questão, é mantida pelo homem ou pelos seus animais domésticos, pode designar-se convenientemente como um *disclímax* (= clímax de *distúrbio*) ou *subclímax antropogénico* (= produzido pelo homem). Por exemplo, o sobrepastoreio pelo gado pode produzir uma comunidade de deserto de arbustos *Larrea tridentata*, *Prosopis* sp. e cactos onde o clima local permitiria que se mantivesse

a pradaria. A comunidade de deserto será o disclímax, a pradaria o clímax climático. Neste caso a comunidade de deserto constitui prova de um mau ordenamento humano, ao passo que a mesma comunidade de deserto numa região com um verdadeiro clima de deserto seria um estado natural. Uma combinação interessante de clímaxes edáficos e de distúrbio ocupa áreas extensas na região de pradaria da Califórnia, onde espécies anuais introduzidas substituíram, quase inteiramente, as espécies indígenas. Num estudo intensivo destas pradarias, McNaughton (1968) observou que a biomassa, a produtividade, as relações entre predomínio e diversidade e a composição florística em comunidades estabilizadas em solos de arenitos diferiam acentuadamente daquelas que ocorriam em solos de serpentina, que têm um teor muito baixo em cálcio e muito alto em magnésio (ver página 177).

Os ecossistemas agrícolas que têm permanecido estabilizados durante longos períodos de tempo podem certamente ser considerados como clímaxes (ou disclímaxes, caso se prefira). Infelizmente, muitos sistemas culturais, especialmente como são correntemente administrados nos trópicos ou nos desertos irrigados, não são de nenhum modo estáveis, uma vez que estão sujeitos à erosão, à lixiviação, à acumulação de sais e a eclosões de pragas. Como já foi referido, a manutenção de uma produtividade alta em tais ecossistemas requer um «subsídio» crescente por parte do homem. Na próxima secção voltar-se-á ao assunto.

### **3. IMPORTÂNCIA DA TEORIA DO DESENVOLVIMENTO DO ECOSISTEMA PARA A ECOLOGIA HUMANA**

#### **Enunciado**

Os princípios do desenvolvimento do ecossistema interferem grandemente nas relações entre o homem e a natureza, dado que a estratégia da «máxima protecção» (isto é, de tentar atingir o máximo apoio da estrutura complexa de biomassa), que caracteriza o desenvolvimento ecológico, entra com frequência em conflito com o objectivo do homem da «máxima produção» (tentativa de obter a mais alta produção possível). O reconhecer a base ecológica para este conflito entre o homem e a natureza constitui um primeiro passo no estabelecimento de uma política racional de utilização da terra.

#### **Explicação**

A Figura 9-2 representa um conflito básico entre as estratégias do homem e da natureza. As relações de «tipo floração», como as exibidas pelo microcosmo



de 30 dias ou pela floresta de 30 anos, ilustram a ideia actual do homem sobre a forma como a natureza deveria ser dirigida. Por exemplo, o objectivo da agricultura ou da silvicultura intensiva, como agora se pratica usualmente, consiste em alcançar altas taxas de produção dos produtos prontamente colhíveis, deixando acumular-se no campo uma pequena massa permanente — por outras palavras, uma eficiência P/B alta. A estratégia da natureza, por outro lado, como os resultados dos processos da sucessão deixaram ver, é dirigida no sentido da eficiência inversa — uma alta razão B/P, como está ilustrado na Figura 9-2 pela relação constante do lado direito. O homem tem-se preocupado em obter do campo tanta «produção» quanta possível, desenvolvendo e mantendo tipos de ecossistemas de fases jovens do processo da sucessão, usualmente monoculturas. Porém o homem não vive, certamente, apenas de alimento e de fibras; também carece de uma atmosfera equilibrada quanto a  $\text{CO}_2\text{-O}_2$ , o amortecedor climático proporcionado pelos oceanos e pelas massas da vegetação, e de água limpa (isto é, não produtiva) para os usos cultural e industrial. Muitos dos recursos essenciais para o ciclo de vida, para não mencionar as necessidades de recreio e estéticas, proporcionam-nos melhor ao homem as paisagens menos «produtivas». Por outras palavras, a paisagem não é apenas um depósito de abastecimento mas também a *oikos* — a casa — na qual o homem tem de viver. Até há pouco tempo a humanidade tinha por garantidas as trocas gasosas, a purificação da água, a ciclagem de nutrientes e outras funções protectoras dos ecossistemas de automanutenção, isto é, até que o número de humanos e as manipulações por estes feitas do ambiente se tornaram suficientemente grandes para afectar os equilíbrios regional e global. A paisagem mais agradável e certamente a mais segura para viver é a que contém uma variedade de culturas, florestas, lagos, cursos de água, bordaduras de vias de comunicação, sapais, costas e «locais de resíduos» — por outras palavras, uma mistura de comunidades de idades geológicas diferentes. Enquanto indivíduos, os homens rodeiam mais ou menos instintivamente as suas casas com elementos de protecção não comestíveis (árvores, arbustos, relva), ao mesmo tempo que se esforçam para extrair alqueires complementares das respectivas searas. Toda a gente considera a seara como uma coisa boa, certamente, embora a maior parte dos homens não desejasse nela viver, e seria com certeza um suicídio cobrir toda a área terrestre da biosfera com searas, dado que numa tal situação a oscilação entre a população alta e o fracasso seria severa.

Uma vez que é impossível maximizar no mesmo ecossistema usos em conflito, duas soluções possíveis para o dilema surgem naturalmente. Poder-se-á tentar continuamente um compromisso entre a quantidade da produção e a qualidade do espaço vital, ou pode-se planear deliberadamente realizar a compartimentação da paisagem por tal forma que se mantenham, simultaneamente, tipos altamente produtivos e tipos predominantemente de protecção como unidades separadas submetidas a

diferentes estratégias de ordenamento (estratégias variando, por exemplo, do cultivo intensivo, por um lado, ao ordenamento das áreas abandonadas, por outro). Se a teoria do desenvolvimento do ecossistema é válida e aplicável ao planeamento, então a estratégia do chamado uso-múltiplo, sobre a qual tanto se ouve falar, apenas funcionará através de um ou de ambos estes métodos, uma vez que na maior parte dos casos os múltiplos usos projectados entram em conflito uns com os outros. É, assim, apropriado examinar alguns exemplos das estratégias de compromisso e de compartimentação.

### **Estabilidade da Pulsação**

Uma perturbação física imposta do exterior, mais ou menos regular embora aguda, pode manter um ecossistema num dado ponto intermédio na sequência do desenvolvimento, daí resultando, por assim dizer, um compromisso entre a juventude e a maturidade. Constitui bom exemplo aquilo que se poderá designar por «ecossistema de nível de água oscilante». Os estuários, e as zonas de maré em geral, são mantidos num estado jovem relativamente fértil pelas marés, que proporcionam a energia para uma ciclagem rápida de nutrientes. Do mesmo modo, os pântanos de água doce, como os Everglades da Florida, são mantidos numa fase jovem da sucessão pelas flutuações estacionais nos níveis de água. A baixa da estação seca acelera a decomposição aeróbia da matéria orgânica acumulada, libertando nutrientes que, com a nova subida da água, suportam um surto na produtividade durante a estação húmida. As biológicas de muitos organismos estão intimamente associadas com esta periodicidade. A cegonha silvestre, por exemplo, cria quando os níveis de água se encontram baixos, e o peixe pequeno de que se alimenta fica concentrado e é facilmente capturado nos pegos que vão secando. Se o nível da água permanece elevado durante a estação seca usual ou se acontece não subir na estação húmida, a cegonha não nidifica (Kahl, 1964). Estabilizar os níveis da água nos Everglades por intermédio de diques, comportas e represas, como agora advogam alguns, seria, na opinião do autor, destruir mais do que conservar os Everglades, tal como agora se conhecem, tão seguramente como o seria a sua completa drenagem. Sem abaixamentos de nível e fogos periódicos, as bacias pouco profundas ficariam repletas de matéria orgânica e a sucessão processar-se-ia da situação presente de lagoa e pradaria para a de chaparral ou floresta de pântano.

É estranho que o homem não reconheça facilmente a importância das alterações periódicas no nível de água numa situação natural como a dos Everglades, quando pulsações similares constituem a base para alguns dos seus sistemas mais duradouros de cultivo de alimento. O enchimento e a drenagem alternados de

As lagoas têm constituído um procedimento corrente na piscicultura durante séculos na Europa e no Oriente. O método do alagamento, drenagem e arejamento do solo na cultura do arroz constitui um outro exemplo. A cultura do arroz representa, assim, o sistema cultivado análogo ao pântano natural ou ao ecossistema da zona de maré.

O fogo é um outro factor cuja periodicidade tem sido de vital importância para o homem e a natureza ao longo dos séculos. Como ficou descrito no Capítulo 4, biotas inteiras, como as pradarias africanas e o chaparral da Califórnia, adaptaram-se aos fogos periódicos, produzindo aquilo que os ecologistas chamam com frequência «clímaxes de fogo». Durante séculos o homem utilizou o fogo deliberadamente para manter tais clímaxes ou para fazer recuar a sucessão até um ponto desejado. A floresta sob fogo controlado (ver Figura 5-16) produz menos madeira do que um povoamento cultivado (isto é, árvores novas, todas mais ou menos da mesma idade, plantadas em linhas e exploradas numa revolução curta; ver Figura 15-3A), embora proporcione um coberto com maior poder de protecção da paisagem, madeira de melhor qualidade e um albergue para aves de caça (codorniz, peru selvagem, e assim por diante) que não poderão sobreviver numa mata cultivada. O clímax de fogo constitui, assim, um exemplo de um compromisso entre a produção e a simplicidade por um lado e a protecção e a diversidade pelo outro.

Deverá destacar-se que a estabilidade da pulsação trabalha apenas caso haja uma comunidade completa (incluindo não apenas plantas mas também animais e microrganismos) adaptada à intensidade e à frequência da perturbação em questão. A adaptação (funcionamento do processo de selecção) requer tempo mensurável na escala evolutiva. A maior parte das tensões físicas introduzidas pelo homem são muito súbitas, muito violentas ou muito arrítmicas para que a adaptação ocorra ao nível do ecossistema, pelo que o resultado é mais uma oscilação severa do que a estabilidade. Em muitos casos, pelo menos, a modificação de sistemas naturalmente adaptados para fins culturais afigurar-se-á preferível a um esquema inteiramente novo.

### **Perspectivas para uma Agricultura de Detritos**

Como atrás se indicou, a utilização heterotrófica da produção primária em ecossistemas maduros envolve, em grande parte, um consumo diferido de detritos. Não há razão para que o homem não possa utilizar detritos em maior grau e obter assim alimento ou outros produtos a partir de um tipo de ecossistema mais protector. Isto representaria, novamente, um compromisso, uma vez que a produção a curto prazo não poderia ser tão grande como a produção obtida por exploração directa

da cadeia alimentar de pastoreio. Uma agricultura de detritos teria, contudo, algumas vantagens compensadoras. A actual estratégia da agricultura baseia-se na selecção com mira no crescimento rápido e na comestibilidade das plantas alimentares, que, certamente, as torna vulneráveis ao ataque por insectos e às doenças. Consequentemente, quanto mais se selecciona com vista à succulência e ao crescimento, maior é o esforço que tem de ser investido no controlo químico das pestilências; este esforço aumenta por seu turno a probabilidade de se envenenar organismos úteis, para não mencionar o próprio homem. Por que razão não praticar também uma estratégia inversa — isto é, seleccionar plantas que sejam essencialmente não gostosas, ou que produzam os seus próprios insecticidas sistémicos enquanto vão crescendo, e converter então a produção líquida em produtos comestíveis por enriquecimento microbiano e químico em fábricas de alimento? Poder-se-ia então dedicar o génio bioquímico do homem ao processo de enriquecimento em vez de conspurcar o seu espaço vital com venenos químicos! A produção de silagem por fermentação de forragem de fraca qualidade constitui exemplo de um tal procedimento já muito expandido. O cultivo de peixes comedores de detritos no Oriente constitui um outro exemplo.

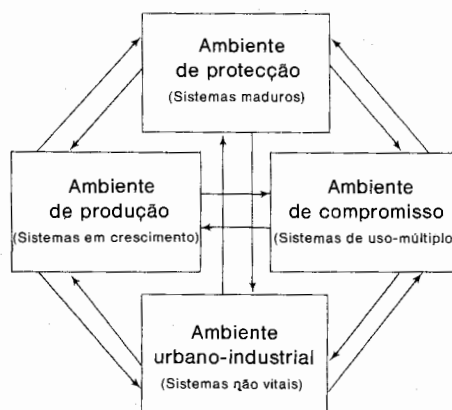
Utilizando a cadeia alimentar de detritos o homem pode, também, obter uma colheita apreciável de muitos sistemas naturais sem os modificar grandemente ou sem destruir o seu valor protector ou estético.

### **O Modelo de Compartmento**

Por muito êxito que tenham os sistemas de compromisso, não são nem apropriados nem desejáveis para a paisagem considerada no seu conjunto. É preciso dar mais ênfase à compartimentação, por tal forma que ecossistemas de tipo de crescimento, de estado estável e de tipo intermediário, possam ser integrados com áreas urbanas e industriais para benefício mútuo. Conhecendo os coeficientes de transferência que definem a corrente de energia e o movimento dos materiais e dos organismos (incluindo o homem) entre compartimentos, será possível determinar, através de manipulação de computador analógico, limites racionais para a dimensão e a capacidade de cada compartimento. Poderá partir-se, por exemplo, com um modelo simplificado, ilustrado na Figura 9-8, composto por quatro compartimentos de igual área, repartidos de acordo com o critério básico da função biótica — isto é, segundo a área é ou não (1) de produção, (2) de protecção, (3) de compromisso entre (1) e (2), ou (4) urbano-industrial. Afinando continuamente os coeficientes de transferência na base de situações do mundo real, e aumentando ou reduzindo o tamanho e a ca-

pacidade de cada compartimento através de simulações usando computador, será possível determinar objectivamente os limites que devem ser impostos eventualmente em cada compartimento, por forma a manter equilíbrios regional e global na troca de energia vital e dos materiais. Um procedimento de análise de sistemas proporciona, pelo menos, um método para a solução do dilema básico posto pela pergunta «como determinar quando se está a obter uma coisa boa em demasia?» Também faculta um meio de avaliar as drenagens de energia impostas aos ecossistemas pela poluição, radiação, colheita e outras tensões (H. T. Odum, 1967).

Por certo, a execução de qualquer tipo de plano de compartimentação requereria métodos de zonagem da paisagem e de restrição do uso de algumas áreas de terra e de água. Embora o princípio da zonagem das cidades esteja uni-



*Figura 9-8.* Modelo de compartimento das classes básicas de ambientes de que o homem necessita, distribuídos de acordo com os critérios do desenvolvimento do ecossistema e dos recursos do ciclo biológico. Ver texto para efeitos de explicação. (Segundo E. P. Odum, 1969.)

versalmente aceite, os métodos actualmente seguidos não funcionam bem porque as restrições inerentes à zonagem são muito facilmente contornadas a curto prazo por pressões económicas e da população. A zonagem da paisagem implicará um modo novo de pensar, abrangendo as comissões do ambiente e do planeamento investidas com poderes de regulamentação. Caso áreas apreciáveis de terra e de água tenham de manter-se em categorias de «protecção», será necessária uma maior utilização de medidas legais que estabeleçam redução de impostos, restrições no uso, apoios à valorização da paisagem e a propriedade pública. Vários estados (por exemplo, os de New Jersey e da Califórnia), em que a poluição e a pressão da popu-

lação começaram a pesar, deram um primeiro passo nesse sentido decretando uma legislação de «espaço aberto» destinada a colocar a maior parte possível da terra não ocupada sob um estatuto «proteccionista», de tal modo que a qualidade do ambiente total possa ser preservada. Algumas das regiões dos Estados Unidos da América, embora não todas, são afortunadas, já que grandes áreas são de florestas nacionais, parques e refúgios de vida silvestre. O facto de tais áreas, assim como os oceanos confinantes, não serem rapidamente exploráveis dará tempo para que se proceda ao estudo ecológico e à programação acelerados necessários para determinar que proporções dos diferentes tipos de paisagem proporcionam um equilíbrio são entre o homem e a natureza. Por exemplo, deveria deixar-se que os mares abertos permanecessem para sempre mais no estado de regiões protectoras do que produtoras tendo em atenção o governo da biosfera, como ficou descrito no Capítulo 2. O mar regula os climas e baixa e regula a taxa da decomposição e da regeneração de nutrientes, criando e mantendo, deste modo, o ambiente terrestre altamente aeróbio ao qual as formas superiores de vida, como o homem, se encontram adaptadas. A eutroficação do oceano num esforço desesperado para alimentar as populações terrestres poderia ter um efeito adverso sobre os equilíbrios gasoso e térmico da atmosfera.

Até que se possa determinar com mais precisão quão longe se pode ir com segurança na expansão da agricultura intensiva e no alastramento urbano a expensas da paisagem protectora, será bom manter inviolada uma parte desta última tão grande quanto possível. Assim sendo, a preservação de áreas naturais não é um luxo marginal para a sociedade, mas sim um investimento de capital do qual se espera tirar proveito. Igualmente, pode bem acontecer que as restrições no uso da terra e da água constituam o único meio prático de que dispomos para evitar a sobrepopulação ou uma exploração demasiado grande de recursos, ou ambas. A restrição no uso da terra constitui, de uma forma bastante interessante, um mecanismo análogo ao do controlo por comportamento natural conhecido por «territorialidade», mediante o qual muitas espécies de animais evitam a aglomeração e a pressão social, tal como se analisou detalhadamente no Capítulo 7, Secção 15. No Capítulo 21 será examinado um projecto destinado a alcançar tais objectivos nas questões humanas.

Em resumo, o modelo tabular para o desenvolvimento do ecossistema tem muitos paralelos com o próprio desenvolvimento da sociedade humana. Na sociedade pioneira, assim como no ecossistema pioneiro, as altas taxas da natalidade, o crescimento rápido, os elevados benefícios económicos e a exploração de recursos acessíveis e não utilizados são vantajosos, embora, à medida que o nível de saturação se aproxima, estes percursos devam ser alterados tendo em consideração a simbiose (isto é, «os direitos civis», «a lei e a ordem», a «educação» e a «cultura»), a regulação da natalidade e a reciclagem dos recursos. Um equilíbrio entre a juventude e a maturidade no sistema socio-ambiental constitui o objectivo realmente

básico que tem de ser alcançado caso o homem, como espécie, haja de ultrapassar com sucesso o estágio presente de rápido crescimento, ao qual se encontra manifestamente bem adaptado, para entrar nalgum tipo de etapa de crescimento controlado e de equilíbrio, relativamente à qual ainda demonstra uma compreensão muito limitada e apresenta fraca tendência para se adaptar.

#### 4. EVOLUÇÃO DO ECOSSISTEMA

##### Enunciado

À semelhança do desenvolvimento a curto prazo como foi descrito nas secções anteriores deste Capítulo, a evolução a longo prazo dos ecossistemas é moldada por (1) forças alogénicas (exteiores) como sejam as alterações geológicas e climáticas e (2) processos autogénicos (interiores) resultantes das actividades dos componentes vivos do ecossistema. Há três mil milhões de anos, os primeiros ecossistemas eram povoados por minúsculos heterótrofos anaeróbios que viviam a expensas de matéria orgânica sintetizada por processos abióticos. Seguindo o aparecimento e a explosão das populações dos autótrofos algais, que converteram uma atmosfera redutora numa atmosfera de oxigénio, os organismos evoluíram, através de idades geológicas prolongadas, até sistemas cada vez mais complexos e diversos que (1) alcançaram o controlo da atmosfera e (2) se encontram povoados por espécies multicelulares maiores e mais altamente organizadas. No âmbito desta comunidade, crê-se que a alteração do componente evolutivo ocorre principalmente através de *selecção natural ao nível da espécie ou abaixo dele*, embora a selecção natural acima deste nível também possa ser importante, especialmente (1) a *coevolução*, isto é, a selecção recíproca entre autótrofos e heterótrofos interdependentes, e (2) a *selecção de grupo ou de comunidade*, que conduz à manutenção de aspectos favoráveis ao grupo, mesmo que desfavoráveis aos portadores genéticos no seu interior.

##### Explicação

O padrão geral da evolução dos organismos e da atmosfera com oxigénio, que tornou a biosfera absolutamente única entre os planetas do nosso sistema solar, está representado na Figura 9-9. Geralmente crê-se hoje que quando a vida começou na Terra, há mais de três mil milhões de anos, a atmosfera continha azoto, amoníaco, hidrogénio, monóxido de carbono, metano e vapor de água, porém,

não oxigênio livre (ver Berkner e Marshall, 1964, 1965; Drake, ed., 1968; Tappen, 1968; e Calvin, 1969). Também continha cloro, ácido sulfídrico e outros gases que seriam venenosos para a maior parte da vida de hoje. A composição da atmosfera nesses primeiros tempos foi largamente determinada pelos gases provenientes dos vulcões, que eram muito mais activos do que hoje. Dada a ausência de oxigênio não havia camada de ozono (o  $O_2$  submetido à acção da radiação de onda curta produz  $O_3$ , que por seu lado absorve a radiação ultravioleta) para proteger contra a radiação solar ultravioleta mortal, a qual, portanto, penetrava até à superfície da terra e da água. Uma tal radiação poderia matar toda a vida exposta, embora, por estranho que pareça tenha sido esta radiação, segundo se supõe, que criou uma composição química que conduziu às moléculas orgânicas complexas, como os aminoácidos, que se tornaram os blocos de construção da vida primitiva. A quantidade muito pequena de oxigênio não biológico produzido por dissociação do vapor de água motivada pelos ultravioletas pode ter proporcionado ozono suficiente para formar uma pequena camada protectora contra a radiação ultravioleta. Não obstante, enquanto o ozono e o oxigênio atmosféricos se mantiveram escassos, a vida apenas se podia desenvolver sob uma camada de água protectora. Os primeiros organismos vivos foram, assim, uns anaeróbios aquáticos do tipo leveduras que obtinham a energia necessária para a respiração pelo processo de fermentação. Dado que a fermentação é muito menos eficiente do que a respiração oxidativa (ver página 39), a vida primitiva não podia evoluir para além da fase monocelular. Os organismos primitivos dispunham de um abastecimento de alimento muito limitado, uma vez que tinham de estar dependentes da descida lenta de materiais orgânicos sintetizados pela radiação nas camadas superiores da água, onde eles, os micróbios com fome, não podiam aventurar-se! Assim, durante milhões de anos a vida teve de existir numa situação muito limitada e precária. Berkner e Marshall (1966) figuraram

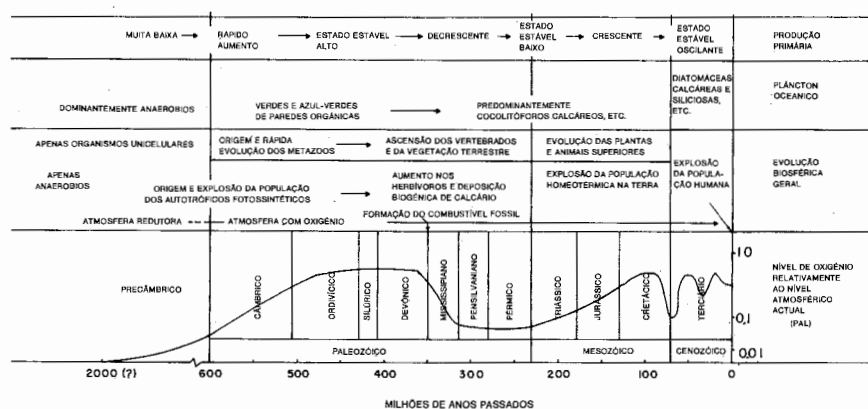


Figura 9-9. A evolução da biosfera e da sua atmosfera com oxigênio. Ver texto para explicação. (Reproduzido e ampliado com consulta a Helen Tappen, 1968.)



a situação como se segue: «Este modelo de ecologia primitiva requer charcos suficientemente fundos para absorver a radiação ultravioleta mortal, embora não tão fundos que eliminem em demasia a luz visível. A vida pode ter tido origem no fundo de charcos ou mares protegidos pouco profundos, alimentados, porventura, por nascentes quentes ricas em substâncias químicas nutritivas».

Presumivelmente, a escassez de alimento orgânico exerceu uma pressão de selecção que conduziria à evolução da fotossíntese. A gradual formação de oxigénio, produzido biologicamente na água, e a sua difusão para a atmosfera, provocada pelas tremendas alterações na geoquímica da Terra, tornou possível a rápida expansão da vida e o desenvolvimento de sistemas vivos maiores e mais complexos. Muitos minerais, como o ferro, precipitaram-se na água e constituíram formações geológicas características. Como aumentou o oxigénio na atmosfera, a camada de ozono formada na atmosfera superior aumentou de espessura, a superfície da Terra ficou mais protegida, e a vida pôde então mover-se até à superfície do mar. Por esses tempos, a respiração aeróbia tornou possível o desenvolvimento de organismos multicelulares complexos. Pensa-se que os primeiros animais multicelulares apareceram quando o oxigénio atingiu cerca de 3 por cento do seu nível actual (ou cerca de 0,6 por cento da atmosfera, em comparação com os actuais 20 por cento), por uma altura agora avaliada em cerca de 600 milhões de anos, o começo do período Câmbrico (Figura 9-9). O termo «pré-Câmbrico» é utilizado para cobrir o vasto período de tempo durante o qual apenas existiu a pequena e primitiva vida «monocelular». Durante o Câmbrico ocorreu uma explosão evolucionária de formas de vida novas, como esponjas, corais, vermes, moluscos, algas e os antepassados das plantas de semente e dos vertebrados. Assim, o facto das minúsculas plantas verdes do mar terem sido capazes de produzir um excesso de oxigénio relativamente às necessidades da respiração de todos os organismos tornou possível povoar completamente a Terra num período de tempo comparativamente curto. Nos períodos seguintes da era Paleozóica a vida não só enchia todos os mares, como invadiu também a terra. O desenvolvimento do manto verde da vegetação proporcionou mais oxigénio e alimento para a evolução subsequente de grandes criaturas como sejam os dinossauros, os mamíferos e, por fim, o homem. Ao mesmo tempo, juntaram-se formas calcárias e depois silicatadas ao fitoplâncton de paredes orgânicas dos oceanos (Figura 9-9).

Quando a utilização do oxigénio acertou finalmente o passo com a sua produção, algures nos meados do Paleozóico, a sua concentração na atmosfera atingiu, segundo se crê presentemente, mais ou menos o actual nível de 20 por cento. Do ponto de vista ecológico a evolução da biosfera parece ser, deste modo, muito semelhante a uma sucessão heterotrófica seguida por um regime autotrófico, à semelhança do que se poderá realizar num microcosmo de laboratório começando com um meio de cultura enriquecido com matéria orgânica. A partir do Devónico

as provas geológicas indicam alguns altos e baixos (ver Figura 9-9). Durante a última fase do Paleozóico houve um marcado declínio do  $O_2$ , talvez de 5 por cento do actual nível, e um aumento no  $CO_2$  acompanhados por alterações climáticas. O acréscimo no  $CO_2$  pode ter desencadeado a vasta «floração autotrófica» que criou os combustíveis fósseis dos quais depende a civilização industrial do homem. Seguindo um gradual retorno a uma atmosfera de  $O_2$  elevado e de baixo  $CO_2$  o equilíbrio  $O_2/CO_2$  permaneceu naquilo que se poderá designar por um «estado de oscilação estabilizada». Como se examinou no Capítulo 2 e novamente no Capítulo 4, pode acontecer que o aumento de  $CO_2$  e a poluição pelas poeiras provocados pelo homem tornem este equilíbrio precário ainda mais «instável».

Diga-se de passagem, que a história da atmosfera, como ficou sucintamente descrita, deveria ser contada a todo o cidadão e às crianças das escolas, dado que põe em relevo de uma forma impressionante a total dependência em que o homem e os outros organismos se encontram do respectivo ambiente.

A Figura 9-10 consiste num modelô simplificado que mostra como as populações componentes do ecossistema variam com o tempo. Ocorrem alterações na composição em espécies das comunidades quando se desenvolvem novas espécies, se extinguem espécies velhas e espécies sobreviventes mudam quanto a abundância ou a composição genética. Durante a história hipotética das populações de 10 espécies ilustrada na Figura 9-10, parte-se com 7 espécies e termina-se com 8, 2 das quais são novas e 5 que se alteraram quanto a abundância ou a composição genética, ou em ambas! Durante o período de tempo considerado uma espécie (n.º 10) evoluiu e extinguiu-se, ao passo que uma espécie (n.º 6) se ajustou persistindo sem alteração. Muitos biólogos acreditam que todas as alterações evolutivas podem explicar-se no âmbito da teoria convencional da selecção natural e da mutação (por vezes designada por neo-darwinismo), embora os geneticistas e especialmente os ecologistas, se encontrem intrigados com as possibilidades da selecção natural a níveis superiores de organização. Em consequência, serão consideradas resumidamente tais possibilidades nas duas secções que se seguem. Simpson (1969), ao rever os «primeiros três mil milhões de anos da evolução da comunidade», conclui que a composição taxonómica dos ecossistemas ainda se não tinha estabilizado.

*Figura 9-10.* Diagrama mostrando diversas vias em que alterações nas populações das espécies se traduzem em alterações evolucionárias na comunidade; por exemplo, alteração genética (do depósito genético) com ou sem alteração no volume da população (ou na distribuição); uma alteração no volume da população sem uma alteração no depósito genético; evolução de novas espécies e extinção de espécies velhas. (Segundo Valentine, 1968.)



## 5. COEVOLUÇÃO

### Enunciado

A coevolução é um tipo de evolução da comunidade (isto é, interações evolutivas entre organismos nos quais é mínima ou nula a troca de informação genética entre os diversos tipos) envolvendo interação selectiva recíproca entre dois grupos principais de organismos com uma relação ecológica estreita, como por exemplo plantas e herbívoros, organismos grandes e os respectivos microrganismos simbiotes, ou parasitas e seus hospedeiros.

### Explicação

Ehrlich e Raven (1965), utilizando como base os respectivos estudos sobre borboletas e plantas, delinearam a teoria da coevolução. As suas hipóteses podem ser resumidas como se segue: Através de mutações ou recombinações ocasionais as plantas produzem compostos químicos não relacionados directamente com as vias metabólicas básicas (ou porventura como subprodutos de perda originados nestas vias) que não são prejudiciais ao crescimento e desenvolvimento normais. Algumas destas substâncias servem, por casualidade, para reduzir a palatibilidade das plantas relativamente aos herbívoros. Tais plantas, protegidas contra os insectos fitófagos, teriam, em certo sentido, entrado numa nova zona de adaptação. Poderá seguir-se a irradiação evolucionária de plantas, e eventualmente aquilo que começou como uma mutação ou recombinação casual poderá caracterizar uma família inteira ou um grupo de famílias aparentadas. Os insectos fitófagos, contudo, podem evoluir em resposta a obstáculos fisiológicos, como prova a recente experiência humana com insecticidas. De facto, a resposta a substâncias vegetais secundárias e a evolução da resistência aos insecticidas parecem intimamente relacionadas (citando aqui Gordon, 1961). Se numa população de insectos surgiu um mutante ou recombinante que tornou os indivíduos capazes de se alimentarem de uma planta previamente protegida, a selecção prosseguirá até uma nova zona de adaptação, permitindo a sua diversificação na ausência de competição com outros herbívoros. Assim, não só a diversidade de plantas pode tender a aumentar a diversidade de animais fitófagos, mas também a inversa pode ser verdadeira. Por outras palavras, a planta e o herbívoro evoluem conjuntamente no sentido de que a evolução de cada um é dependente

da evolução do outro. Ehrlich e Raven vão mesmo ao ponto de sugerir que as respostas de selecção recíproca planta-herbívoro podem estar na base da alta diversidade de plantas nos trópicos (ver página 236) onde os climas quentes são especialmente hospitaleiros para os insectos. Pimentel (1968) utilizou a expressão «retroalimentação genética» para este tipo de evolução que conduz à homeostasia da população e da comunidade no seio do ecossistema (páginas 315 e 355).

## Exemplos

A coevolução deu manifestamente como resultado uma associação estável entre as acácias de espinhos em forma de chifre de touro (*Acacia cornigera*) e uma formiga (*Pseudomyrmex ferruginea*) no México e na América Central, como foi descrito por Janzen (1966, 1967). As formigas vivem em colónias no interior dos espinhos inchados das acácias. Caso as formigas sejam removidas, ocorre uma severa desfolha por acção de insectos herbívoros (que normalmente seriam sujeitos a predação pelas formigas) e o subsequente ensombramento provocado pelos vegetais competidores determina a morte da acácia ao cabo de 2 a 15 meses. A planta encontra-se, assim, dependente do insecto para efeitos de protecção contra o pastoreio. Semelhantemente, parece que a selecção recíproca e a retroacção genética se encontram envolvidas em todos os casos de mutualismo, como ficou descrito no Capítulo 7, Secção 19.

A coevolução pode envolver mais do que um passo na cadeia alimentar. Brower e seus colegas (1968), por exemplo, estudaram a borboleta monarca (*Danaus plexippus*), bem conhecida pela sua falta de sabor para os predadores vertebrados. Verificaram que este insecto é capaz de extrair os glicósidos altamente tóxicos presentes, contidos em plantas do género *Asclepias*, das quais se alimenta, o que lhe proporciona uma defesa muito efectiva (não apenas para a lagarta mas igualmente para a borboleta) contra as aves predadoras. Assim, este insecto, não só desenvolveu a capacidade para se alimentar de uma planta de mau paladar para os outros insectos, mas também «utiliza» o veneno da planta para a sua própria protecção contra predadores!

Finalmente, a coevolução não se encontra limitada a interacções fagotróficas. Populações vegetais, compreendendo várias espécies, podem encontrar-se ligadas numa comunidade pela dependência em que se encontram de uma só espécie de insecto ou de um colibri polinizador e pela evolução comum com ele (Baker, 1963). É fácil perceber de que modo as selecções recíprocas graduais podem contribuir para o curso da evolução no sentido da diversidade, interdependência e homeostasia ao nível da comunidade.

## 6. SELECÇÃO DE GRUPO (\*)

### Enunciado

A *selecção de grupo* é uma selecção natural entre grupos de organismos não necessariamente muito ligados por associações mutualistas. A selecção de grupo conduz teoricamente à manutenção de características favoráveis às populações e comunidades, embora selectivamente desvantajosas para os portadores genéticos no seio das populações. Inversamente, pode eliminar, ou manter com baixas frequências, características desfavoráveis à sobrevivência das espécies, embora selectivamente favoráveis no seio das populações. A selecção de grupo envolve a extinção de populações, num processo análogo ao da selecção de genótipos no seio das populações, por morte ou redução da capacidade de reprodução de tipos determinados de indivíduos. A eficácia da selecção de grupo pode, contudo, ser reforçada por «*deriva*» genética. A selecção de grupo constitui um assunto altamente controverso entre os geneticistas e assim permanecerá provavelmente por algum tempo, segundo testemunham os argumentos *contra* constantes do extenso livro de Williams (1966) e a *favor* devidos a Darlington (1958) e Waddington (1962).

### Explicação

Embora existam poucas dúvidas sobre a ocorrência da selecção de grupo, existe uma incerteza considerável acerca do grau de influência que pode ter na evolução. Williams (1966) crê que a maior parte de todas as adaptações de grupo, que têm sido atribuídas à acção da selecção de grupo pelos ecologistas de populações, como por exemplo Wynne-Edwards (1962, 1964, 1965), podem ser atribuídas à acção tradicional da selecção individual. Tem certamente mérito o seu ponto de vista de que apenas deveria ser invocado como um mecanismo quando a conclusão não seja ambígua. Assim, Orians (1969) mostrou que os sistemas de cruzamento territoriais e polígenos de muitas aves, interpretados por alguns como adaptações de grupo facilitando o controlo da população, podem ser explicados como tendo evoluído e sido mantidos pela selecção tradicional a nível individual. Williams sustenta que *a priori* é pouco provável ter a selecção de grupo uma acção importante face ao processamento da selecção no seio das populações, em virtude do presumível grande número de gerações (durante as quais pode actuar a selecção individual) que usualmente ocorre antes da extinção da população. Há provas recentes, contudo, no trabalho de Wilson e seus colaboradores (ver Wilson, 1969) de que a extinção da população pode ter lugar a um ritmo

---

(\*) Esta secção foi preparada pelo Dr. R. H. Crozier, Departamento de Zoologia, Universidade da Geórgia.

alto, permitindo assim uma potencialidade considerável para a ocorrência da selecção de grupo. Antes que seja possível concluir se a selecção de grupo tem ou não probabilidade de constituir um factor importante na evolução de qualquer espécie, tem de ser determinado o ritmo de extinção das populações locais; é provável que nos próximos anos o tema assumirá interesse crucial na ecologia da evolução.

Foi sugerido por Wright (1945) um modelo de selecção de grupo que não envolve a extinção da população. No seu modelo, um genótipo é selectivamente superior a outro durante o curso da selecção no seio da população, mas as populações fixadas relativamente a ele, ou ainda em segregação, têm um tamanho mais pequeno do que aquelas que estão fixadas relativamente a outro alelo. Wright sugere que, numa dimensão de população apropriada, enquanto algumas populações se fixarão através de selecção quanto ao alelo de baixa capacidade de adaptação da população, outras fixar-se-ão a favor do alelo de alta capacidade de adaptação da população por efeito de «deriva» genética. Estas últimas populações aumentarão então de dimensão e contribuirão para a corrente de imigrantes entre populações. Este fluxo desequilibrado de genes tenderá, em populações ainda em segregação, a contrariar os efeitos da selecção individual e a «atrair» algumas das populações que se encontram do outro lado no que respeita à fixação do alelo favorável. A frequência de alelo favorável com elevada capacidade de adaptação, em relação à população, aumentará assim na espécie, mesmo que contra ele se exerça selecção a nível individual no seio de uma qualquer população. Este modelo parece, contudo, requerer um ajustamento mais delicado de factores do que o requerido no modelo de extinção de população e, assim, não é tão plausível, muito embora, como se verá no caso dos alelos *t*, no rato, a «deriva» também possa ser importante neste último caso.

Em populações pequenas a «deriva» genética casual pode interagir com a selecção para produzir resultados inesperados quando apenas se consideram as pressões selectivas. Wright e Kerr (1954) mantiveram um certo número de pequenas populações de *Drosophila melanogaster* que continham inicialmente cada uma um número igual de alelos de tipo «olho de barra» e de tipo selvagem até se fixar a favor de um ou de outro alelo. Embora contra o «olho de barra» se apresente uma forte selecção adversa e ele se perca sempre em populações grandes, uma pequena proporção das populações experimentais fixou-se a seu favor. Isto constitui prova experimental de que o curso da selecção pode ser algumas vezes negado pela «deriva» genética.

### Exemplo

Um exemplo claro de selecção de grupo foi destacado por Lewontin (1962), que levou por diante simulações de computador da evolução de três alelos *t* de

esterilidade em populações de rato doméstico. Estes alelos conduzem à esterilidade do macho quando em condição homozigótica, embora 85 a 99 por cento do esperma dos machos heterozigóticos, em qualquer caso, transporte o alelo, em vez dos 50 por cento esperados. A frequência exacta da transmissão depende do alelo de que se trata. Em populações grandes, a frequência do alelo poderá estabilizar-se no ponto em que a taxa de perda nos homozigóticos fica equilibrada pela restituição de alelos resultante da segregação aberrante nos machos heterozigóticos. Este ponto é  $q=2m-1$ , onde  $m$  é o coeficiente de transmissão. Para o alelo  $t^{w2}$ , com  $m=0,86$  e teoricamente  $q=0,70$ , o valor observado numa população foi de  $q=0,37$ . Lewontin observou que uma estrutura de cruzamento em que as populações existentes são tão pequenas como grupos de famílias de dois machos e seis fêmeas poderia produzir, nas simulações de computador, aproximadamente a frequência génica observada. Em 70 por cento das famílias simuladas, o alelo  $t$  tendeu a fixar-se, quer completamente quer pelo menos nos machos, e causou a extinção da família. Contudo, 30 por cento das famílias perderam o alelo  $t$  através de «deriva» genética, ficando todas as populações fixadas depois de 24 gerações. Assim, o alelo  $t$  perder-se-ia, não fora o facto de na natureza a migração o reintroduzir constantemente em algumas populações isentas desses alelos, de tal forma que a frequência real de qualquer alelo numa população depende da probabilidade de extinção de grupos que o transportam e da velocidade de transferência para grupos de famílias sãs por acção da migração.

# Capítulo 10 — ECOLOGIA DE SISTEMAS: ABORDAGEM POR ANÁLISE DE SISTEMAS E MODELAÇÃO MATEMÁTICA EM ECOLOGIA

Por Carl J. Walters

Institute of Animal Resource Ecology, The University of British Columbia, Vancouver, Canada.

Toda a teoria do curso dos conhecimentos na natureza se baseia, necessariamente, nalgum processo de simplificação e é até certo ponto, portanto, um conto de fadas.

Sir Napier Shaw

---

## INTRODUÇÃO

Fecha-se agora o círculo. Começou-se com o todo, isto é, com o conceito do ecossistema (Capítulos 1 e 2), depois prosseguiu-se detalhando os componentes funcionais e bióticos do ecossistema (do Capítulo 3 ao 8) e seus desenvolvimento e evolução integrados (Capítulo 9). Agora volta-se novamente ao todo em termos de tratamento matemático ou «formal» dos modelos «informais», gráficos e verbais, que têm sido utilizados ao longo deste texto para ilustração de princípios. O conceito geral da modelação foi analisado na Secção 3 do Capítulo 1, e poderá valer a pena voltar a essa secção, bem como à secção sobre a cibernética (página 51), à guisa de introdução a este capítulo. Os diagramas dos modelos de circuito e de compartimento foram sendo apresentados nos capítulos anteriores (ver, por exemplo, Figuras 3-11 e 3-17) e têm sido feitas referências frequentes ao traçado de curvas por computador, que simulam ou predizem fenómenos do mundo real (ver, por exemplo, Figura 7-37). A introdução, feita no Capítulo 7, Secções 7, 8, 17 e 18 às equações diferenciais, proporciona uma base necessária para este capítulo.

A aplicação dos métodos da análise de sistemas à ecologia tornou-se conhecida por *ecologia de sistemas*. Enquanto via formalizada para o holismo, a ecologia de sistemas tornou-se uma ciência principal, por direito próprio, por duas razões: (1) estão agora disponíveis novos instrumentos formais extremamente poderosos, em termos de teoria matemática, cibernética, processamento electrónico de dados, e assim por diante, e (2) a simplificação formal de ecossistemas complexos proporciona a melhor esperança de encontrar soluções para problemas ambientais do homem que não podem ser, por mais tempo, entregues a procedimentos de tentativa e erro, ou de um problema — uma solução, em que, essencialmente, se confiou no passado. Uma vez que a ecologia de sistemas é a vaga do futuro, justifica-se recorrer a um jovem, treinado neste novo domínio, para efeitos de uma introdução especialmente preparada para o estudante principiante que ainda se não encontra muito treinado em matéria de matemáticas e de processamento de informação. Carl Walters é um aluno de George Van Dyne, que organizou, com Jerry Olson e Bernard Patten quando juntos no Oak Ridge National Laboratory, um dos primeiros programas de ensino da ecologia de sistemas. Desde aí, Van Dyne e Patten passaram para universidades onde estão a ser pre-



paradas novas gerações de ecologistas. Estes pioneiros, juntamente com os centros de ensino e de investigação criados por Ken Watt e C. S. Holling, que começaram por modelar a dinâmica das populações, e Howard T. Odum, que começou por modelar a corrente de energia, estão a revolucionar o campo da ecologia e a proporcionar uma ligação vital com a engenharia, onde os métodos de análise de sistemas estão a ser utilizados de há um tempo a esta parte. Carl Walters é, assim, um membro da primeira geração preparada para ensinar, bem como para investigar, numa área que no futuro terá de ser amplamente compreendida e eficazmente aplicada. Neste capítulo, o Dr. Walters escreve com um conhecimento e uma clareza tão notáveis que uma matéria potencialmente difícil ficou reduzida a um diálogo compreensível por qualquer pessoa que possua uma base matemática ao nível de escola superior e que tenha dedicado algum tempo e reflexão aos princípios básicos de ecologia nos termos delineados nos capítulos anteriores.

## 1. A NATUREZA DOS MODELOS MATEMÁTICOS

### Enunciado

Os símbolos matemáticos proporcionam uma taquigrafia útil para a descrição de sistemas ecológicos complexos, e as equações constituem enunciados formais da maneira como os componentes do ecossistema tendem a actuar reciprocamente entre si. O processo de traduzir conceitos físicos ou biológicos de um qualquer sistema por um conjunto de relações matemáticas, e a manipulação dos sistemas matemáticos assim obtidos, designa-se por análise de sistemas. O sistema matemático é denominado modelo e constitui uma representação abstracta imperfeita do mundo real.

### Explicação

Embora se pense com frequência em «modelos» em termos de equações e de computadores, podem estes ser definidos, mais geralmente, como quaisquer representações abstractas ou físicas da estrutura e do funcionamento dos sistemas reais. Ao longo deste texto, faz-se uma ampla utilização de modelos «verbais» ou «figurativos» como auxiliares para a compreensão de processos ecológicos complexos. Se os sistemas biológicos fossem descritos com todo o detalhe sem ajuda de algum esquema ou resumo, apresentar-se-iam desesperadamente complexos. A análise de sistemas reconhece explicitamente e manipula a complexidade no desenvolvimento de modelos abstractos; a análise de sistemas é simplesmente um instrumento para a compreensão. Dale (1970) publicou uma excelente introdução à utilização da análise de sistemas em ecologia.

A capacidade para descrever e prever o comportamento de sistemas ecológicos através da utilização de modelos depende em larga medida de um princípio comum a todos os sistemas: o da *organização hierárquica* (ou princípio dos níveis integrantes). Este princípio, examinado no Capítulo 1, estabelece simplesmente que não é necessário compreender previamente como um componente de um sistema está estruturado em subcomponentes mais simples para prever o seu comportamento. Assim, não é necessário entender completamente a bioquímica para descrever a fisiologia das células, nem tão pouco é necessário entender completamente a fisiologia para descrever a dinâmica das populações animais. O conceito de organização hierarquizada está ilustrado na Figura 10-1 em termos de «caixas negras». No estudo dos sistemas a *compreensão* é concebida como a capacidade para ver como está organizado um componente do sistema a partir de elementos mais simples. O grau de análise da organização utilizado no desenvolvimento de um dado modelo matemático depende, mais do objectivo para o qual o modelo é desenvolvido, do que da capacidade de reconhecer as subdivisões naturais do sistema. Embora os modelos sejam abstrações imperfeitas de sistemas reais, representam instrumentos extremamente poderosos para o ecologista porque a procura de respostas e previsões relativamente a matérias importantes têm maior valor, a longo prazo, do que o tratamento preciso de detalhes sem importância.

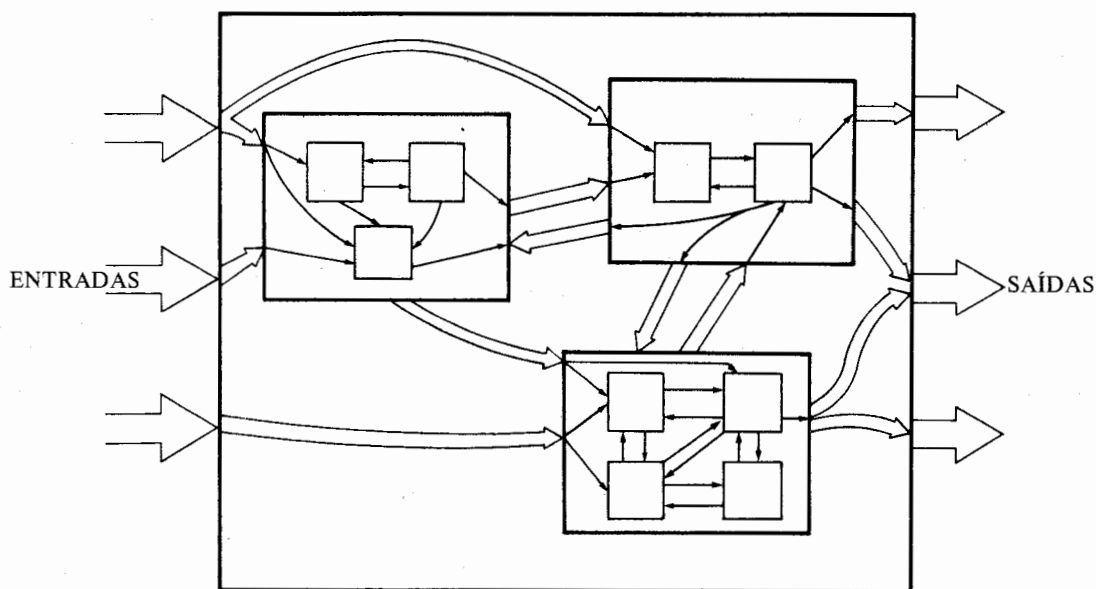


Figura 10-1. Os processos e as estruturas nos sistemas ecológicos podem conceber-se como «caixas negras» formadas por caixas negras mais simples, numa hierarquia de complexidade. Este diagrama mostra três níveis de organização. Observando-se a relação entrada-saída para cada caixa, é possível prever o seu comportamento sem que se compreenda como é constituída a partir de componentes mais simples.

## 2. OS OBJECTIVOS DA CONSTRUÇÃO DE MODELOS

### Enunciado

Os modelos podem ser construídos por várias razões. Proporcionando uma *descrição* abstracta e simplificada de um sistema, podem ser utilizados simplesmente para orientar os esforços de investigação ou esquematizar um problema para estudo mais detalhado. Mais frequentemente, os modelos matemáticos são desenvolvidos para *previsão* das alterações dinâmicas ao longo do tempo. O fracasso de um modelo para prever a alteração é em si mesmo útil, uma vez que pode evidenciar falhas no esquema conceptual básico que presidiu ao seu desenvolvimento. Os modelos podem ser avaliados em termos de três propriedades básicas ou metas: *realismo*, *precisão* e *generalidade*. O realismo refere-se ao grau de aderência dos enunciados matemáticos do modelo, quando traduzidos em palavras, aos conceitos biológicos que pretendem representar. A precisão é a capacidade do modelo predizer alterações numéricas e simular os dados em que se baseia. A generalidade refere-se à amplitude da aplicação do modelo (o número de situações diferentes em que pode ser aplicado).

### Explicação

Até à pouco, desenvolviam-se principalmente modelos matemáticos nas ciências físicas, na fisiologia e em domínios de aplicação, como sejam a logística militar e o ordenamento das pescas. Nestes casos, os sistemas em estudo podem ser claramente definidos, e os modelos são construídos para responder a questões específicas. Em contraste, os sistemas ecológicos são com frequência difíceis de definir no espaço e no tempo e podem ser representados por modelos, através de uma multitude de «grandezas» (energia, nutrientes, dimensões de populações, e assim por diante); as questões que se põem aos modelos ecológicos são com frequência complexas e baseadas em problemas tão difusos como «estabilidade» e «eficiência trófica». Dado que os ecossistemas têm entradas altamente casuais, tais como o estado atmosférico, parece pouco razoável construir modelos de elevado poder preditivo, quando entradas básicas não podem frequentemente ser medidas ou prognosticadas. Assim, os modelos ecológicos são frequentemente avaliados em termos da sua generalidade e da sua capacidade para orientar o esforço de investigação mais do que pelo seu poder numérico preditivo (precisão). Tendo em consideração a imensa complexidade das interacções entre plantas e animais e a dificuldade de identificação e medição destas interacções, alguns ecologistas matemáticos concluíram que os

modelos não podem ser ao mesmo tempo realistas e gerais (Levins, 1966). Contudo, assim como com o belo, o realismo está no olhar de quem observa; alguns dos modelos de «caixa e seta» que se encontram neste livro podem parecer excessivamente complicados e realistas para o estudante, embora absurdamente simples para o ecologista experimentado. A organização hierarquizada da complexidade nos sistemas ecológicos assegura que por mais detalhado que o modelo possa ser, pode considerar-se sempre não realista, caso seja encarado em termos dos níveis inferiores (menos abstractos) da organização biológica.

Em problemas de ecologia aplicada em que o objectivo é a predição, o realismo e a generalidade são com frequência sacrificados à precisão. Por exemplo, em modelos relativos às pescas é, com frequência, necessário predizer a taxa média de crescimento dos indivíduos. O crescimento pode ser modelado com precisão recorrendo a equações com uma pequena fundamentação na realidade; estas são suficientes para os biólogos das pescas, uma vez que o seu interesse se centra na *produção* de uma dada população, para um intervalo restrito de densidades da mesma. (Veja-se um modelo de pescas deste tipo na Figura 7-35).

A *resolução* e a *integridade* são dois conceitos relacionados com o realismo e a generalidade. Bledsoe e Jamieson (1969) definem resolução como estando «... relacionada com o número de atributos de um sistema que o modelo procura reflectir.» Como adiante se verá, os modelos ecológicos são construídos representando cada componente do sistema por um número ou uma série de números. Assim, uma população de animais poderá ser representada pelo número de animais em cada classe de idade, pela dimensão média dos animais e pela razão entre sexos. Neste caso a resolução poderá considerar-se alta; num modelo simples poderá ignorar-se a distribuição de idades ou a razão entre sexos. A integridade, como foi definida por Holling (1966a), refere-se ao número de processos biológicos e de interacções referidas no modelo. A integridade e a resolução podem ser entendidas como medidas subjectivas do grau de análise da organização hierarquizada das estruturas e do funcionamento biológico.

### 3. ANATOMIA DOS MODELOS MATEMÁTICOS

#### Enunciado

É conveniente conceber o modelo matemático como constituído por quatro elementos básicos. As *variáveis do sistema* são conjuntos de números utilizados para representar o *estado*, ou condição, do sistema em qualquer momento. Os sistemas ecológicos consideram-se normalmente como consistindo, em qualquer momento,

numa série de componentes ou compartimentos; nos modelos utilizam-se uma ou mais variáveis do sistema para caracterizar o estado de cada componente. Os fluxos ou as interações entre componentes são representados por equações designadas *funções de transferência* ou *relações funcionais*. As entradas no sistema, ou os factores que afectam os componentes do sistema mas que por eles não são afectados, são representados por equações denominadas *funções de forçagem*. Finalmente, as constantes das equações matemáticas denominam-se *parâmetros*. (\*)

### Explicação

Embora as variáveis dos sistemas possam ser de muitos tipos, representam usualmente quantidades ou constituintes biológicos, ou ritmos de alteração dessas quantidades. Constituem exemplos: (1) as quantidades de energia nos níveis tróficos dos produtores, dos consumidores e dos decompositores, ou o ritmo do fluxo de energia entre produtores e consumidores; (2) o número de animais numa dada população; (3) o intervalo de tempo necessário para um predador digerir cada presa. Para efeitos de uma representação matemática concisa do estado do sistema as variáveis do sistema são dispostas ordenadamente numa lista denominada *vector de estado do sistema*, e a lista representada por um único símbolo:

$$V = \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \cdot \\ \cdot \\ v_n \end{bmatrix}$$

Aqui  $v_1$  representa o valor em qualquer momento da variável 1 do sistema,  $v_2$  o valor da variável 2, e assim por diante, e  $n$  é o número de variáveis incluídas no modelo. A título de exemplo, suponha-se que se pretende construir um modelo muito simples da transferência de energia em Silver Springs, Florida. Utilizando os símbolos e os números constantes da Figura 6-1A, poder-se-á escolher a bio-

(\*) Os modelos podem ser ou *estocásticos* ou *deterministas*. Os modelos estocásticos procuram incluir os efeitos da variabilidade casual nas funções de forçagem e nos parâmetros. Os modelos deterministas ignoram esta variação casual. Os modelos estocásticos são difíceis de tratar matematicamente, pelo que são utilizados como exemplos, fundamentalmente, modelos deterministas.

massa como uma medida da energia disponível para transferência e representar o estado do sistema por:

$$\begin{bmatrix} P \\ H \\ C \\ TC \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 809 \\ 37 \\ 11 \\ 1,5 \end{bmatrix}$$

Então, o modelo matemático em questão consistirá num conjunto de equações que descrevem o fluxo da energia de um componente para outro, e uma função de forçagem que descreve a entrada de energia (ver Figura 6-1B). Os parâmetros deste modelo simples representariam eficiências de consumo, ritmos de respiração, e coisas deste tipo. Note-se que  $v_1, v_2, \dots$ , podem ser também considerados conjuntos de números (vectores), e ser utilizados para simbolizar o conjunto de atributos que caracteriza cada componente do sistema.

As funções de transferência ou relações funcionais podem assumir uma diversidade de formas. São representadas, na maior parte das vezes, em termos da forma segundo a qual cada variável *muda*, como

$$\frac{\Delta v_i}{\Delta t} = f(v_1, v_2, \dots, v_n, F_1, F_2, \dots, F_k)$$

Sendo  $\Delta v_i / \Delta t$  (\*) uma medida do ritmo de alteração com o tempo do componente  $i$  do sistema, e  $f(v, F)$  «uma função de  $v_1, v_2, \dots$  e de  $v_n$  e de  $F_1, F_2, \dots, F_k$ , onde  $v_i$  são componentes do sistema como anteriormente e  $F_i$  valores das funções de forçagem. Resolver o modelo de sistemas envolve usualmente encontrar os valores assumidos pelos  $v_i$  ao longo do tempo, uma vez conhecidos os seus valores iniciais (*condições iniciais*) e as equações relativas ao ritmo. Um outro método, utilizado por Holling (1966), consiste em escolher um  $\Delta v_i$  fixo e resolver em ordem a  $\Delta t$  (o lapso de tempo requerido para que uma dada alteração ocorra). Este método é especialmente útil nos modelos de predador-presa, onde  $v_i$  pode ser o número de presas, e  $\Delta v_i = 1$  representa o consumo de uma só presa. Para o exemplo anterior de Silver Springs,  $F_1$  poderá ser o ritmo de entrada da energia solar e  $F_2$  a temperatura da água ou a velocidade da entrada de detritos. Uma função de transferência simples para a biomassa de herbívoros em Silver Springs poderá ser

$$\frac{\Delta v_2}{\Delta t} = \frac{\Delta H}{\Delta t} = f(P, H, C, TC, F_1, F_2) = [k_{12}P - k_{22}H - k_{23}HC]F_2$$

(\*) Este tipo de notação foi introduzido primeiro na Secção 3 do Capítulo 7.

Esta equação indica que (1) o ritmo global de alteração é proporcional à temperatura,  $F_2$ ; (2) a taxa de absorção pelas plantas é proporcional à biomassa vegetal disponível ( $k_{12}P$ ); (3) há um ritmo de perda (respiração, excreção, morte) proporcional à biomassa dos herbívoros ( $k_{22}H$ ); (4) a biomassa perde-se para os carnívoros a um ritmo proporcional à biomassa tanto dos herbívoros como dos carnívoros ( $k_{23}HC$ ). Aqui,  $k_{12}$ ,  $k_{22}$  e  $k_{23}$  são constantes de proporcionalidade e são os parâmetros da função de transferência. Este «submodelo» de alteração da biomassa herbívora não é realista; é apresentado apenas para ilustrar a ideia básica de uma equação utilizada para relacionar diversas variáveis. Na Secção 6 deste capítulo ver-se-ão com mais detalhe os métodos para o desenvolvimento das equações do sistema e da avaliação de parâmetros.

À medida que um modelo se vai desenvolvendo verifica-se, com frequência, que algumas variáveis permanecem quase constantes ao longo do período de tempo considerado pelo modelo, e que alguns parâmetros deverão ser considerados variáveis com o tempo. Assim, a distinção entre estas partes de um modelo é artificial e refere-se a um conjunto particular de equações que representa um estágio na análise de um sistema. De modo semelhante, as funções de forçagem podem considerar-se as saídas (efeitos) dos componentes que não estão incluídos no modelo por razões de economia ou de falta de interesse. Quase sempre se está em presença de sistemas «abertos» que recebem entradas de um «sistema de sistemas» maior e lhe proporcionam saídas. Não é necessário reconhecer explicitamente que um dado sistema em estudo se encontra contido num sistema mais amplo (um lago encravado numa floresta incluída esta na biosfera, por exemplo); constitui disto exemplo o modelo de crescimento «logístico» (Capítulo 7, Secção 8, página 294) no qual as populações são consideradas como tendo uma «taxa específica de crescimento ilimitado» ( $r$ ) que é uma função implícita (não determinada) do habitat e das interações com outros organismos.

#### 4. INSTRUMENTOS MATEMÁTICOS BÁSICOS NA CONSTRUÇÃO DE UM MODELO

##### Enunciado

As equações, ou relações funcionais, que definem um modelo matemático podem assumir uma diversidade de formas. Nesta secção, serão analisados os três principais tipos de instrumentos matemáticos utilizados no desenvolvimento de modelos. O primeiro, *teoria dos conjuntos*, pode utilizar-se para representar qualquer tipo de modelo. A teoria dos conjuntos utiliza-se no desenvolvimento de modelos de *estados transitórios*. Aqui apenas se enumeram as condições qualitativas ou «estados» que um sistema poderá assumir, e o modelo consiste numa *regra de transformação* para especificar qual o estado que o sistema assumirá a seguir, conhecido aquele em

que agora se encontra. O segundo instrumento, a *álgebra matricial*, ocupa-se com a descrição e a manipulação de listas e de tabelas de números. As matrizes proporcionam uma via simbólica geral de expor as relações dos sistemas; as técnicas de manipulação de matrizes constituem a base de muitos modelos. O terceiro instrumento, *equações de diferenças e diferenciais*, é utilizado para desenvolver modelos que descrevem quantitativamente a forma como os sistemas se alteram com o tempo. O exemplo de Silver Springs apresentado na última secção é deste tipo.

## Explicação

Um conjunto pode ser considerado como uma lista de elementos; é representado por símbolos que designam os seus elementos englobados em parêntesis. O alfabeto constitui um exemplo, um conjunto de 26 símbolos designando diferentes sons básicos:

$$[a, b, c, d, \dots, z]$$

Este conjunto é *finito*; outros, como por exemplo «todos os números inteiros», contêm um número infinito de elementos. As variáveis de estado de um modelo de sistemas formam um conjunto, tal como as equações que definem estas variáveis. Uma população é um conjunto de animais ou de plantas no qual cada elemento (organismo individual) pode ser identificado de uma forma complicada mediante exame dos atributos morfológicos, fisiológicos e de comportamento. Os atributos que são utilizados para definir os elementos de um conjunto formam, eles próprios, um outro conjunto, e assim por diante.

A utilização de conjuntos para descrever alterações no estado de um sistema constitui uma parte fundamental da *cibernética*. Ashby (1963) faculta uma excelente introdução a este domínio. Suponha-se que se desenvolveu um conjunto cujos elementos simbolizam cada uma das diversas condições possíveis que um ecossistema pode assumir, ao longo do tempo, no desenvolvimento da sucessão «primária» (ver página 414) sobre um substrato rochoso: o «estado *A*» poderá por exemplo representar a rocha com líquenes e organismos decompositores; o «estado *B*», o solo delgado com ervas e pequenos herbívoros, e assim por diante. Este conjunto de estados do ecossistema pode ser representado do mesmo modo que os sons são representados pelo alfabeto. A seguir, pode-se escolher um intervalo de tempo apropriado e anotar, para cada estado simbólico, o estado para o qual se admite que o



sistema se alterará durante o intervalo de tempo considerado. Simbolizando a direcção da alteração por uma seta, poder-se-ia ter

$$\begin{aligned} A &\rightarrow B \\ B &\rightarrow C \\ C &\rightarrow F \\ F &\rightarrow D \\ D &\rightarrow C \end{aligned}$$

Note-se que a alteração é especificada para *cada possível* condição de partida, mais do que para um único estado inicial. O conjunto de transições de um estado para o outro designa-se por *modelo dinâmico* ou de *transição de estado*, e escreve-se muitas vezes

$$T: \begin{array}{c} \downarrow \\ \begin{array}{ccccc} A & B & C & F & D \\ B & C & F & D & C \end{array} \end{array}$$

Nesta representação, os estados de partida são colocados na linha superior e os estados resultantes (depois de um intervalo de tempo) na inferior. O símbolo  $T$  indica o conjunto global das transições possíveis. Uma vez que se tenha especificado  $T$  a partir do conhecimento de transições particulares, o comportamento, a longo prazo, do sistema pode ser analisado pelas alterações sucessivas ou *transições*:

$$A \rightarrow B \rightarrow \overbrace{C \rightarrow F \rightarrow D}$$

Pode reconhecer-se a existência de ciclos, anéis ou *ligações*, que passaram despercebidos na construção gradual do sistema: um tal ciclo é ilustrado na transição  $\overbrace{C \rightarrow F \rightarrow D}$ . Para o visualizar em termos de uma situação de campo considere-se  $A$  como representando uma comunidade pioneira de líquen sobre afloramento de granito,  $B$  uma comunidade intermédia,  $C$  uma comunidade madura com flora de Primavera e Verão,  $F$  a comunidade madura com flora de Outono e  $D$  a comunidade madura na fase invernal que parece nua mas que contém raízes dormentes, sementes e solo, que voltará a  $C$  na Primavera seguinte. No modelo figurarão assim tanto as alterações anuais da sucessão, unidireccionais, como as transições sazonais cíclicas. O valor principal dos modelos dinâmicos consiste na organização do conhecimento acerca de um sistema; ao proceder à sua elaboração o construtor do modelo pode não encontrar nada de essencialmente *novo* sobre o sistema.

A *álgebra matricial* é uma classe ampla de técnicas matemáticas utilizadas para o tratamento de informação que pode ser organizada em tabelas de dupla entrada. Uma *matriz* é simplesmente um conjunto de números ou símbolos dispo-

tos em linhas e colunas. Apresenta-se seguidamente uma matriz  $X$  com 3 linhas e 3 colunas, ou  $3 \times 3$ , para ilustrar a notação usualmente utilizada.

$$X = \begin{bmatrix} x_{11} & x_{12} & x_{13} \\ x_{21} & x_{22} & x_{23} \\ x_{31} & x_{32} & x_{33} \end{bmatrix}$$

Cada um dos elementos da matriz é representado por  $x_{ij}$ , onde o *subíndice*  $i$  indica a posição quanto à linha e o *subíndice*  $j$  a posição quanto à coluna. Uma matriz com uma só linha ou uma só coluna denomina-se *vector*. Não se entrará no detalhe das operações que podem efectuar-se sobre matrizes; remete-se o estudante para Searle (1966). Uma operação muito útil é a multiplicação de matrizes. Caso se pretenda multiplicar a matriz  $X$  pela matriz  $Y$  (possível se  $X$  tiver um número de colunas igual ao número de linhas de  $Y$ ), o produto  $XY$  ainda será uma matriz. Na matriz produto cada elemento é *definido* como a *soma dos produtos* dos elementos da linha  $i$  de  $X$  pelos correspondentes elementos da coluna  $j$  de  $Y$ . Segue-se um exemplo simples para ilustrar o processo:

$$\begin{array}{ccc} \begin{bmatrix} 1 & 3 & 2 \\ 0 & 4 & 0 \\ 3 & 2 & 2 \end{bmatrix} & \times & \begin{bmatrix} 1 \\ 2 \\ 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \times 1 + 3 \times 2 + 2 \times 1 \\ 0 \times 1 + 4 \times 2 + 0 \times 1 \\ 3 \times 1 + 2 \times 2 + 2 \times 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 9 \\ 8 \\ 9 \end{bmatrix} \\ X & Y & XY \end{array}$$

Na modelação ecológica é particularmente útil dispor de uma operação simbólica que tome produtos e os some. Por exemplo, a soma das taxas de entrada e de saída define a transferência de energia através de um componente ecológico; nalguns casos pode ser razoável representar cada taxa como proporcional à (igual a uma constante vezes) quantidade de energia presente nos componentes «doador» ou «receptor». Em tais casos os elementos  $k_{ij}$  da matriz  $K$  podem ser utilizados para representar as constantes de proporcionalidade de transferência entre componentes  $i$  e componentes  $j$ , e os elementos  $v_i$  de um vector  $V$  utilizados para representar as quantidades de energia em cada componente do sistema. O ritmo global da transferência para cada componente  $i$  é então representado pelo elemento de ordem  $i$  em  $KV$ .

Ao organizar a informação de um dado sistema, as matrizes podem ser utilizadas simplesmente para indicar quais os componentes do sistema que estão directamente inter-relacionados. Se, por exemplo, se identificaram  $n$  componentes do sistema, pode utilizar-se uma matriz  $n \times n$ ,  $I$ , para representar todas as inter-

acções possíveis entre componentes  $i$  e componentes  $j$ . Denomina-se  $I$  por *tabela de interacção*. Pode colocar-se um «X» no elemento  $i, j$  de  $I$  para indicar que o componente  $i$  afecta directamente o componente  $j$ , ou um «O» para indicar que  $i$  e  $j$  não estão directamente relacionados. Apresenta-se seguidamente um exemplo muito simplificado para ilustrar a técnica:

		$j$			
		Plantas	Herbívoros	Carnívoros	Decompositores
$i$	Plantas	X	X	O	X
	Herbívoros	X	X	X	X
	Carnívoros	O	X	X	X
	Decompositores	X	O	O	X

O exemplo exprime que todos os componentes se afectam a si próprios ( $I_{ii} = \text{«X»}$ ), mas que os carnívoros não afectam directamente as plantas ( $I_{31} = 0$ ) e vice-versa ( $I_{13} = 0$ ). Os herbívoros e os carnívoros afectam os decompositores (proporcionando energia), porém, os decompositores não afectam directamente os herbívoros ou os carnívoros ( $I_{42}, I_{43} = 0$ ). Tais tabelas de interacção podem ser muito mais extensas e são úteis da mesma forma que os modelos de transição de estado.

As equações de diferenças e diferenciais descrevem ritmos de alteração do sistema; do Capítulo 7, Secção 3, consta uma introdução simples ao conceito de ritmos. A ideia básica das equações de diferenças e diferenciais é a de que exprimem a forma pela qual uma variável se altera como uma função de uma dada grandeza *à medida que essa grandeza se vai alterando*. As equações de diferenças descrevem alterações que ocorrem durante intervalos discretos de tempo. Sendo  $V_t$  o valor de uma dada variável no tempo  $t$ , a equação geral de diferenças pode escrever-se como:

$$V_{t+1} = f(V_t, t)$$

que exprime que o valor da variável será, após uma unidade de tempo, uma função do seu valor original e do tempo. Pode-se deixar, certamente, que  $V_t$  seja um vector e que  $f(V_t, t)$  seja um conjunto de equações. Usualmente, a forma de  $f(V_t, t)$  é complicada e  $V_t$  tem de ser encontrado por computador, que utiliza cálculos reiterados começando com um valor inicial  $V_0$ . Pode calcular-se também  $V_{t+1}$  como função de  $V_{t-1}$ ,  $V_{t-2}$ , e assim por diante; deste modo, as equações de diferenças são valiosas na representação dos desfasamentos temporais.

As equações diferenciais descrevem alterações que ocorrem continuamente ao longo do tempo. A forma geral destas equações é:

$$\frac{dV}{dt} = f(V, t)$$

Novamente,  $dV/dt$  e  $f(V, t)$  podem ser vectores. Quando  $f(V, t)$  apenas contém termos da forma  $kV$ , e  $k$  é uma constante, diz-se que a equação é «linear». A simples equação de crescimento,  $dN/dt = rN$ , analisada nas Secções 7 e 8 do Capítulo 7, pertence a esta forma linear na qual  $r$  é a constante e  $N$  é a variável do sistema. Quando as variáveis ocorrem em produtos (por exemplo,  $kV_1V_2$ ) ou em outras funções compostas, a equação é designada «não linear». Alguns dos primeiros modelos matemáticos, da corrente de energia nos ecossistemas, foram desenvolvidos recorrendo à álgebra matricial e a equações diferenciais lineares simples (Garfinkel, 1962; Patten, 1965). A energia no ecossistema era considerada como fluindo através de «compartimentos» brutos (plantas, herbívoros, carnívoros, decompositores). Admita-se que a quantidade de energia,  $v_i$ , em cada compartimento se alterava de acordo com a equação diferencial simples:

$$\frac{dv_i}{dt} = \sum_j k_{ij} v_j$$

onde os  $k_{ij}$  são taxas instantâneas do fluxo do compartimento  $j$  para o compartimento  $i$ ; o termo  $k_{ii}$  é negativo e representa o ritmo total de perda do compartimento  $i$  para os compartimentos que dele estão a receber energia. Note-se que há uma soma de termos de entrada e saída para cada compartimento do sistema; seria fastidioso escrever o modelo completo. Pode utilizar-se a representação matricial para tornar o simbolismo mais conciso, observando que a multiplicação de matrizes é definida em termos de somas de produtos tais como  $k_{ij}v_j$ . O modelo pode escrever-se na forma de matriz como se segue:

$$\begin{bmatrix} \frac{dv_1}{dt} \\ \frac{dv_2}{dt} \\ \cdot \\ \cdot \\ \frac{dv_n}{dt} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} k_{11} & k_{12} & \dots & k_{1n} \\ k_{21} & k_{22} & \dots & k_{2n} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ k_{n1} & k_{n2} & \dots & k_{nn} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \cdot \\ \cdot \\ v_n \end{bmatrix}$$

ou simplesmente

$$\frac{dV}{dt} = KV$$

A simplicidade deste modelo permite que muitas das suas propriedades sejam determinadas por análise matemática, sem recurso a computadores. Contudo, aproxima-se do limite de complexidade para as técnicas «analíticas»; a maior parte dos modelos ecológicos são mais complexos e são fundamentalmente examinados por técnicas de simulação em computador.

## 5. ANÁLISE DAS PROPRIEDADES DO MODELO

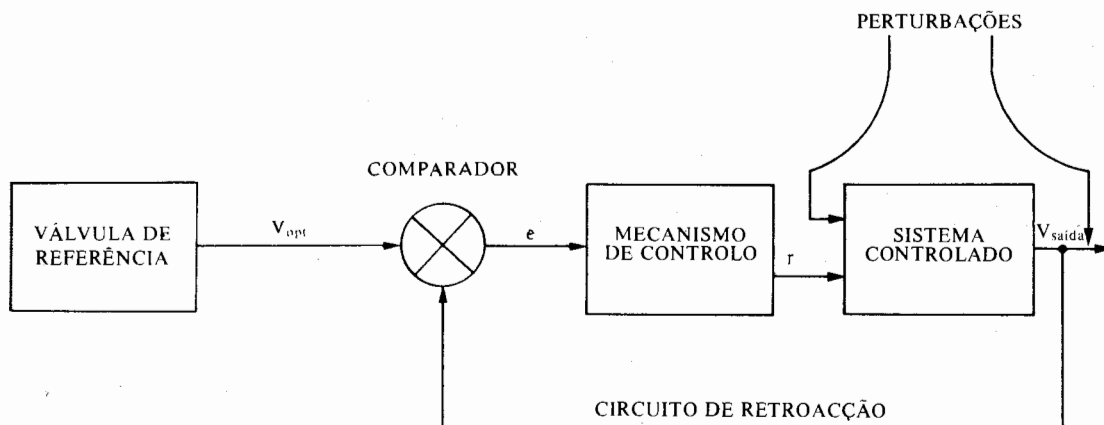
### Enunciado

As propriedades dos modelos matemáticos exploram-se com uma variedade de técnicas. Examinando o sistema matemático, podem obter-se, com frequência, conhecimentos sobre as propriedades correspondentes do sistema real. A retroacção e o controlo, a estabilidade, e a sensibilidade de uma parte de um sistema às alterações de outra parte são questões primordiais.

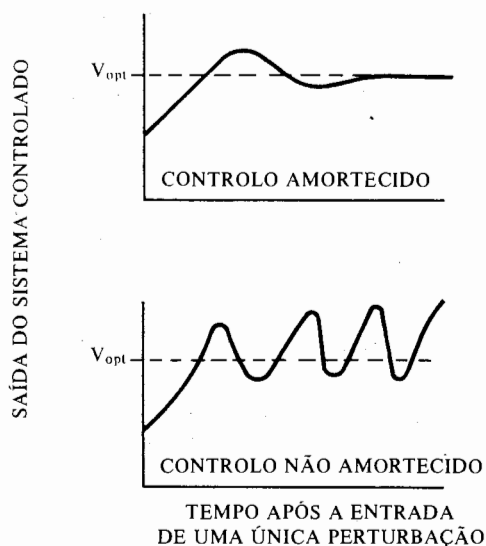
### Explicação

Muitas das técnicas para o desenvolvimento e o exame dos modelos de sistemas tiveram a sua origem na «teoria dos sistemas de controlo» (Milsum, 1966; Milhorn, 1966; ver também Secção 4 do Capítulo 2). O conceito de anéis de retroacção, ilustrado na Figura 10-2, constitui um aspecto central desta teoria. A retroacção refere-se, como foi definido em primeiro lugar no Capítulo 2 (ver página 51), à resposta de um componente do sistema a uma alteração na sua própria dimensão. Os mecanismos de retroacção positiva são aqueles que promovem o acréscimo na dimensão à medida que esta aumenta, como no crescimento exponencial de uma população (página 285). Os mecanismos de retroacção negativa desencorajam o acréscimo à medida que o tamanho aumenta, isto é, como no modelo logístico da população (ver página 294). Os modelos ajudam a determinar a eficiência relativa dos diversos mecanismos de retroacção na promoção (ou na diminuição) da estabilidade de um sistema, dado ser possível variar os parâmetros ou as equações que repre-

## A. DIAGRAMA DE UMA CAIXA NEGRA DE UM SISTEMA BÁSICO DE RETROACÇÃO



## B. COMPORTAMENTO DO SISTEMA DE RETROACÇÃO EM RESPOSTA A UMA PERTURBAÇÃO



*Figura 10-2.* Um sistema básico de retroação tal como é concebido na teoria do controlo (adaptado de Waterman, 1968). Um valor de referência do estado ou taxa de saída do sistema controlado,  $V_{opt}$ , é comparado, através de um mecanismo (o comparador), com o presente valor do sistema,  $V_{saida}$ . A diferença é um erro,  $e$ , que é utilizado pelo mecanismo de controlo para proporcionar uma taxa de entrada modificada,  $r$ , para o sistema controlado. O valor de referência poderá ser, ele próprio, uma função de  $V_{saida}$ .

sentam estes mecanismos. O modelo pode ser construído explicitamente em termos de mecanismos de retroacção, embora com maior frequência estes mecanismos no interior de um sistema sejam identificados depois do modelo estar construído como «propriedades emergentes» de interacções mais simples entre componentes do sistema.

As propriedades de estabilidade são com frequência exploradas com a ajuda de *diagramas de fase*, como o apresentado na Figura 10-3 para um sistema de parasita-hospedeiro. Nos diagramas superiores os parâmetros e as variáveis da equação são tais que as oscilações na densidade aumentam nas sucessivas gerações; nos diagramas inferiores um conjunto diferente de valores traduz-se em oscilações que se reduzem com o tempo, de uma maneira semelhante ao modelo de «retroacção genética» que foi descrito no Capítulo 7 (Figura 7-32). Os diagramas de fase são produzidos representando os valores das variáveis do sistema umas em ordem às outras, com a alteração relativa ao longo do tempo representada por uma linha que liga os pontos coordenados correspondentes aos sucessivos valores das variáveis segundo o tempo, como se ilustra nos dois diagramas da direita da Figura 10-3. A oscilação atenuada de variáveis durante um dado período de tempo é indicada por uma linha que espirala para o interior para um «ponto de equilíbrio» (gráfico direito inferior). A instabilidade é indicada por uma linha que espirala para fora (gráfico direito superior). Partindo de diferentes valores iniciais das variáveis, podem encontrar-se aqueles estados do sistema que conduzirão à estabilidade. Os conjuntos de estados de partida para os quais o sistema não «sucumbe» definem *regiões de estabilidade* no diagrama de fase. A dimensão e a forma da região de estabilidade podem ser examinadas pela alteração sucessiva dos parâmetros e equações do modelo.

Agrupam-se sob o título geral de *análise de sensibilidade* uma diversidade de observações sobre o comportamento de modelos. Variando as funções de forçagem de um modelo, pode examinar-se a *sensibilidade de entrada-saída*. Em modelos de corrente de energia podem apreciar-se os efeitos das alterações da produção primária sobre a produção potencial dos carnívoros. Por exemplo, considerando o modelo de fluxo de energia de uma lagoa de pesca na Figura 3-11, como poderia a produção de peixe para pesca desportiva (achigã) ser afectada por um acréscimo de 25 por cento na produção primária (a função de forçagem) obtido gastando um número  $x$  de dólares em fertilizante adicional? O modelo poderia evidenciar que uma parte muito pequena da energia primária extra chegaria ao nível dos carnívoros de topo, dada a existência da importante «cadeia lateral» envolvendo larvas de insectos carnívoros, que constituem uma parte deste ecossistema particular. Ou, poderá mostrar que a produção extra não compensa o dinheiro despendido, dada a instabilidade adicional criada pelo acréscimo da função de forçagem. Numa outra abordagem poder-se-ia procurar a quantidade de entrada de energia necessária para manter um nível trófico adicional. Por exemplo, que tamanho deverá ter um mi-

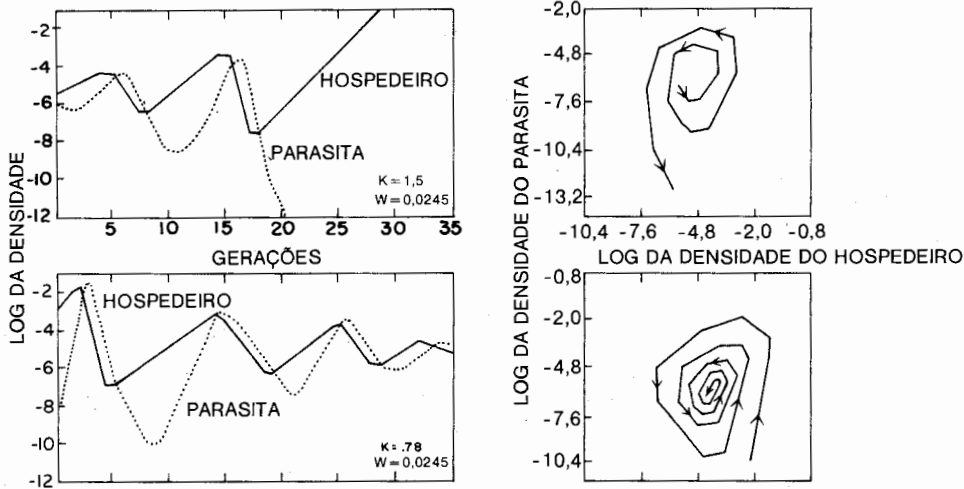


Figura 10-3. Um modelo de componentes experimentais da interação hospedeiro-parasita. (De Holling e Ewing, 1969). Os gráficos do lado esquerdo ilustram tamanhos da população com o tempo para uma situação instável (em cima) e uma situação estável (em baixo). Os gráficos do lado direito são «diagramas de fase», mostrando as dimensões da população à medida que as populações se alteram uma em relação à outra. As setas indicam a direção da alteração com o tempo.

croecossistema, ou uma ilha, para sustentar a longo prazo uma população de carnívoros sem eliminar do sistema a componente das presas (recordar que no exemplo de microecossistema citado no Capítulo 2 foi necessário uma «cerca de pastoreio» para suportar até mesmo dois níveis tróficos; ver Figura 2-6II).

Um outro tipo de sensibilidade é a dos diferentes componentes do modelo entre si, medida quer em termos da (1) alteração no valor médio ou no equilíbrio de cada um com os outros, quer da (2) estabilidade de um como função de estabilidade de outro. Por exemplo, num modelo de ciclagem de nutrientes (Figura 4-7) poderá forçar-se uma alteração no componente absorção vegetal e observar qual o efeito produzido sobre o componente detritos. Finalmente, pode-se atender à sensibilidade da realização total (estabilidade, valores de equilíbrio, e assim por diante) às alterações nos parâmetros e nas equações do sistema. Este tipo de análise de sensibilidade é particularmente valioso na sugestão de áreas carecidas de medições de campo e de trabalho experimental mais cuidadoso. Da análise de sistemas complexos emergem com frequência componentes ou interações chave. Estes factores chave podem conceber-se como ocorrendo em pontos de convergência numa rede de linhas que representam inter-relações causais entre componentes do sistema. Em resumo, a análise de sensibilidade é um bom método a considerar quando não se sabe qual é a estratégia, ou que estratégia adoptar para obter o resultado desejado. Alterando os pesos de diferentes componentes de uma forma pré-concebida pode observar-se que componentes no modelo são *sensíveis* a cada alteração.

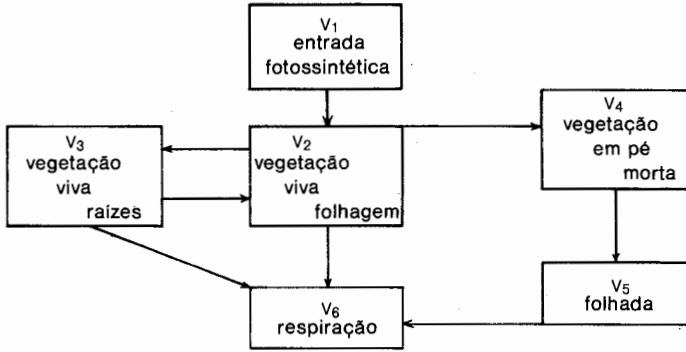


## 6. MÉTODOS PARA O DESENVOLVIMENTO DE MODELOS

### Enunciado

Não há regras ou critérios fixos para guiar as actividades de construção de modelos matemáticos. Em princípio, qualquer modelo matemático pode ser considerado como uma extensão, generalização, ou um caso especial de qualquer outro modelo. Na prática, têm sido adoptadas na modelação ecológica pelo menos duas estratégias relativamente distintas. O *método do sistema por compartimentos* realça as quantidades de energia e de materiais nos «compartimentos» do ecossistema. Os exemplos citados até aqui neste capítulo baseiam-se neste método, tal como os diagramas de «caixa e canal de fluxo» já usados nos Capítulos 3 e 4. Os modelos «electro-analógicos», como se ilustra na Figura 3-17, são de tipo de compartimento, embora ponham em destaque analogias entre sistemas ecológicos, eléctricos e hidrológicos, de uma forma muito semelhante àquela com que se poderia destacar os circuitos eléctricos e de canalização num modelo de sistemas de um edifício ou de uma peça complexa de máquina construída pelo homem (ver H. T. Odum, 1960a, 1962). Os modelos de compartimento desenvolvem-se usualmente como sistemas de equações diferenciais relativamente simples. O *método dos componentes experimentais* dá ênfase à análise detalhada de processos ecológicos (predação, competição, e assim por diante). Neste método, o esforço de modelação é centrado nas interacções e nos sistemas de equações, mais do que na identificação de medidas quantitativas para descrever o estado do sistema. Os modelos desenvolvidos com o método dos componentes experimentais tendem a ser realistas e precisos; os modelos de compartimento tendem a ser gerais, embora não realistas. Os parâmetros dos modelos de compartimento são usualmente estimados a partir de observações sobre as dimensões dos compartimentos ao longo do tempo, obtidas sem perturbar o sistema em estudo. Como o nome sugere, os parâmetros dos modelos de componentes experimentais resultam de trabalhos experimentais em processos isolados relativamente ao ecossistema; os dados de campo são utilizados apenas como um teste geral, para assegurar que os processos experimentalmente considerados estão combinados apropriadamente no modelo. Na modelação por compartimentos a ênfase tem sido posta na descrição e no resumo dos dados. Na modelação por componentes experimentais a ênfase tem sido posta na previsão da reacção dos sistemas às perturbações e às manipulações. Nos estudos integrados, em grande escala, de ecossistemas globais combinam-se aspectos característicos de ambos os métodos.

a. MODELO DE COMPARTIMENTO



b. MODELO MATEMÁTICO

$$v_1(t) = \frac{3.0 + \cos \left\{ 3.1 + 2.0 \left[ \frac{\pi(t-1.0)}{365} \right] \right\} 8.6}{1.4}$$

$$\frac{\Delta v_2}{\Delta t} = 1.0 v_1 + 0.004 v_3 - \left\{ 0.00027 e^{0.012t} + \left[ 0.002 + 0.002 \sin(2t-0.7) \right] 1.4 \right\} + 0.0014 v_2$$

$$\frac{\Delta v_3}{\Delta t} = \begin{cases} t \leq 280 = 0.004 v_2 - \left\{ \left[ 0.0005 + 0.01 \sin(t+2) \right] 1.1 + 0.004 \right\} v_3 \\ t > 280 = 0.004 v_2 - \left\{ \left[ 0.0005 + 0.01 \sin(t+2) \right] 1.1 \left( \frac{365-t}{110.0} \right) + 0.004 \right\} v_3 \end{cases}$$

$$\frac{\Delta v_4}{\Delta t} = 0.002 v_2 - 0.001 v_4$$

$$\frac{\Delta v_5}{\Delta t} = 0.00185 \left[ 1.0 + \sin(2t-1.56) \right] v_4 - 0.002 v_5$$

$$\frac{\Delta v_6}{\Delta t} = \frac{0.00185 \left[ 1.0 + \sin(2t-1.56) \right] v_4 - 180.0 + v_5}{v_5} + 0.0014 v_2 + 0.0007 v_3$$

c. MODELO DE SAÍDA

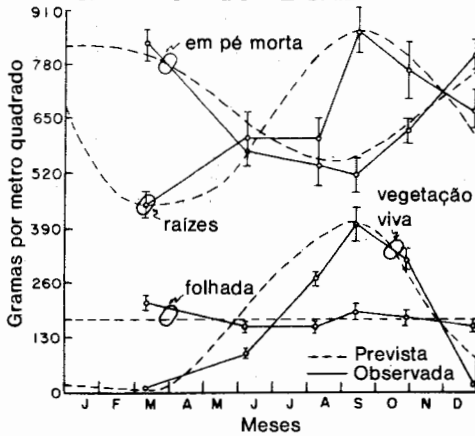


Figura 10-4. Um modelo de compartimento de alteração de biomassa num ecossistema de pradaria. a. Diagrama identificando compartimentos do sistema e mostrando a direcção da corrente de energia. b. Função de forçagem  $[v_1(t)]$  e sistemas de equações. c. Saída do modelo, mostrando a sua capacidade para se ajustar a dados reais. (De VanDyne, 1969.)

## Explicação

A abordagem da modelação ecológica por compartimentos está descrita por Patten (1971) e Van Dyne (1969). Aqueles que vêm utilizando esta via têm estado interessados, normalmente, na macrodinâmica de ecossistemas inteiros como unidades transformadoras de energia ou de ciclagem de nutrientes. Os ecossistemas são considerados como formados por compartimentos ou reservatórios de energia ou de nutrientes. Admite-se que processos complicados associados com as populações que se combinam em cada reservatório se contrabalançam mutuamente, dando

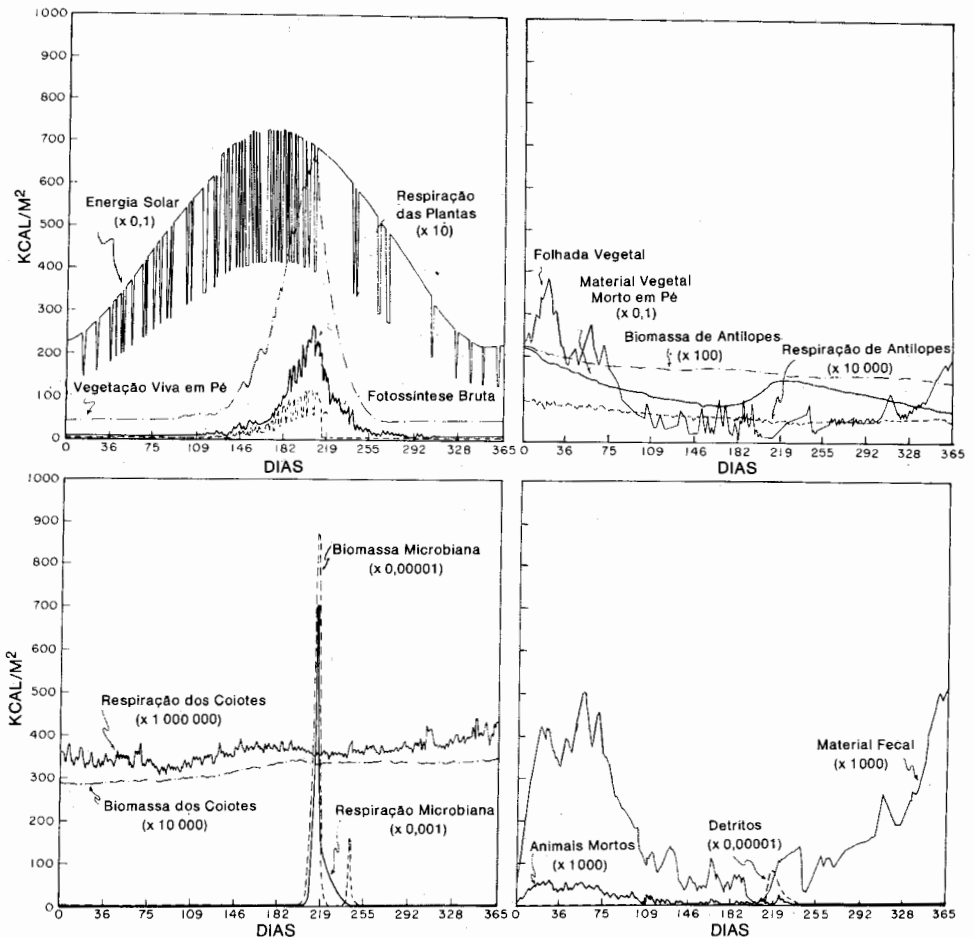


Figura 10-5. Resultados de um modelo de simulação em grande escala de um ecossistema de pradaria: A entrada de dados foi feita na forma de parâmetros de taxa e de valores iniciais para o dia 0; as curvas apresentadas não traduzem dados reais. É apresentada na Figura 10-4 uma versão muito menos realística e complexa deste modelo. (De VanDyne, 1969.)

origem a um compartimento simples do reservatório considerado na sua globalidade. Os dados para os modelos de compartimento podem resultar de trabalho experimental, embora sejam normalmente obtidos por simples medição das dimensões dos compartimentos ao longo do tempo. As estimativas dos parâmetros obtêm-se usualmente através da resolução repetida das equações, enquanto se fazem variar as estimativas daqueles para se obter o melhor ajustamento aos dados dimensão-tempo. Um dado modelo poderá ser considerado inadequado, caso não se consiga «ajustá-lo» aos dados. Os opositores do método por compartimentos argumentam que este não é «científico», dado que em ciência experimental corrente se tenta encontrar dados que *desaprovem* mais do que demonstrem a relação tomada para hipótese. Na Figura 10-4 apresenta-se um modelo simples de seis compartimentos para ilustrar o método. Neste modelo o componente produtor primário do ecossistema de pastagem está dividido em quatro unidades (folhagem acima do solo, raízes, matéria morta em pé, e manta morta) associadas com dois componentes de energia (entrada fotossintética,  $P$ , e respiração,  $R$ ). Na Figura 10-4b apresentam-se as equações para cada compartimento que indicam como ele interage sazonalmente com outros compartimentos. Finalmente, apresenta-se na Figura 10-4c a saída computada do modelo matemático, ilustrando quanto as alterações «previstas» se encontram próximas das alterações «observadas» nos componentes, obtidas através de medição no campo. O modelo de energia descrito no fim da Secção 4 constitui um outro exemplo.

O método dos componentes experimentais foi proposto formalmente e pela primeira vez por Holling (1966). Enunciado de uma forma simples, o método envolve a divisão dos processos ecológicos em subprocessos muito simples, ou «componentes experimentais». Cada componente é então analisado experimentalmente e representado por uma equação simples ou por um conjunto de equações. A integração dos modelos de componentes básicos num modelo de todo o processo ou conjunto de processos é tratado como um problema de «actualização de ficheiros» em computador. Utilizam-se largamente equações complexas de diferenças, e os computadores constituem uma necessidade absoluta para o exame das propriedades do modelo. Desta maneira é relativamente fácil representar desfasamentos temporais, descontinuidades, e respostas a níveis críticos. Watt (1968) discutiu várias aplicações do método dos componentes experimentais na análise de problemas de ordenamento de recursos. O método tem sido largamente utilizado para analisar processos que ocorrem a nível dos organismos individuais, e as induções apontam no sentido de alterações nas populações das espécies. Os problemas ligados à aplicação de um tal método a ecossistemas inteiros seriam certamente formidáveis. Na Figura 10-3 apresenta-se um exemplo da aplicação da análise dos componentes experimentais ao estudo das relações predador (parasita)-presa (hospedeiro). Neste modelo complexo, Holling utilizou equações representando muitos componentes do processo geral de predação, como, por exemplo, o nível de fome, o ritmo de busca por parte do predador, a densidade da presa e a interferência entre predadores.

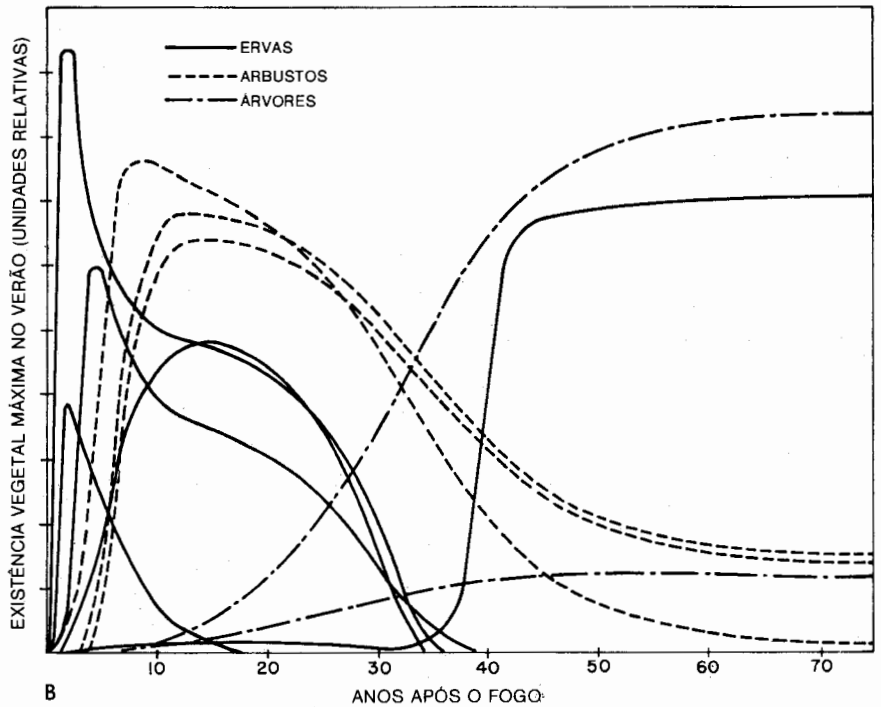
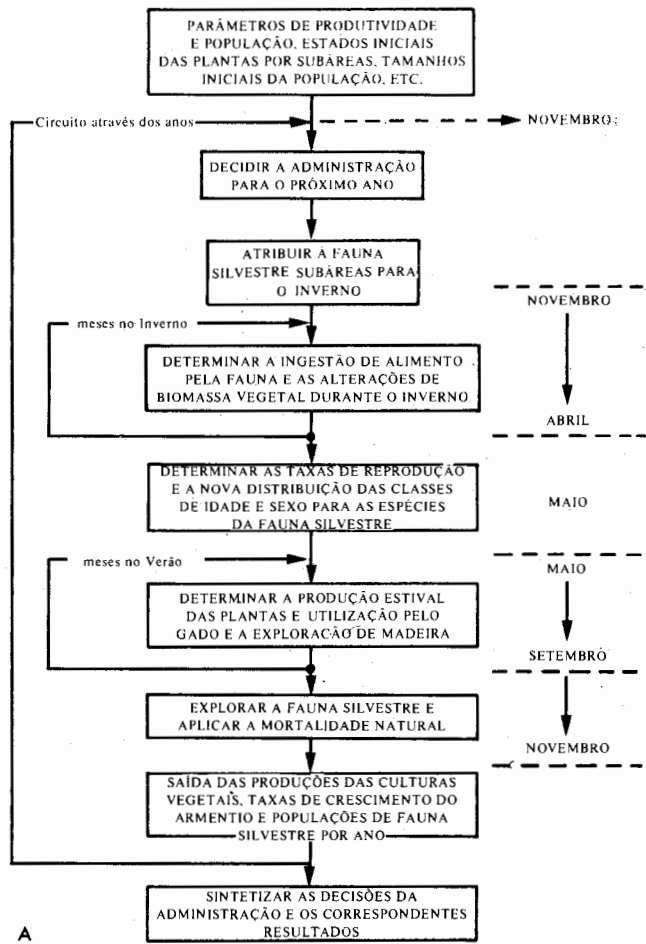


Figura 10-6. (Ver legenda na página oposta).

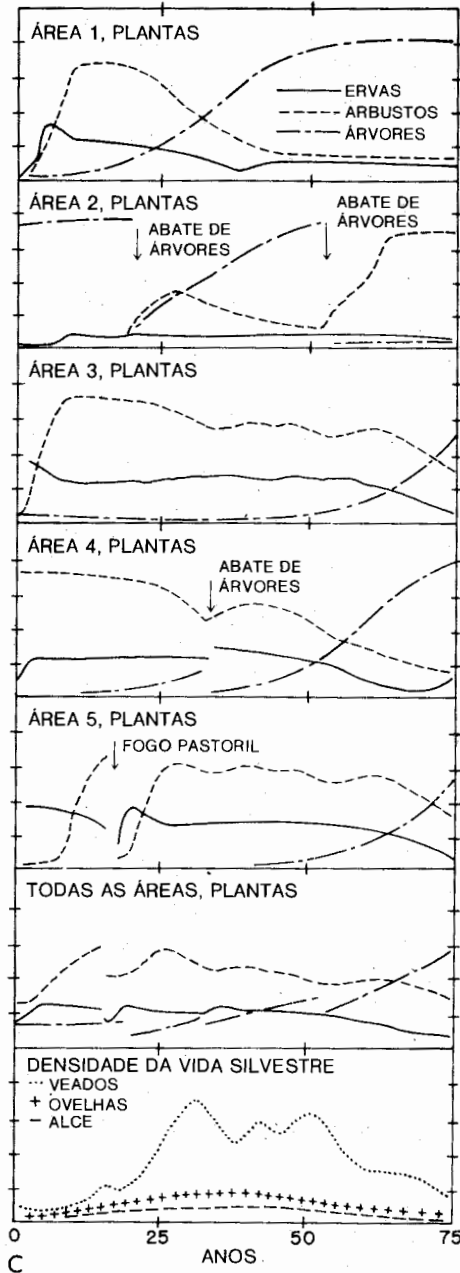
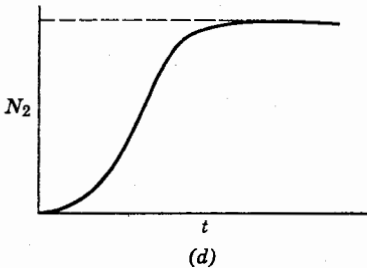
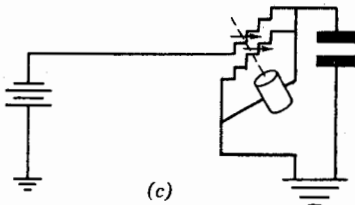
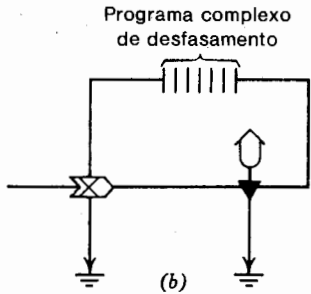
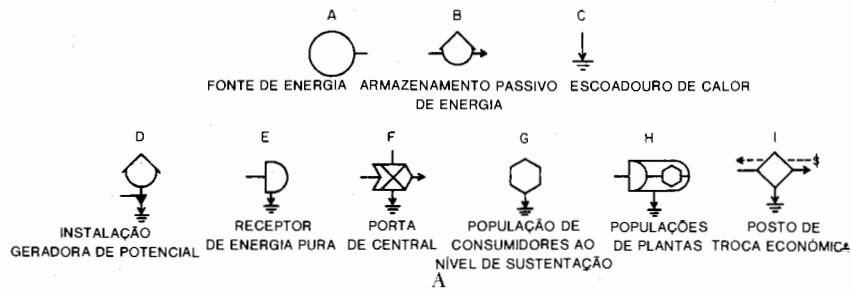
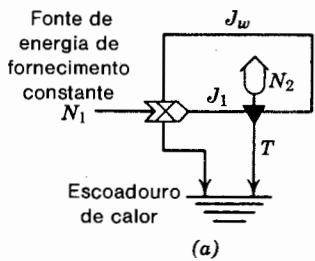


Figura 10-6. Um modelo de produção de plantas e de vida silvestre e ordenamento de uma floresta e área de pastorícia no oeste da América do Norte. A. Diagrama de fluxos mostrando a sequência dos cálculos de computador; cada caixa representa um ou mais sistemas de equações. B. Sucessão de plantas, simulada, que se segue a um fogo severo numa área ordenada sem grandes herbívoros. Cada curva representa a biomassa relativa de uma espécie de plantas. Estão figuradas cinco espécies de gramineas, duas de arbustos e duas de árvores. C. Saída resumo de uma simulação de 75 anos em cinco áreas ordenadas (os 5 painéis superiores) e na área total (os dois painéis inferiores). As actividades de ordenamento da área, como sejam o abate das árvores e os incêndios pastoris, foram realizadas em diversas áreas (indicadas por setas), estando indicados os seus projectados efeitos no coberto vegetal e nas populações da vida silvestre.



B

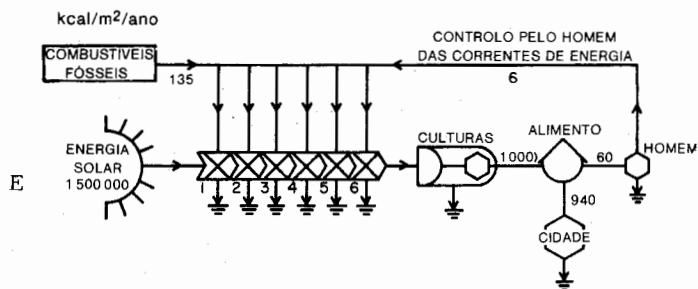
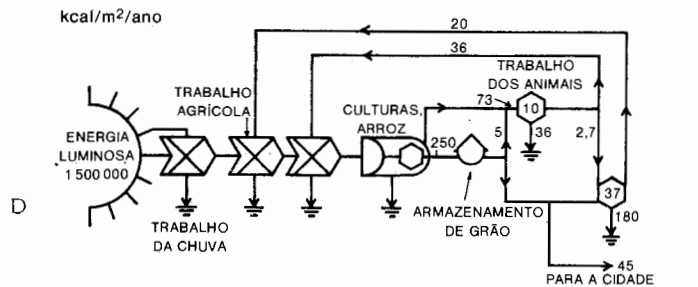
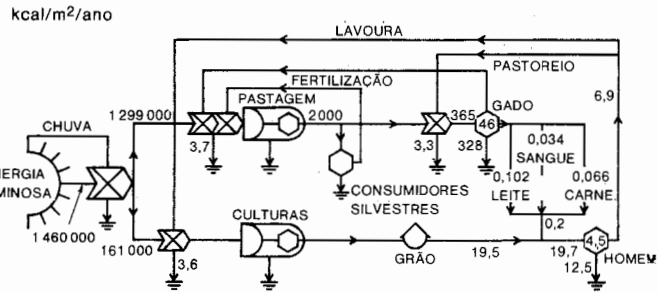


Figura 10-7. Exemplos de modelos de circuito eléctrico analógico. A. Símbolos da rede de energia (ver texto para explicações adicionais). B. Diagramas de circuito do modelo de crescimento logístico da população e as equações para cada resposta. (a) Circuito biológico para uma população com retro-circuito multiplicativo. (b) Biofiltro: deslocamento de fase ressonante ou amortecida. (c) Analógico passivo. (d) Gráfico de crescimento logístico.

Equações derivadas do circuito:

$$\begin{aligned}
 J &= L(N_1 - N_2) && \text{Entrada de energia} \\
 J_w &= k_w N_2 && \text{Fluxo de retrocircuito à central} \\
 L &= k J_w && \text{Condutividade que controla a central, } L = 1/R \\
 T &= dN_2/dt && \text{50\% da taxa de entropia, quando positiva} \\
 dN_2/dt &= J - T - J_w && \text{Balanço dos fluxos}
 \end{aligned}$$

Combinando as equações:

$$dN_2/N_2 dt = (k_w/2) [k(N_1 - N_2) - 1]$$

Capacidade de sustentação dependente da energia =  $(kN_1 - 1)/k$ .

C. Circuito de energia para um sistema tribal de gado no Uganda. D. Circuitos de energia para o homem em agricultura de monção não subsidiada na Índia, baseada em grande parte na energia solar, embora com corrente de energia controlada pelo homem através das culturas e do gado. E. Circuito de energia para a agricultura industrial subsidiada com combustível, em que as produções altas estão baseadas em grandes entradas de combustíveis fósseis que (1) substituem o trabalho anteriormente realizado pelo homem e animais e (2) eliminam a teia de animais e plantas que são «criados» nos dois sistemas precedentes, Figura 10-7C e D. (A, C, D, E segundo H. T. Odum, 1967a; B segundo H. T. Odum, 1967.)

Uma variante interessante do modelo predador-presa é apresentado num trabalho recente por Holling (1969) que considera os urbanizadores e os especuladores de terrenos como o «predador» e a terra como a «presa»! Foram construídos dois modelos, um baseado numa especulação em pequena escala (numerosos pequenos «predadores» de terrenos) e o outro numa especulação em larga escala (50 por cento da terra sob controlo do desenvolvimento em grande escala). Utilizou-se um «diagnóstico de perturbação» de um aumento súbito na população e na procura de terra para medir a estabilidade de cada modelo. A especulação em larga escala traduziu-se numa menor oscilação em termos de densidade de população, satisfação dos compradores e quantidade de terra desenvolvida. Este modelo não considera, naturalmente, os efeitos a longo prazo do desenvolvimento em larga escala, em termos de poluição, equipamentos sociais e satisfação humana na geração seguinte. Constitui, contudo, um caso visando o desenvolvimento *planeado* em larga escala que inclui restrições qualitativas ambientais. O desenvolvimento processado por pequenas peças, não planeado, que vão apanhando a paisagem de uma maneira casual é, por certo, tão autodestruidor como um predador «não programado» que explora a presa sem qualquer controlo de retroacção.

Nas Figuras 10-5 e 10-6, apresentam-se modelos que ilustram combinações dos métodos dos componentes experimentais e dos compartimentos. O modelo do ecossistema de pradaria (Figura 10-5) foi desenvolvido em associação com o Programa Biológico Internacional, e destina-se à investigação dos principais aspectos do fluxo de energia. São utilizadas como funções básicas de forçagem equações para a energia solar, a temperatura e a precipitação. Cada compartimento, cuja alteração simulada com o tempo é ilustrada na Figura 10-5, está representado no modelo pelo menos por uma equação de diferenças ou uma equação diferencial. O modelo de produção vegetal e população de vida selvagem (Figura 10-6) foi desenvolvido para analisar a utilização do solo em áreas florestais da América do Norte. A produtividade e a sucessão vegetais são simuladas por um tipo de modelo de compartimentos que dá ênfase às equações diferenciais não lineares. Os parâmetros básicos da produtividade das plantas são obtidos de estudos experimentais, ao passo que a tendência geral da sucessão é gerada «jogando» com os valores dos parâmetros que representam competição entre plantas. Utilizam-se equações de diferenças e um procedimento de actualização do ficheiro para representar a estrutura etária, as taxas de natalidade e as taxas de mortalidade em populações da vida silvestre. A alimentação da vida silvestre e o efeito da apreensão de alimento na reprodução e a morte são simulados a partir de dados experimentais utilizando equações, quer de diferenças, quer diferenciais. Os dois últimos exemplos são apresentados, não tanto para mostrar precisamente como se desenvolvem os modelos, mas sim para dar a conhecer o grau de complexidade biológica que pode ser representada em termos matemáticos.



Na Figura 10-7 (ver também Figura 3-17) apresentam-se quatro exemplos das versões electro-analógicas de modelos de compartimentos. Os compartimentos encontram-se representados por símbolos especiais como se ilustra na Figura 10-7A; estes incluem símbolos para as fontes de energia, os produtores primários, os consumidores, o armazenamento, os escoadores de calor (onde parte da energia potencial é desviada sob a forma de calor como uma função necessária da transferência de energia de uma forma para outra) e saídas de trabalho (um fluxo de trabalho que facilita uma corrente de trabalho secundária, matematicamente uma função produto, como se encontra indicado pela caixa contendo um «X»). Como foi explicado por H. T. Odum (1967a, página 59):

Cada símbolo tem uma definição matemática e para cada símbolo há um gráfico ou resposta funcional de entrada e saída. Uma vez que cada símbolo representa algo definido matematicamente, o diagrama de rede é também um enunciado de programa de computador que tem de ser escrito para simulação em computadores digitais. Quando há que estudar a resposta global das partes associadas, também se pode modelar o sistema com unidades eléctricas, com base no princípio passivo, no qual o fluxo de corrente eléctrica simula o fluxo de carbono e as perdas de energia calórica no sistema real são simuladas pelas perdas em calor no sistema eléctrico. A voltagem simula a energia potencial.

Se o sistema é construído por circuitos eléctricos, pode-se variar a oscilação de entrada da energia e determinar o padrão de chegada da energia em qualquer ponto do sistema, como, por exemplo, ao homem no fim da cadeia alimentar. Caso se haja omitido alguma coisa importante, a resposta será diferente da do sistema real. Pode-se então adicionar dados ou alterar padrões, desenvolvendo assim, gradualmente, o modelo até que este simule o sistema real.

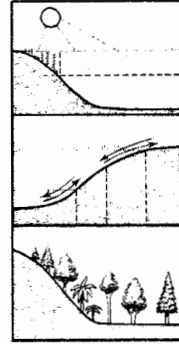
A Figura 10-7B mostra como o modelo logístico da população, que foi considerado com certo detalhe na Secção 8 do Capítulo 7, pode ser representado como um circuito eléctrico com um anel linear directo ou com um anel de retroacção com desfasamento temporal que nivela o crescimento das populações a uma dada capacidade de sustentação,  $k$ . A Figura 10-7C até E mostra três sistemas de agricultura que formam uma série evolutiva, desde um sistema tribal em África até à agricultura industrial dos E.U.A. subsidiada com combustível fóssil. Nestes diagramas os anéis de retroacção ilustram a importância quantitativa do trabalho do homem, dos animais e do combustível fóssil na manutenção do fluxo de alimentos para o homem. O conceito de subsidio de energia já foi destacado no Capítulo 3. Como a Figura 10-7D mostra, as chamadas vacas sagradas (animais de trabalho) da Índia desempenham um papel importante no cultivo e na fertilização das culturas na agricultura «não subsidiada»; a sua remoção implicaria uma substituição de energia por combustíveis fósseis e maquinaria dispendiosa. Considerando como valores aproximados que uma

milha quadrada equivale a 2,5 milhões de metros quadrados e que 1 milhão de quilocalorias é a energia alimentar necessária para suportar um homem durante um ano, então as «saídas» (em números redondos) provenientes dos três modelos de agricultura podem ser registados como se segue:

	kcal/m <sup>2</sup> /ano	Pessoas suportadas por 250 hectares	
		No campo	Na cidade
Agricultura tribal	20	50	0
Agricultura não subsidiada	245	600	100
Agricultura industrial subsidiada	1000	150	2350

Criam-se sérios «desajustamentos» ecológicos, sociais e económicos por uma rápida passagem da agricultura não subsidiada para a subsidiada, que aumenta a poluição ambiental e força grande quantidade de pequenos agricultores a mudar para a cidade, onde poderá haver alimento, embora possam ser inadequados o trabalho, a habitação e os meios capazes de manter a nível individual a dignidade humana. Modelos como estes ajudam a avaliar os custos de tais alterações que têm de ser pagos de alguma maneira, caso se trate de beneficiar a sociedade no seu conjunto. O que é necessário são modelos que considerem o campo e a cidade como um só sistema de sustentação da vida integrado e mutualista. A prática comum de «suboptimizar» um modelo para apenas uma parte do sistema, como, por exemplo, considerando tão só a produção de alimentos sem levar em consideração as consequências da tensão ambiental, económica e social de uma produção maior, pode ser extremamente enganoso e perigoso, caso se tomem tais modelos como constituindo «toda a verdade».

## Parte 2



## O MÉTODO DO HABITAT

## INTRODUÇÃO

Na Parte 1 o sujeito da ecologia encontra-se organizado do ponto de vista dos princípios e dos conceitos tal como se aplicam a diferentes níveis de organização. O indivíduo, a população, a comunidade e o ecossistema são os níveis convenientes que foram utilizados (ver Capítulo 1, Secção 2). Este método de apresentação reúne os temas centrais que conferem unidade ao sujeito da ecologia e estabelece uma base sólida para as aplicações a efectuar no interesse da humanidade. Em adição a este tipo de método básico amplo, é necessário centrar também a atenção no exame de «primeira mão» de áreas da superfície da Terra perfeitamente delimitadas, para que se atinja uma compreensão detalhada do mundo em que se vive. A experiência em matéria de ensino (aqui incluindo a aprendizagem pelo autodidacta) tem demonstrado que um «laboratório de ensino» ou um procedimento que inclua «teoria e prática» é seguro. Assim, a Parte 1 é a «teoria» e a Parte 2 é o «laboratório» no qual se vai encontrar o sujeito em condições de intimidade, se aprende algo sobre a «gíria» necessária, e se testam no campo as teorias.

Na Parte 1 deu-se grande ênfase aos aspectos funcionais da ecologia, isto é, à forma como «trabalham» os sistemas na natureza. Embora não possa ou não deva ser feita uma distinção estrita entre função e estrutura, a Parte 2 dará destaque à estrutura, isto é, ao «aspecto» da natureza, com referências cruzadas apropriadas à Parte 1. Por outras palavras, será posto em relevo aquilo que o estudante porventura verá nas suas excursões pelo campo, à medida que comece a pensar em termos de estudos críticos da natureza.

Pelo estudo de um habitat particular fica-se familiarizado com organismos e factores físicos realmente associados num dado ecossistema. Isto ajuda a mitigar as armadilhas a que poderá conduzir uma excessiva generalização. Além do mais, obtém-se certa compreensão sobre métodos, instrumentos e dificuldades técnicas aplicáveis a situações específicas!

Caso se não haja lido a Parte 1, poderão referenciar-se as secções que tratam do conceito de ecossistema (Capítulo 2, Secção 1), do habitat e nicho (Capítulo 8, Secção 1), de ciclos biogeoquímicos (Capítulo 4, Secção 1), do princípio dos factores limitantes (Capítulo 5, Secção 3), da comunidade biótica (Capítulo 6, Secção 1) e do desenvolvimento do ecossistema (Capítulo 9, Secção 1) como base para as análises constantes da Parte 2.

Há quatro habitats principais na biosfera, a saber, o marinho, o de estuário, o de água doce e o terrestre. Uma vez que a maioria dos biólogos sustentam que a vida começou nos oceanos, seria lógico começar o estudo pelo habitat marinho. Contudo, na prática concreta, é melhor começar com o habitat de água doce por várias razões. Em primeiro lugar, os exemplos de habitats de água doce encontram-se disponíveis onde quer que o homem viva. Muitos deles são pequenos, e, portanto, são mais facilmente acessíveis com utilização de equipamento relativamente simples. Finalmente, há um número mais pequeno de tipos de organismos em pequenas massas de água doce do que no oceano, pelo que é mais fácil para o principiante compreender alguma coisa sobre a natureza da comunidade natural sem dispêndio de uma sobrecarga excessiva na aprendizagem da identificação de organismos de um grande número de classes e fila. Por tais razões, esta parte começa com o ambiente de água doce.

## Capítulo 11 — ECOLOGIA DA ÁGUA DOCE (\*)

---

### 1. O AMBIENTE DA ÁGUA DOCE: TIPOS E FACTORES LIMITANTES

Uma vez que a água é, simultaneamente, tanto uma substância essencial como a mais abundante do protoplasma, poderá afirmar-se que toda a vida é «aquática». Todavia, na prática, considera-se um habitat aquático aquele em que a água é o principal meio *externo*, tanto como um meio interno. Os habitats de água doce podem ser classificados adequadamente em duas séries, como se segue:

De água parada ou lânticos (*lenis*, calma): lago, lagoa, charco ou pântano.

De água corrente ou lóticos (*lotus*, lavado): nascente, ribeiro ou rio.

Nas Figuras 11-1 e 11-2, ilustram-se exemplos de cada um daqueles habitats. Não há limites nítidos entre as duas séries, nem sequer entre categorias no interior de cada uma. A alteração geológica tende a produzir um gradiente na direcção indicada, ao passo que os processos biológicos muitas vezes agem no sentido de estabilizar ou de retardar a sedimentação dos lagos e a erosão dos rios (Capítulo 9, Secção 1 e Capítulo 4, Secção 3). O homem tende a acelerar os processos geológicos a expensas dos biológicos, demasiadas vezes em seu próprio prejuízo (veja-se o conceito de «O homem, enquanto poderoso agente geológico», página 53). Deste modo, os lagos tendem a encher-se, enquanto os rios vão erosionando o leito até atingirem o nível de base, assim se alterando, em consequência da acção da água.

---

(\*) O estudo das águas doces em todos os seus aspectos — físico, químico, geológico e biológico — designa-se por *limnologia*. A ecologia das águas doces realça as relações entre os organismos e o meio aquático de água doce, no contexto do ecossistema principal.

Quando o nível de base é alcançado, a corrente reduz-se, dá-se a deposição dos sedimentos, resultando um rio de nível basal, com meandros, que representa mais ou menos o estado «clímax». Todavia, como os deltas resultam da deposição de sedimentos, dão-se eventualmente elevações de nível e então começa novo ciclo de erosão. A interação complexa dos processos «autogénico» (de sucessão) e «alógénico» no habitat de água doce foi discutida, com considerável detalhe, no Capítulo 9.

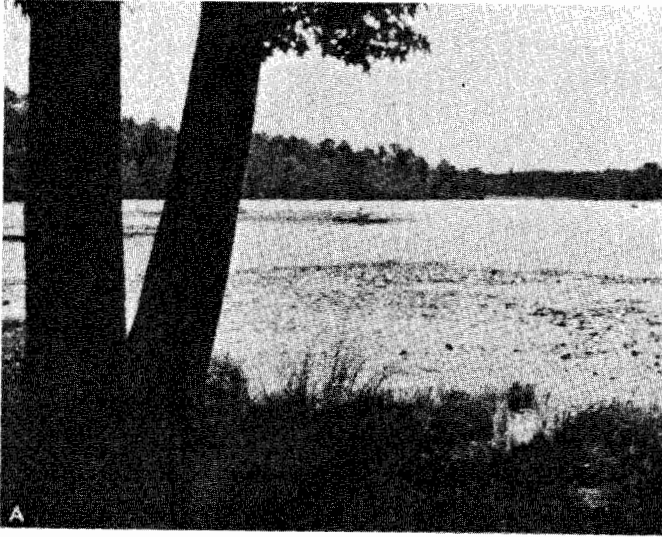
Os habitats de água doce ocupam uma pequena porção da superfície da Terra, quando comparados com os terrestres e marinhos, porém, a sua importância para o homem é de longe muito maior do que a respectiva área, pelas razões seguintes: (1) São a mais apropriada e barata fonte de água para as necessidades domésticas e industriais (pode-se obter e provavelmente obter-se-á mais água do mar, embora a um custo consideravelmente maior em termos de energia e de poluição pelo sal daí resultante). (2) Os componentes de água doce constituem o «estrangulamento» do ciclo hidrológico (veja-se a Figura 4-8B). (3) Os ecossistemas de água doce constituem os sistemas mais práticos e baratos de tratamento de resíduos. Porque o homem está a abusar deste recurso, é evidente que devem ser desenvolvidos rapidamente os maiores esforços para reduzir esta pressão; de outra forma, a água tornar-se-á o factor limitante para a vida humana e de todos os outros seres vivos.

Os factores limitantes susceptíveis de serem especialmente importantes para as águas doces, e assim aqueles que se necessitará medir em qualquer estudo eficaz do ecossistema aquático, são os seguintes:

## **Temperatura**

A água possui diversas propriedades térmicas características de tal forma combinadas que minimizam as variações de temperatura; por isso as amplitudes térmicas são menores e as trocas de calor ocorrem mais lentamente na água do que no ar. As propriedades térmicas mais importantes são: (1) Calor específico elevado, isto é, está envolvida uma quantidade relativamente elevada de calor na alteração da temperatura da água. É necessária uma caloria-grama (gcal ou cal) para elevar de um grau um mililitro (ou um grama) de água (entre 15° e 16°C). Apenas o amónio e poucas substâncias mais têm valores superiores a 1. (2) Um alto calor latente de fusão. São necessárias 80 calorias para transformar 1 grama de gelo em água (e vice-versa) sem mudança de temperatura. (3) O calor latente de evaporação mais alto que se conhece. Quinhentas e trinta e seis calorias por grama são absorvidas durante a evaporação que ocorre mais ou menos continuamente dos vegetais, massas de água e superfícies geladas. Como foi mencionado no Capítulo 3, Secção 1, uma fracção principal da energia solar recebida é consumida na evaporação da água dos

ecossistemas do Globo, sendo este fluxo de energia que modera os climas e torna possível o desenvolvimento da vida em toda a sua imensa diversidade. (4) A água tem a sua maior densidade a 4°C; aumenta de volume, e portanto torna-se menos densa, tanto acima como abaixo dessa temperatura. Esta propriedade única evita que os lagos gelem completamente.



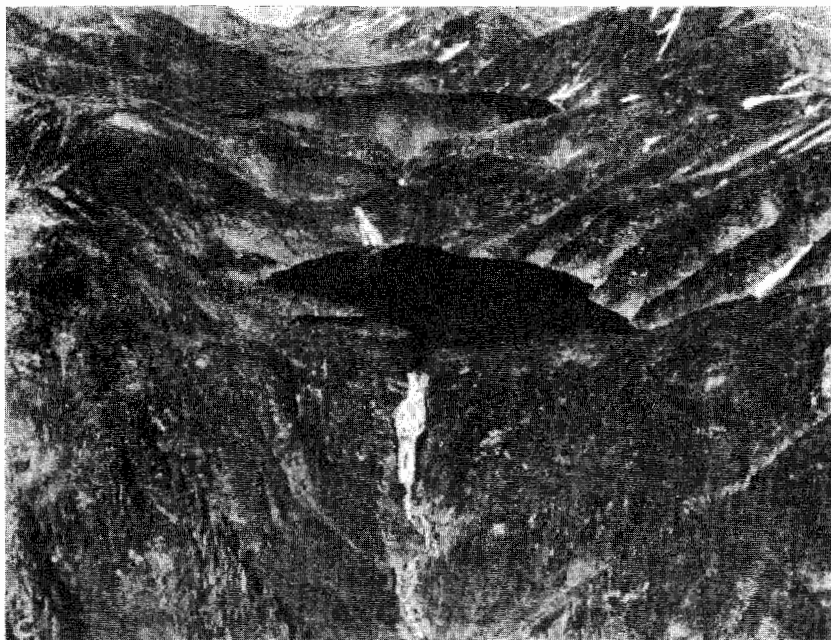
*Figura 11-1.* Três tipos de habitats de águas paradas (lênticos). *A.* Uma lagoa com plantas aquáticas enraizadas, na zona litoral. *B.* Uma lagoa de herdade ordenada, sem plantas enraizadas, na zona litoral (lagoa de margem «limpa»). (*A* e *C* são fotografias do U. S. Forest Service; *B* é uma fotografia do USDA Soil Conservation Service.)

Ainda que a temperatura seja, portanto, menos variável na água do que no ar, ela é, todavia, o mais importante factor limitante, porque, na maioria dos casos, os organismos aquáticos têm pequena tolerância às suas oscilações (são estenotérmicos, ver Capítulo 5, Secção 2). Assim, mesmo uma poluição térmica moderada causada pelo homem pode provocar vastos efeitos (ver Capítulo 17). Por outro lado, as mudanças de temperatura produzem padrões característicos de circulação e estratificação (a desenvolver mais adiante), com grande influência na vida aquática. As grandes massas de água têm forte influência sobre o clima das áreas terrestres adjacentes (ver página 196).

A medição da temperatura da água é feita mais cómoda e eficientemente com sensores electrónicos, como os termistores. Agora, a leitura e o registo directos dos termistores facilitam ao estudante principiante a tarefa de anotar um «perfil térmico» de habitats aquáticos.

### **Transparência**

A penetração da luz é muitas vezes limitada pelas matérias em suspensão que reduzem a zona fotossintética, onde quer que o habitat aquático tenha profundidade apreciável. A turvação, principalmente quando provocada pelas partículas de



*Figura 11-1. C. Uma série, no Alasca, de lagos oligotróficos de grande altitude e de origem glaciár.*



argila e areia, é muitas vezes um factor limitante. Ao contrário, quando é provocada por organismos vivos, as medições da transparência tornam-se índices de produtividade. A transparência pode ser medida por meio do *disco de Secchi* (criado por A. Secchi, um italiano que o introduziu em 1865), que consiste num disco branco, com cerca de 20 cm de diâmetro, que se vai mergulhando na água até desaparecer da vista. A profundidade a que deixa de ser visto é chamada *transparência ao disco de Secchi* e pode ir de alguns centímetros, em massas de água muito turvas, até 40 metros num lago improdutivo de grande altitude, como sucede no Crater Lake do Crater Lake National Park, Oregon. Para os bem estudados lagos de Wisconsin, a transparência ao disco de Secchi representa a zona na qual ainda penetram 5 por cento da radiação solar que chega à superfície. Se bem que a fotossíntese se realize a intensidades menores, os 5 por cento limitam a profundidade da zona de maior actividade fotossintética. Embora seja óbvio que aparelhos foto-sensíveis modernos proporcionam dados mais precisos sobre a penetração da luz, o disco de Secchi é ainda considerado um instrumento útil pelos limnologistas (Hutchinson, 1957, página 399). Os administradores de pisciculturas servem-se, muitas vezes, daquela técnica para ajustar a quantidade de fertilizantes, de modo a obter um bom, embora não excessivo, crescimento do fitoplâncton. O disco de Secchi e o termógrafo electrónico são dois aparelhos simples e baratos que o estudante principiante pode usar para obter uma ideia aproximada das importantes relações entre a temperatura e a luminosidade em lagos e lagoas.

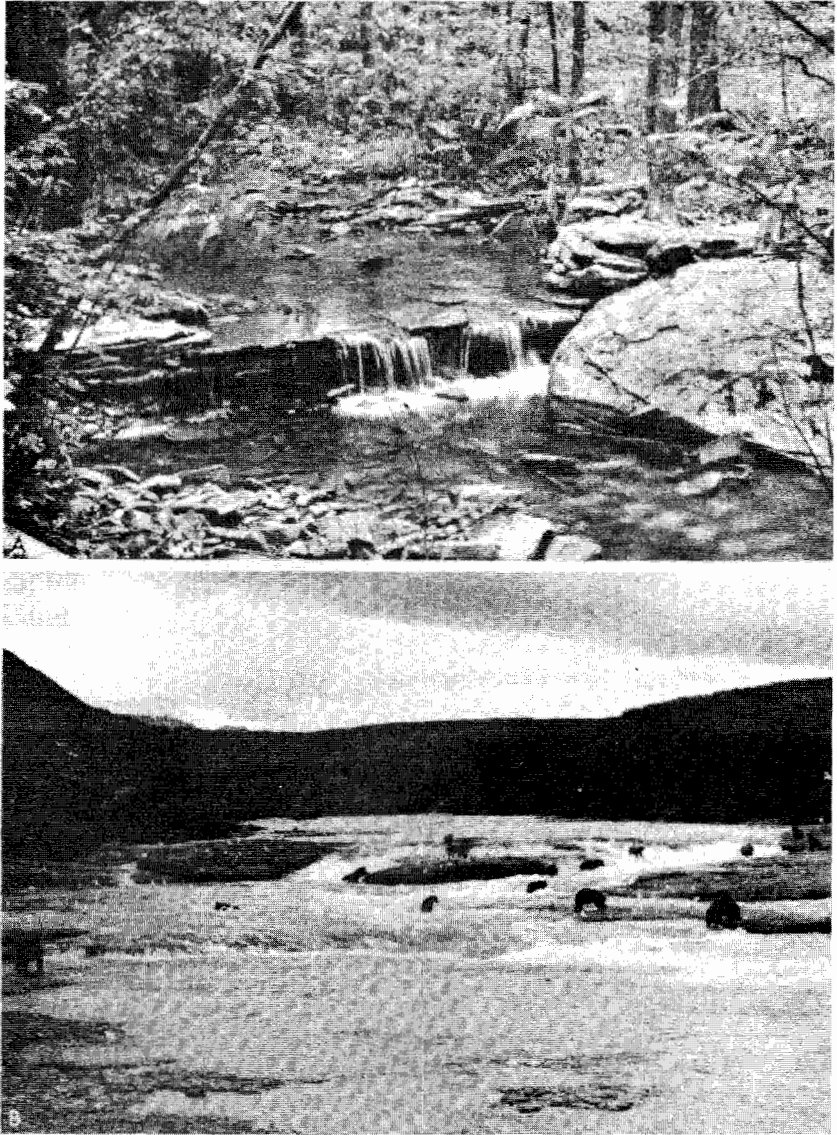
A absorção exponencial da luz pela água foi analisada no Capítulo 3 (página 60). Para que se visualize como a transparência está relacionada com a eutroficação progressiva e a sua inversão subsequente, veja-se a Figura 16-5.

## **Corrente**

Dado que a água é «densa», a acção directa da corrente é um importante factor limitante, especialmente em cursos de água. Por outro lado, a corrente determina largamente a distribuição de gases vitais, sais e organismos pequenos.

## **Concentração de Gases Respiratórios**

As concentrações de oxigénio e de dióxido de carbono na água doce são frequentemente um factor limitante, em nítido contraste com o que sucede na água salgada (ver Capítulo 5, Secção 5). Nesta «era de poluição» a concentração de oxigénio dissolvido (O.D.) e a carência biológica de oxigénio (C.B.O.) são os factores físicos mais frequentemente medidos e intensamente estudados. A medição



*Figura 11-2.* Dois cursos de água mostrando a estreita interdependência entre os cursos de água e as respectivas bacias hidrográficas. *A.* Um pequeno curso de água em área de bosque, cujo biota está quase inteiramente dependente da importação de folhas e de outros detritos orgânicos provenientes da floresta. *B.* Um rio salmonícola no Alasca em fase de «fluxo» de salmão, quando estão a ser «exportados» biomassa e nutrientes minerais por predadores de respiração aérea (ursos e gaivotas) que se vão alimentando de peixe. (*A.* Fotografia do Soil Conservation Service; *B.* Fotografia do Fish and Wildlife Service, U. S. Dept. Interior.)

do oxigênio dissolvido foi discutida com algum pormenor no Capítulo 2 (página 21), assim como o seu uso como índice de produtividade no Capítulo 3 (páginas 87-89). Para que se visualize a «quebra de oxigênio» induzida pela poluição e suas consequências em termos de biota, veja-se a Figura 16-6. Uma vez que o  $O_2$  e o  $CO_2$  se comportam como regra reciprocamente, os ecologistas da poluição estão cada vez mais interessados com o enriquecimento do que com o efeito limitante do  $CO_2$  nas águas doces (ver páginas 168 e 199).

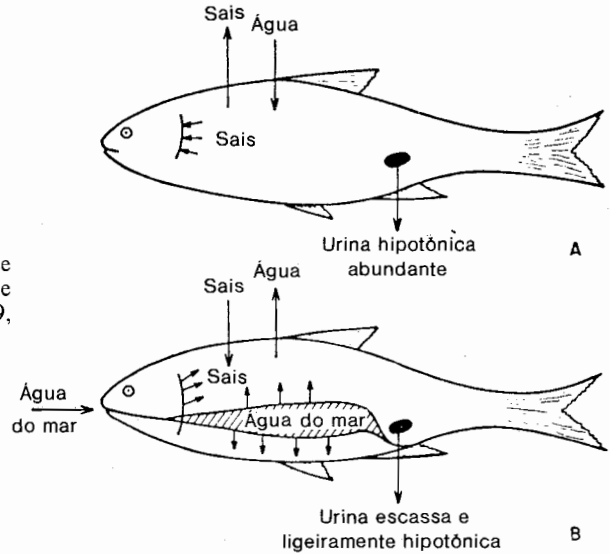
### Concentração de Sais Biogénicos

Os nitratos e os fosfatos parecem ser, até certa concentração, os factores limitantes em quase todos os ecossistemas de água doce (ver Capítulo 5, Secção 5, subdivisão 6 e Capítulo 5, Secção 3, exemplo 3). Em águas calmas, quer de lagos quer de cursos de água, o cálcio e outros sais também podem ser limitantes. Com excepção de algumas nascentes minerais, mesmo a água doce mais pesada tem uma salinidade menor do que 0,5 partes por mil, em comparação com as 30 a 37 partes por mil no caso da água do mar (ver Figura 12-3, página 527).

Duas outras características dos habitats de água doce podem influenciar o número e a distribuição das espécies presentes (ou a riqueza qualitativa do biota). Dado que os habitats de água doce estão, muitas vezes, isolados uns dos outros pela terra ou pelo mar, os seres vivos com meios reduzidos para transpor essas barreiras podem estar ausentes de locais que, de outro modo, lhes seriam favoráveis. Os peixes estão particularmente sujeitos a esta limitação; por exemplo, rios separados por terra apenas algumas milhas uns dos outros, embora isolados quanto a água, podem ter os seus nichos ocupados por espécies diferentes. Por outro lado, a maior parte dos pequenos seres vivos — algas, crustáceos, protozoários e bactérias, por exemplo — possuem poderes de dispersão surpreendentes (ver Capítulo 7, Secção 11). Assim, pode-se encontrar o mesmo pequeno crustáceo (*Daphnia*, por exemplo) em charcos dos Estados Unidos e da Inglaterra. Um manual de invertebrados de água doce escrito para as Ilhas Britânicas, por exemplo, quase serve para os Estados Unidos. Pelo menos no que respeita a famílias e a géneros, as plantas inferiores e os invertebrados de água doce apresentam um grande cosmopolitismo.

Os seres vivos de água doce têm um problema concreto a «resolver» no que diz respeito a osmorregulação. Como a concentração de sais é maior nos fluidos internos do corpo ou das células do que no ambiente de água doce (isto é, os fluidos são hipertónicos), então a água doce tende a entrar no corpo por osmose, se as membranas forem facilmente permeáveis a este líquido (Figura 11-3A), ou o teor de sais tem de aumentar, quando as membranas foram relativamente impermeáveis. Os animais de água doce, como sejam os protozoários com as suas finas membranas

Figura 11-3. Osmorregulação em água doce (A), comparada com a do peixe marinho de espinha (B). (De Florkin e Morgulis, 1949, segundo Baldwin.)



celulares e os peixes com as suas guelras, necessitam de mecanismos eficientes de excretar água (constituídos por vacúolos contrácteis nos protozoários e pelos rins nos peixes) ou o seu organismo incharia e rebentaria! Dificuldades de regulação osmótica podem explicar, parcialmente pelo menos, que um grande número de animais marinhos — na realidade grupos sistemáticos completos — nunca tenham sido capazes de invadir as águas doces. Pelo contrário, os peixes teleósteos (também as aves e os mamíferos marinhos), cujos fluidos do corpo têm um conteúdo salino inferior ao da água do mar (isto é, são hipotônicos), têm sido capazes de reinvidir o mar, mediante desenvolvimento de um tipo de osmorregulação metabólica que implica excreção de sal e retenção de água, como se ilustra na Figura 11-3B.

## 2. CLASSIFICAÇÃO ECOLÓGICA DOS ORGANISMOS DE ÁGUA DOCE

Como os seres vivos de água doce (ou em qualquer outro habitat) não estão dispostos numa ordem taxonómica (tal como sucede em textos taxonómicos ou em museus sistemáticos) é útil uma classificação com base ecológica. Em primeiro lugar, podem ser classificados segundo os nichos principais, com base na sua posição na cadeia de energia ou de alimentos (ver Capítulo 2, Secção 1, Figura 2-2 e Capítulo 3, Secções 2-4), como se segue:

Autótrofos (Produtores):

plantas verdes e microrganismos quimiossintéticos.

Fagótrofos (Macroconsumidores): primários, secundários, etc.; herbívoros, predadores, parasitas, etc.

Saprótrofos (Microconsumidores ou Decompositores): subclassificados de acordo com a natureza do estrato orgânico decomposto.

Dentro destes níveis tróficos, é em geral instrutivo reconhecer as espécies que actuam como dominantes principais (ver Capítulo 6, Secção 2).

Acessoriamente, os organismos aquáticos podem ser classificados de acordo com a sua *forma de vida* ou *hábito de vida*, com base no seu modo de vida, como se segue:

**Bentos:** Seres vivos fixos assentes sobre o fundo ou vivendo nos sedimentos do fundo. Os animais bentónicos podem ser subdivididos, de acordo com o seu modo de alimentação, em *filtradores* e *comedores de sedimentos* (uma ameijoia e um caracol aquático, respectivamente, serviriam de exemplos).

**Perifiton ou *Aufwuchs* (\*):** Seres vivos (animais ou plantas) fixados ou ligados a caules e folhas de plantas com raiz, ou a outras superfícies situadas acima do fundo.

**Plâncton:** Organismos flutuantes cujos movimentos são mais ou menos dependentes das correntes. Enquanto alguns componentes do zooplâncton possuem movimentos natatórios activos, que os ajudam a manter uma posição vertical, o plâncton no seu conjunto é incapaz de se deslocar contra a corrente. Na prática o *plâncton de rede* é aquele que é capturável com uma rede fina arrastada lentamente dentro de água; o *nanoplâncton* é demasiado pequeno para ser capturado com uma rede e deve ser colhido da água por meio de um frasco ou uma bomba.

**Nécton:** Seres vivos nadadores que se deslocam à vontade (e portanto são capazes de evitar as redes para plâncton, frascos de colheita, etc.). Peixes, anfíbios, grandes insectos aquáticos e outros.

**Neuston:** Seres vivos mantendo-se ou nadando na superfície.

---

(\*) A palavra alemã *Aufwuchs*, proposta por Ruttner (1953), é porventura mais apropriada do que a inglesa «periphyton».

Finalmente, os organismos podem ser classificados de acordo com a região ou sub-habitat. Nas lagoas e lagos, são em geral evidentes três zonas, como se ilustra no diagrama da Figura 11-4:

- Zona litoral:** A zona de águas pouco profundas, em que a luz penetra até ao fundo; tipicamente ocupada por plantas com raízes nos lagos e lagoas naturais, mas não necessariamente em tanques de terra «de aquicultura ordenada» (ver Figura 11-1).
- Zona limnética:** A zona de água profunda até à profundidade de efectiva penetração da luz, chamado o *nível de compensação* que é a profundidade a que a fotossíntese compensa a respiração. Em geral, este nível está situado a uma profundidade em que a intensidade luminosa é cerca de 1 por cento da intensidade da plena luz solar (compare-se com a profundidade da «transparência do disco de Secchi» examinada na secção anterior). A comunidade desta zona é composta unicamente por plâncton, nécton e por vezes neuston. Esta zona está ausente nas lagoas pequenas e pouco profundas. O termo *zona eufótica* refere-se ao estrato iluminado total, incluindo as partes litoral e limnética.
- Zona profunda:** A área do fundo e das águas profundas abaixo do nível de penetração da luz. Esta zona não existe com frequência nas lagoas.

Nos cursos de água são, no geral, evidentes duas zonas principais.

- Zona dos rápidos:** águas baixas onde a velocidade da corrente é suficientemente grande para deixar o fundo livre de sedimentos ou vasa e de materiais soltos, proporcionando assim um fundo firme. Esta zona é ocupada especialmente por organismos bênticos ou perifíticos que permanecem aderentes ou fixos ao substrato firme, assim como nadadores vigorosos como os peixes rápidos (trutas, por exemplo).
- Zona de remanso:** constituída por água mais profunda, onde a velocidade da corrente é pequena e a vasa e outros materiais soltos tendem a sedimentar no fundo, dando origem a um estrato brando, desfavorável para o bentos de superfície, mas favorável aos organismos escavadores, ao nécton e, em alguns casos, ao plâncton.

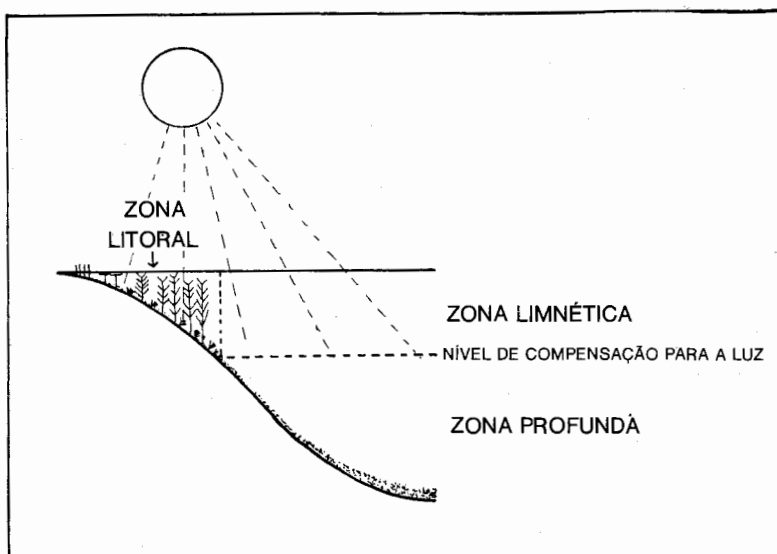


Figura 11-4. As três zonas principais de um lago.

Devem ser postos em evidência dois aspectos. Para clarificar a função ecológica ou nicho de dada população, deve ser determinada a sua posição nas três classificações anteriores. Assim, uma diatomácea, que vive suspensa na zona de águas livres, deve ser classificada como um produtor planctônico da zona limnética. Caso se verificasse, além disso, que era muito abundante durante a Primavera e escassa nas outras estações, poder-se-ia afirmar que era a população dominante principal, entre os produtores da comunidade limnética, durante a estação primaveril ou vernal. O segundo ponto importante a notar é o de que a classificação ecológica de uma dada espécie pode ser diferente durante as diversas fases do seu ciclo biológico. Assim, um animal pode ser um consumidor primário durante o estado larvar e secundário quando adulto (o cabeçudo, por exemplo), ou ainda, um animal poderá ser membro da comunidade de profundidade durante o estado de larva (por exemplo um quironomídeo) e deixar a água quando adulto. A este respeito a classificação ecológica é completamente diferente da sistemática que, naturalmente, não muda com as diferentes fases do ciclo biológico. Outros factores (competição, tolerância, etc.) que afectam o nicho ecológico de um organismo foram discutidos no Capítulo 8.

### 3. O BIOTA DE ÁGUA DOCE (FLORA E FAUNA)

As principais divisões das plantas e muitos dos principais fila animais estão representados por um ou mais géneros nas comunidades de água doce. Consi-

derando o ambiente água doce como um todo, as algas são os produtores mais importantes, vindo em segundo lugar as espermatófitas aquáticas. Excepto para as naiadácias e as lentilhas de água (lemnácias), a maior parte das plantas aquáticas superiores são membros de diversas famílias em que a maioria das respectivas espécies é terrestre.

Entre os consumidores animais, há quatro grupos que provavelmente constituem a quase totalidade da biomassa na maioria dos ecossistemas de água doce, nomeadamente, moluscos, insectos aquáticos, crustáceos e peixes. Anelídeos, rotíferos, protozoários e helmintas apresentam, em geral, menor importância, embora em casos especiais qualquer destes grupos possa assumir grande relevância na «economia» do sistema.

Entre os saprótrofos, as bactérias e os fungos aquáticos parecem ter igual importância no desempenho da função vital de reduzir a matéria orgânica à forma inorgânica, que pode ser então novamente utilizada pelos produtores. Como foi acentuado no Capítulo 4, Secção 7, as bactérias e os fungos são mais importantes nas zonas em que há grande quantidade de detritos orgânicos (e nas águas poluídas com matérias orgânicas); são menos numerosos em águas limnéticas não poluídas. A distribuição e as actividades dos microrganismos nos habitats aquáticos serão analisadas no Capítulo 19.

Resumindo, o aluno principiante deveria familiarizar-se em primeiro lugar com algas, bactérias e fungos, as espermatófitas aquáticas, os crustáceos, os insectos aquáticos, os moluscos e os peixes. Eles são os «actores» chave nos ecossistemas de água doce.

#### **4. COMUNIDADES LÊNTICAS**

A zonagem geral característica das lagoas e dos lagos está esquematizada na Figura 11-4. Os organismos característicos das diversas zonas vêm ilustrados nas Figuras 11-5, 11-6 e 11-7. Segue-se uma breve nota dedicada especialmente à organização das comunidades nestes zonas. Para ajudar a identificação e para efeitos de descrição das biológicas, aconselha-se a consulta de tratados sobre a biologia da água doce, bem como das monografias e manuais para uso local.

##### **A Natureza das Comunidades na Zona Litoral**

1. PRODUTORES. Entre os produtores da zona litoral existem dois tipos principais: plantas com raízes ou bênticas, pertencendo a maior parte à divisão das Espermatófitas (plantas com sementes), e fitoplâncton ou plantas verdes flutuantes,



que são principalmente algas (ver Figura 11-5). Nalguns casos são importantes as lentilhas, que são espermatófitas não fixadas ao fundo pertencentes ao neuston. De facto, nalgumas lagoas podem, em certas estações, formar um lençol quase contínuo à superfície e «encobrir» as outras plantas verdes. Quando uma lagoa ou lago é poluído com um excesso de nutrientes, as algas do tipo filamentosas (Figura 11-5, números 8 e 9) desenvolvem muitas vezes fortes «florações» que são arrastadas para a superfície pelo oxigénio nelas retido. Então o oxigénio produzido pela fotossíntese escapa-se em grande parte para o ar e quando a floração morre o oxigénio da água é consumido, muitas vezes dificultando a respiração do peixe ou matando-o. É importante que os leigos compreendam este processo, já que, em primeira análise, julgar-se-ia que o rápido crescimento das algas iria aumentar o teor em oxigénio dissolvido da água; na sequência agora descrita o resultado final é exactamente o oposto.

Tipicamente, as plantas aquáticas com raízes formam zonas concêntricas no interior da zona litoral, observando-se a substituição duns grupos por outros, à medida que a profundidade da água varia (tanto no espaço como no tempo). Pode ser resumidamente descrito um esquema representativo das águas superficiais até às mais fundas, como se segue (não se deve admitir que em qualquer massa de água estejam presentes ou dispostas pela ordem apresentada todas as três zonas):

(a) Zona de vegetação emergente: plantas com raízes, com as principais superfícies fotossintéticas projectando-se acima do nível da água. Neste caso, o anidrido carbónico para a formação do alimento é extraído do ar, mas as outras matérias-primas são obtidas sob a superfície da água. As plantas aquáticas enraizadas muitas vezes «recuperam» nutrientes dos sedimentos anaeróbios do fundo e assim constituem uma útil «bomba de nutrientes» para o ecossistema (ver página 173). As tabuas, pertencentes a várias espécies do género *Typha*, são o produtor dominante, muito difundido, e podem ser consideradas um «tipo» para este nicho. Ocorrem numa vasta gama de latitudes devido à sua propensão para originar ecotipos e variedades (ver página 149). Outras plantas desta categoria incluem o castanho (*Scirpus*), sagitária (*Sagittaria*), espadanas (*Sparganium*), ciperáceas do género *Eleocharis* e pontedérias (*Pontederia*). As plantas emergentes, juntamente com as da margem húmida, formam um importante elo entre os ambientes aquático e terrestre. Servem de alimento e abrigo a animais anfíbios, como o rato almiscarado por exemplo, e fornecem o meio adequado para a entrada e a saída dos insectos aquáticos que passam uma parte da vida na água e outra parte na terra.

(b) Zona de plantas enraizadas e com folhas flutuantes. O golfão ou nenúfar (*Nymphaea*), cerca de 4 espécies, representa o «tipo» desta zona na metade leste dos Estados Unidos, mas outras plantas (do género *Brasenia*, por exemplo) têm um tipo fisionómico semelhante. Esta zona é ecologicamente similar à anterior, embora as superfícies fotossintéticas horizontais possam reduzir mais fortemente a penetra-

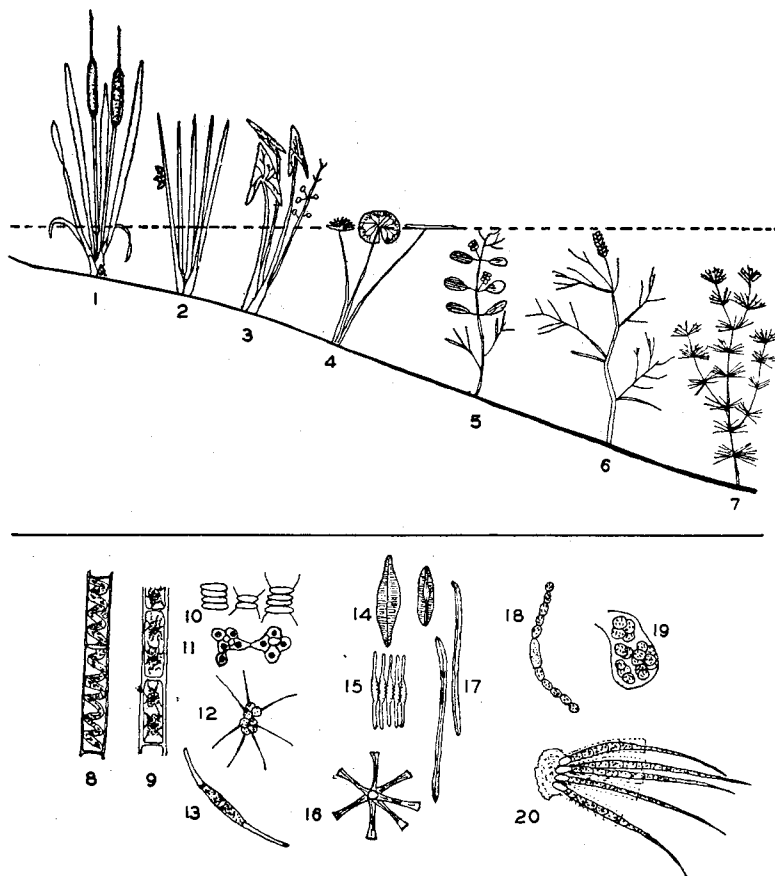


Figura 11-5. Alguns produtores de comunidades lênticas, incluindo plantas litorais enraizadas, emergentes, flutuantes e submersas (1-7), algas filamentosas (8-9) e fitoplâncton (10-20). O fitoplâncton inclui representantes de algas verdes (10-13), diatomáceas (14-17) e algas verde-azuis (18-20). Observe-se que o fitoplâncton exhibe adaptações de «flutuação» que lhe permite manter-se suspenso ou, pelo menos, reduzir marcadamente a velocidade de imersão (estes organismos não têm, naturalmente, capacidade própria de movimento) – por exemplo, redução no material integumentário, auxiliares de flutuação e hábito de vida colonial, que aumentam a área da superfície, e vacúolos de gás, indicados por pontos negros nas células das algas verde-azuis (18-20). Os organismos representados são os seguintes: 1, tabua (*Typha*); 2, castanhó (*Scirpus*); 3, sagitária (*Sagittaria*); 4, golcão (*Nymphaea*); 5 e 6, duas espécies de plantas aquáticas de lagoa do género *Potamogeton* (*P. diversifolia*, *P. pectinatus*); 7, uma espécie do género *Chara*; 8, *Spirogyra*; 9, *Zygnema*; 10, *Scenedesmus*; 11, *Coelastrum*; 12, *Richteriella*; 13, *Closterium* (um desmido); 14, *Navicula*; 15, *Fragilaria*; 16, *Asterionella* (que flutua na água como um paraquedas); 17, *Nitzschia*; 18, *Anabaena*; 19, *Microcystis*; 20, *Gloeotrichia* (19 e 20 representam partes de colónias encerradas numa matriz gelatinosa). (8 a 17 reproduzidos de Needham e Needham, 1941; 18 a 20 reproduzidos de Ruttner, 1963.)

ção da luz na água. As superfícies inferiores das folhas dos nenúfares fornecem bons locais para repouso de animais e para as suas posturas.

(c) Zona de vegetação submersa: plantas enraizadas ou fixadas, completamente submersas ou quase. As folhas são em geral delgadas e finamente divididas, adapta-

das para a troca de nutrientes com a água. As serralhas (*Potamogeton*) constituem de facto um dos maiores géneros de plantas aquáticas com raízes, tendo cerca de 65 espécies, que ocorrem em todas as zonas temperadas do Globo. Existem outros géneros da mesma família (*Ruppia*, *Zannichellia*), também muito espalhados, que podem ter maior importância local do que as espécies de *Potamogeton*. Outras plantas submersas aquáticas, importantes nos Estados Unidos, incluem representantes dos géneros *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Elodea* ou *Anacharis*, *Najas* e *Vallisneria*. O género *Chara* e os géneros relacionados *Nitella* e *Tolypella* são em geral classificados como algas, embora se encontrem fixados ao fundo e tenham um tipo fisionómico que se assemelha ao das plantas superiores. O género *Chara* pode ser assim classificado, do

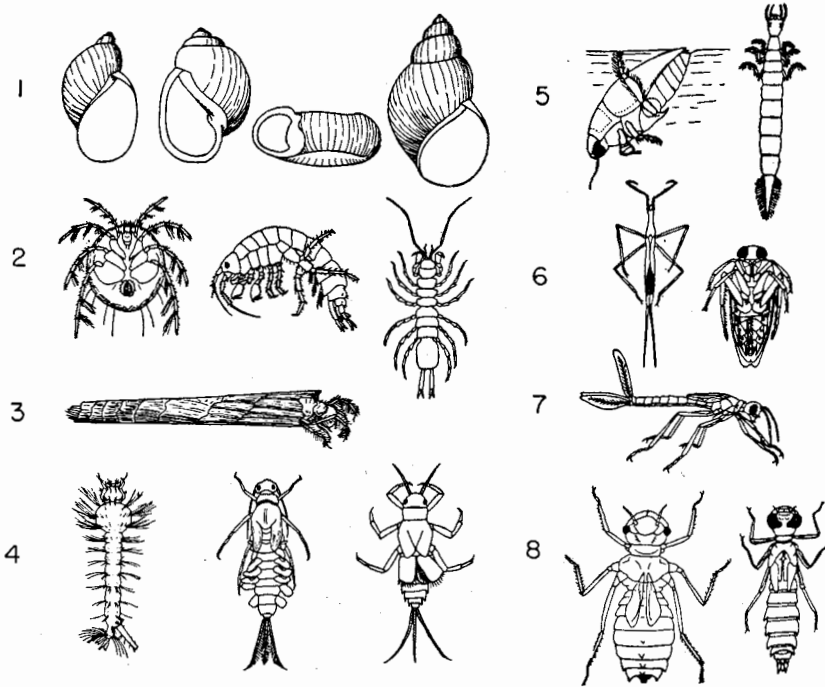


Figura 11-6. Alguns animais representativos da zona litoral de lagoas e lagos. As séries 1 a 4 são essencialmente formas herbívoras (consumidores primários); as séries 5 a 8 são predadores (consumidores secundários). 1. Caracóis de lagoa (da esquerda para a direita): *Lymnaea (pseudosuccinea) columella*; *Physa gyrina*; *Helisoma trivolvis*; *Campeloma decisum*. 2. Pequenos artrópodes que vivem no fundo ou próximo deste ou associados com plantas ou detritos (da esquerda para a direita): um hidrácario, *Hydracarina (Mideopsis)*; um anfípode (*Gammarus*); um isópode (*Asellus*). 3. Uma larva de tricóptero de lagoa (*Triaenodes*), com o seu casulo leve e portátil. 4. (da esquerda para a direita): uma larva de mosquito (*Culex pipiens*); uma ninfa aderente ou perifítica de efemeróptero (*Cloeon*); uma larva bêntica de efemeróptero (*Caenis*) — note-se as capas que protegem do lodo as brânquias. 5. Um coleóptero predador mergulhante, *Dytiscus*, adulto e (à direita) larva. 6. Dois hemípteros predadores, um «escorpião da água», *Ranatra* (Nepidae) e (à direita) um «nadador de costas», *Notonecta*. 7. Uma ninfa de libelinha, *Lestes* (Odonata-Zygotera); notar as três brânquias caudais. 8. Duas ninfas de tira-olhos (Odonata-Anisoptera), *Helocordulia*, um tipo saltitante de pernas compridas (bentos), e (à direita) *Aeschna*, um tipo esguio e trepador (perifiton). (Reproduzido de Robert W. Pennak, «Fresh-water Invertebrates of the United States», 1953, The Ronald Press Company.)

ponto de vista ecológico, juntamente com os produtores submersos acima citados. Muitas vezes marca o limite interno da zona litoral, visto ser capaz de se desenvolver em águas profundas.

Em todas as espécies de águas pouco profundas (lagoas, rios lentos e pântanos) as plantas aquáticas com raiz têm tendência para se tornarem mais importantes nos climas quentes. A produção primária das plantas emergentes é muito elevada, como referem alguns autores (Penfound, 1956; Westlake, 1963; ver também a secção sobre vegetação dos sapais do Capítulo 13). No sueste dos Estados Unidos da América

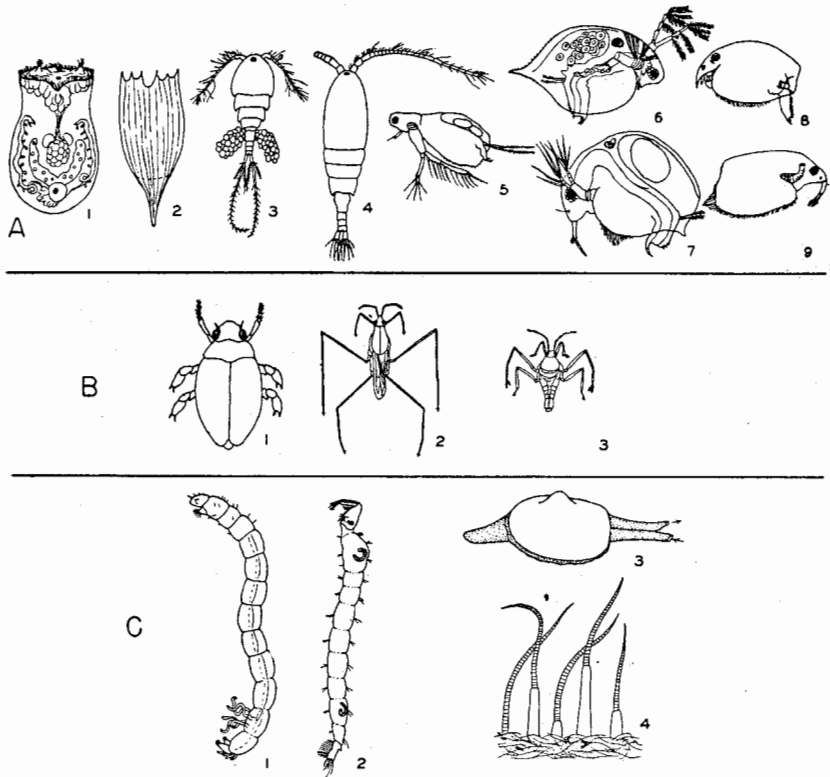


Figura 11-7. A. Exemplos de zooplâncton. Rotíferos: 1. *Aplanchna*; 2. *Notholca* (apenas a carapaça). Copépodes: 3. Um copépode ciclopóide, *Macrocylops*; 4. Um copépode calanóide, *Senecella*. Cladóceros (representantes de cada uma das cinco famílias): 5. *Diaphanosoma* (Sididae); 6. *Daphnia* (Daphnidae); 7. *Bosmina* (Bosminidae); 8. *Pleuroxus* (Chydoridae); 9. *Acantholeberis* (Macrothricidae). B. Zooneuston. 1. Um coleóptero rodopiante, *Dineutes* (Gyrinidae); 2. Um alfaiate, que caminha sobre a água, *Gerris* (Gerridae); 3. Outro caminhante aquático, de corpo largo, *Rhagovelia* (Velliidae). C. Alguns tipos característicos das zonas profundas. 1. Uma larva de quironomídeo ou verme vermelho, *Tendipes* (notar os pseudópodes e as brânquias abdominais); 2. Uma «larva fantasma», *Chaoborus* (notar dois sacos de ar que aparentemente permitem ao animal efectuar migrações verticais); 3. Um bivalve «casca de ervilha», *Musculium* (Sphaeriidae), com «pé» e dois sífões branquiais distendidos; 4. *Tubifex*, um anelídeo vermelho que constrói tubos no fundo e agita vigorosamente a extremidade posterior na água. (Reproduzido de Robert W. Pennak, «Fresh-water Invertebrates of the United States», 1953, The Ronald Press Company.)

e nos trópicos crescem tão bem que são muitas vezes consideradas como nocivas, porque cobrem as passagens aquáticas dificultando a navegação e a pesca. Em tais casos, a primeira reacção do homem é a de utilizar veneno (herbicidas, etc.), porém será mais prudente em muitos casos tentar cortá-las ou promover a sua apascentação, especialmente quando tenha sido demonstrado que a vegetação aquática possui valor nutritivo, muitas vezes alto (Boyd, 1968).

Os produtores desprovidos de raízes da zona litoral compreendem numerosas espécies de algas. Muitas encontram-se flutuando, tanto na zona litoral como na limnética (plâncton), embora algumas, sobretudo as que se fixam ou se associam a plantas com raiz, sejam especialmente características da zona litoral. Do mesmo modo, muitas espécies têm adaptações especiais para aumentar a flutuação e, portanto, são características da zona limnética. Como se ilustra na Figura 11-5, os tipos principais de algas são:

(1) Diatomácias (*Bacillariaceae*), possuindo invólucros de sílica com a forma de caixas e pigmento amarelo ou castanho nos cromatóforos, que encobre a clorofila verde. As diatomáceas são bons indicadores da qualidade da água (ver Figuras 6-6B e 16-5).

(2) Algas verdes (*Chlorophyta*), que incluem formas unicelulares como as desmídeas, formas filamentosas, tanto flutuantes como fixadas, e várias formas coloniais flutuantes. Nestas formas a clorofila não está encoberta por outro pigmento, e consequentemente as populações têm uma cor verde brilhante.

(3) Algas azuis-verdes ou azuis (*Cyanophyta*), relativamente simples e unicelulares ou em colónias, com clorofila difusa (não concentrada em cromoplastídeos), encoberta por pigmento azul esverdeado. Este grupo costuma ter grande importância ecológica por causa da enorme biomassa que pode desenvolver nas lagoas e lagos poluídos. Como se indicou no Capítulo 4, muitas das algas azuis são capazes de fixar o azoto gasoso, passando-o a nitratos e desempenhando assim na água a mesma função que as bactérias desempenham no solo. Muitas espécies de algas azuis são rejeitadas pelos comedores de plâncton (o que é uma razão para a formação de grandes biomassas). Os metabolitos excretados das células e os produtos de desagregação libertados durante a decomposição são, muitas vezes, tóxicos e transmitem mau gosto e odor à água potável; por isso, este grupo não é popular para os engenheiros sanitários! Em adição aos géneros ilustrados na Figura 11-5, poderão mencionar-se os *Oscillatoria* e *Rivularia*, que podem cobrir o fundo ou encontrar-se fixos aos caules e folhas das espermatófitas submersas.

As algas verdes filamentosas, como as dos géneros *Spirogyra*, *Zygnema*, *Oedogonium*, são frequentemente estudadas nos cursos elementares de botânica. Outras formas filamentosas assumem o tipo fisionómico do perifiton, tendo, com frequência, cada espécie de planta superior incrustações características de algas, parecendo viver os dois organismos associados numa relação comensal ou mutualista (ver Capítulo 7,

Secção 16). O género *Chara* parece constituir um substrato especialmente favorável, estando estas plantas quase sempre cobertas por uma camada de outras algas. Uma amostra de fitoplâncton flutuando livremente na zona litoral revelaria naturalmente numerosas diatomáceas, desmídeas e outras algas verdes, protozoários contendo clorofila (por isso holofíticos ou «produtores»), como a vulgar forma laboratorial *Euglena* e os seus numerosos parentes.

2. CONSUMIDORES. A zona litoral alberga maior variedade de animais do que as outras zonas. Todos os cinco «hábitos de vida» estão bem representados e todos os fila que têm representantes na água doce podem, quase sempre, estar presentes nesta zona. Alguns animais, especialmente do perifiton, demonstram uma zonagem paralela à das plantas enraizadas, porém, muitas espécies ocorrem mais ou menos em toda a zona litoral. A zonagem vertical é mais nítida nos animais do que a horizontal. Na Figura 11-6 ilustram-se alguns dos animais característicos de regiões litorais. Entre as formas do grupo perifiton, pousam ou estão agarrados a caules e folhas das plantas grandes, por exemplo, caracóis aquáticos, ninfas de libelinhas e de libélulas (*Odonata*), rotíferos, vermes chatos, briozoários, hidras e larvas de mosquitos. Os moluscos alimentam-se de plantas ou de *Aufwuchs*; as larvas de mosquitos são também grandes consumidores primários, procurando o alimento sob forma de detritos. As ninfas de tira-olhos e libélulas são exclusivamente carnívoras, empregando com sucesso o seu lábio extensível na captura de presas de tamanho adequado que casualmente passem ao seu alcance. Outro grupo que compreende consumidores primários e secundários pode ser encontrado em repouso ou em movimento no fundo, no meio da vasa ou dos detritos das plantas — por exemplo, as ninfas espalmadas de Odonata (de corpos achatados em vez de cilíndricos), lagostins, isópodos e certas ninfas de efemerópteros de fundo; no lodo, encontram-se enterrados odonatas e efemerópteros (alguns, em vez de se manterem completamente enterrados, colocam-se de forma a que certos prolongamentos do corpo atinjam a superfície do lodo para respirarem), bivalves, anelídeos e caracóis, e principalmente quironómidos e outras larvas de dípteros que vivem em pequenas galerias.

O nécton da zona litoral é frequentemente rico em espécies e em número de indivíduos. São conspícuos larvas e adultos de carochas de água e vários hemípteros adultos; alguns deles, especialmente os ditiscídeos e os notonectídeos, são carnívoros, enquanto os coleópteros hidrofídeos e haliplídeos, e «corixas» são, em parte pelo menos, herbívoros ou necrófagos. Diversas larvas e pupas de dípteros conservam-se suspensas na água, muitas vezes perto da superfície. Muitos animais deste grupo obtêm o ar da superfície, transportando uma bolha de ar na face ventral do corpo ou debaixo das asas para utilização enquanto imersos.

Os vertebrados anfíbios, rãs, salamandras, tartarugas e cobras-de-água, são quase exclusivamente membros da comunidade da zona litoral. Os girinos de rãs e de sapos são importantes consumidores primários, visto que se alimentam de algas

e de outros produtos vegetais, enquanto os adultos se situam num ou dois níveis tróficos mais altos. Os vertebrados de sangue frio aumentam de importância à medida que se caminha para o sul. Por exemplo, nas lagoas da Louisiana e da Florida a densidade populacional das rãs, cobras-de-água e tartarugas e, por isso, a sua importância ecológica, surpreendem aqueles que estão habituados apenas a lagos setentrionais.

Em geral, os peixes das lagoas circulam livremente entre a zona litoral e a limnética, porém, a maioria das espécies passa uma grande parte do tempo na zona litoral; muitas espécies estabelecem territórios e neles criam (ver Capítulo 7, Secção 15). Quase todas as lagoas têm uma ou mais espécies de pequenos peixes da família Centrarchidae. No sul dos Estados Unidos, pequenos peixes, especialmente do género *Gambusia*, são abundantes nas zonas de vegetação. Algumas espécies de achigãs, lúcio (*Esox*) ou do género *Lepisosteus* representam o fim da cadeia alimentar, no que respeita ao ecossistema lagoa (ver Capítulo 3).

O zooplâncton da zona litoral é bastante característico e difere do da zona limnética na predominância de crustáceos mais pesados e menos flutuantes, que por vezes se prendem às plantas ou descansam no fundo, quando não agitam activamente os seus apêndices. Os grupos importantes do zooplâncton litoral são (Figura 11-7A) espécies grandes e más nadadoras de Cladoceras («pulgas da água»), tais como algumas espécies de *Daphnia* e *Simocephalus*, algumas espécies de copépodos da família Cyclopoidea e todas as Harpacticoida, muitas famílias de ostracodos, e alguns rotíferos.

Finalmente, o neuston litoral (Figura 11-7B) consta de três espécies de insectos de superfície, que são familiares a todos aqueles que, mesmo casualmente, tenham observado uma lagoa: (1) girínídeos rodopiantes, os negros «percevejos da sorte» dos pescadores — estes coleópteros são únicos, pelo facto de terem o olho dividido em duas partes, uma metade para «ver» acima da água e a outra para visão debaixo da água; (2) os grandes alfaiates da família Gerridae que caminham sobre a água; e (3) os mais pequenos caminhamantes aquáticos, da família Veliidae. Menos visíveis são os numerosos protozoários e outros microrganismos que estão associados à película superficial (tanto sobre como sob ela).

Uma outra comunidade notável é a que se encontra nas areias da borda de água (muitas vezes designada por habitat psamolitoral). O exame desta área, aparentemente árida, revela um número notável de algas, protozoários, tardígrados, nemátodos e copépodos harpacticóides (ver Pennak, 1940; Neel, 1948).

## **A Natureza das Comunidades na Zona Limnética**

Os produtores de fitoplâncton, da zona de águas abertas, constam de algas dos três grupos previamente apontados e de flagelados verdes, semelhantes a algas, princi-

palmente os dinoflagelados, Euglenidae e Volvocidae. As formas limnéticas são, na sua maioria, microscópicas e daí não chamarem a atenção do observador casual, embora dêem muitas vezes um colorido verde à água. Todavia, o fitoplâncton pode exceder as plantas superiores em produção alimentar por superfície unitária. Na Figura 11-5 estão representados tipos de fitoplâncton típico das águas abertas. Muitas destas formas possuem apêndices ou outras adaptações que as ajudam a flutuar. A turbulência, ou os movimentos ascensionais da água causados pelas diferenças de temperatura, ajuda a manter o fitoplâncton perto da superfície onde a fotossíntese é mais eficiente. Um aspecto característico do fitoplâncton limnético nos lagos temperados do norte é a marcada variação sazonal na densidade das populações (Figura 11-8). As densidades muito altas, que surgem bruscamente e persistem por pouco tempo, são chamadas «florações» ou «pulsões» do fitoplâncton (ver páginas 72, 406 e 534). No norte dos Estados Unidos, as lagoas e os lagos exibem muitas vezes uma grande «floração» no princípio da Primavera e outra, em geral mais pequena, no Outono. A pulsação primaveril, que os limnologistas algumas vezes chamam «floração de Primavera», envolve tipicamente as diatomáceas e parece resultar da seguinte combinação de circunstâncias. Durante o Inverno, as baixas temperaturas da água e a luz pouco intensa determinam uma redução da fotossíntese, de maneira que os nutrientes regenerados se acumulam sem utilização. Com o aparecimento de condições favoráveis de temperatura e de luz, os organismos do fitoplâncton, que têm um alto potencial biótico, multiplicam-se rapidamente visto, na altura, os nutrientes não serem limitantes. No entanto, em breve os nutrientes se esgotam e a «floração» desaparece. Quando os nutrientes começam de novo a acumular-se, as algas azuis fixadoras de azoto, como a *Anabaena*, são muitas vezes responsáveis pelas «florações outonais», porque estes organismos são capazes de continuar a aumentar rapidamente apesar da redução no azoto dissolvido — isto é, até que o fósforo, a baixa temperatura, ou qualquer outro factor se torne limitante e detenha o surto de crescimento da população.

O zooplâncton limnético é composto de poucas espécies, embora o número de indivíduos possa ser grande. Copépodos, cladóceros e rotíferos são, em geral, os orga-

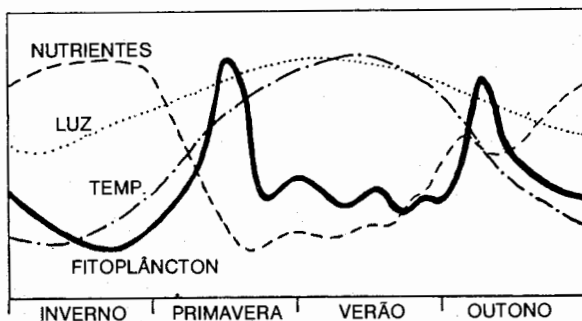


Figura 11-8. Mecanismo provável das pulsações do fitoplâncton em lagoas e lagos da zona temperada. Ver explicação no texto.



nismos mais importantes, sendo as espécies muito diferentes das encontradas na zona litoral. Os copépodos de antenas compridas ou calanóides (*Diaptomus* é um género comum) são especialmente característicos, embora as formas com antenas de tamanho médio (*Cyclops*) possam ser mais abundantes em massas de água mais pequenas. Os cladóceros limnéticos possuem formas flutuantes muito transparentes, como *Diaphanosoma*, *Sida* e *Bosmina*. Na Figura 11-7A, mostram-se dois géneros característicos de rotíferos planctónicos. Muitos dos crustáceos zooplânctónicos comportam-se como «filtros», por filtrarem bactérias, partículas de detritos e fitoplâncton por meio dos feixes de sedas dos apêndices torácicos. Estes organismos «pastam» as plantas, por assim dizer, à semelhança do que acontece com o gado relativamente à vegetação terrestre. Outros seres do zooplâncton são predadores. Como seria de prever, o zooplâncton pode apresentar «florações», ao mesmo tempo que o fitoplâncton ou logo a seguir, visto depender grandemente deste último. Alguns organismos do zooplâncton talvez possam utilizar matéria orgânica dissolvida, embora se julgue que a sua principal fonte de energia seja alimento em partículas.

A migração vertical diária constitui um aspecto muito característico do zooplâncton limnético dos lagos, como ficou descrito na Secção 7 do Capítulo 6; Figura 6-9.

Os copépodes e os cladóceros mostram um contraste interessante quanto a biologia e método de reprodução. Ambos alcançaram igual sucesso num nicho onde a multiplicação rápida se torna necessária para a sobrevivência. Os cladóceros reproduzem-se partenogeneticamente, desenvolvendo-se os ovos numa «câmara de incubação», espaço entre o corpo e a carapaça que envolve o corpo da fêmea. O desenvolvimento é directo, sem estado larvar. Os machos aparecem muito raramente, em geral, quando as condições se tornam desfavoráveis. Os ovos fertilizados transformam-se em ovos efípios, ou de «Inverno», possuindo um invólucro resistente e sendo capazes de sobreviver numa lagoa seca. Os copépodes, pelo contrário, não se reproduzem por partenogénese, mas a fêmea é capaz de armazenar o esperma de uma copulação em quantidade suficiente para muitas posturas. Assim, os copépodes são capazes de competir, quanto à rapidez de multiplicação, com outro plâncton que possua partenogénese ou reprodução assexuada. Os copépodes passam por um estado larvar designado «nauplius», de vida completamente livre. Assim, os copépodes e os cladóceros, os «codominantes» dos grupos de consumidores primários da zona limnética, ilustram o facto de adaptações paralelas poderem levar ao mesmo objectivo final.

O nécton limnético da água doce compõe-se quase exclusivamente de peixes. Nas lagoas, os peixes da zona limnética são os mesmos da zona litoral, embora em maiores massas de água algumas espécies possam estar confinadas à zona limnética. A maioria dos peixes de água doce alimenta-se no estado adulto de animais de tamanho apreciável e não de plâncton microscópico. Algumas espécies dos géneros *Dorosoma* e *Signalosa*, por exemplo, possuem «filtros» e alimentam-se de plâncton. Nos grandes reservatórios do sistema TVA aqueles peixes constituem um elo importante entre os

produtores e as espécies de interesse desportivo; a sua presença nestes lagos permite que os peixes desportivos, como o achigã e o lúcio, existam numa cadeia alimentar mais curta e sejam mais independentes da zona litoral, que pode ficar inacessível ao peixe durante as «baixas» sazonais. As espécies maiores daqueles géneros são menos desejáveis, porque atingem tamanhos excessivos para que sirvam de presa aos peixes predadores e assim privam aqueles da energia alimentar que continuam a obter num nível trófico inferior.

### **A Natureza das Comunidades na Zona Profunda**

Como não existe luz, os habitantes da zona profunda dependem, quanto às substâncias alimentares fundamentais, das zonas limnética e litoral. Por seu lado, a zona profunda fornece nutrientes «rejuvenescidos» que são levados pelas correntes e animais nadadores para outras zonas (ver Capítulo 2, Secção 3). A variedade de seres vivos da zona funda não é grande, como seria de esperar, porém o que aí existe pode ser importante. Os principais constituintes da comunidade são bactérias e fungos, especialmente abundantes na interfase água-lodo, onde se acumula a matéria orgânica, e três grupos de animais consumidores (Figura 11-7C): (1) «vermes vermelhos» ou larvas de Chironomidae possuidores de hemoglobina e anelídeos; (2) pequenos moluscos da família Sphaeriidae; e (3) «larvas fantasmas» ou *Chaoborus* (*Corethra*). Os dois primeiros grupos são formas bênticas; o último é uma forma de plâncton que sobe regularmente para a zona limnética durante a noite e desce para o fundo durante o dia (ver Figura 11-9). Os anelídeos vermelhos, muitas vezes, aumentam nas águas poluídas por esgotos domésticos; as zonas fortemente sépticas podem estar cobertas por camadas destes denominados «vermes de esgotos», que são o único organismo macroscópico então presente. As larvas de *Chaoborus* caracterizam-se por terem quatro sacos de ar, dois em cada extremo do corpo, que parecem servir de flutuadores e facultar também uma reserva suplementar de oxigénio. Estas larvas são apenas membros temporários do plâncton, sendo os adultos dípteros terrestres. A maioria dos organismos do plâncton de água doce conserva-se durante toda a sua vida com os mesmos tipos fisionómicos (isto é, holoplâncton), em nítido contraste com os organismos do plâncton marinho, muitos dos quais são somente membros temporários (isto é, meroplâncton). Todos os animais da zona profunda estão adaptados a suportar períodos de baixa concentração de oxigénio, enquanto muitas bactérias são capazes de subsistir sem oxigénio (anaeróbias). A importância da zona de transição entre os sedimentos oxidados e reduzidos já foi referida no Capítulo 2 (página 41) e será novamente considerada no capítulo sobre ecologia marítima.

## 5. LAGOS

Hutchinson (1957) na sua monografia *Treatise on Limnology* afirma: «Os lagos parecem, à escala de anos ou da duração da vida humana, traços permanentes da paisagem, embora sejam geologicamente transitórios, nascem geralmente de catástrofes, para amadurecer e morrer lenta e imperceptivelmente. A origem catastrófica dos lagos, nas idades glaciares ou em períodos de intensa actividade tectónica ou vulcânica, produziu uma distribuição localizada das suas bacias nas grandes extensões terrestres, porque os acontecimentos que originaram essas bacias, ainda que grandiosos, nunca se verificaram simultaneamente, ou de modo igual, por toda a parte. Os lagos, portanto, tendem a agrupar-se em *regiões de lagos*». A isto poderia acrescentar-se que o homem constrói febrilmente por todo o mundo lagos (geralmente chamados albufeiras), incluindo áreas onde não há lagos naturais. Ainda que não tenham nascido propriamente de uma catástrofe, os lagos artificiais são, também, provavelmente transitórios no sentido geológico (ver também Capítulo 9, Secção 4).

Como se indicou na Secção 1 deste capítulo, não se pode fazer uma distinção nítida entre lagos e lagoas. No entanto, existem importantes diferenças ecológicas além do tamanho. Nos lagos, as zonas limnética e funda são relativamente grandes, comparadas com a zona litoral. O inverso é verdadeiro para as massas de água geralmente designadas por lagoas. Assim, a zona limnética é a principal região «produtora» (região onde a energia solar é fixada e transformada em alimento) para o lago como um todo. O fitoplâncton e a natureza do fundo e o respectivo biota são de interesse basilar no estudo dos lagos. Por outro lado, a zona litoral é a principal região «produtora» para as lagoas, tendo as comunidades dessa zona interesse principal. A circulação da água nas lagoas é geralmente tal que a estratificação da temperatura ou do oxigénio é limitada; os lagos na zona temperada, a não ser quando sejam pouco profundos, tendem a tornar-se estratificados em certas estações. Examine-se este aspecto com maior pormenor.

### **Estratificação nos Lagos – O Padrão Clássico da Zona Temperada**

O ciclo sazonal típico, representado na Figura 11-9, pode descrever-se como se segue. Durante o Verão, as águas superficiais tornam-se mais quentes do que as do fundo; como consequência, apenas a camada superior quente circula, não se misturando com a água mais fria e mais viscosa e criando-se entre elas uma zona com forte gradiente de temperatura designada por *termocline*. A camada de água superior mais quente e circulante é o *epilimnion* («lago de superfície»), sendo a água mais fria e não circulante o *hipolimnion* («lago inferior»). Na Figura 11-9 observa-se a forte quebra de temperatura no termociclo durante os meses quentes de Verão. Se o

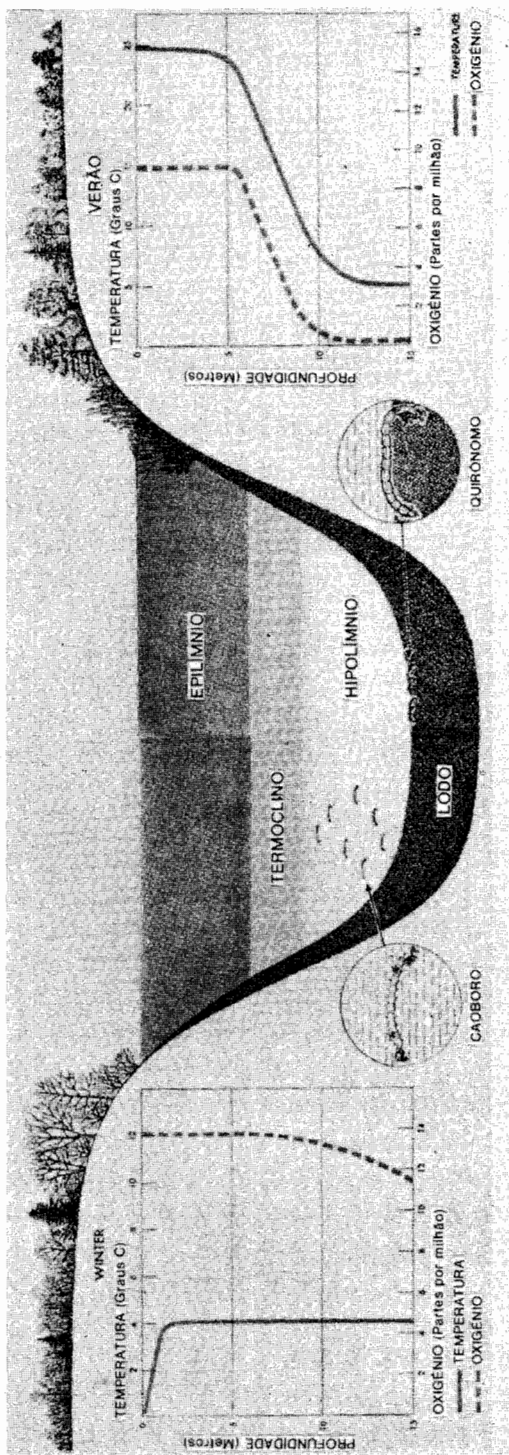


Figura 11-9. Estratificação térmica num lago temperado do norte (Linsley Pond, Conn.). Ilustram-se as condições de Verão à direita, e as de Inverno à esquerda. Observe-se que no Verão uma camada circulante de água quente e rica em oxigênio, o epilimnion, está separada das águas frias e pobres em oxigênio do hipolimnion por uma zona larga, denominada termocline, que é caracterizada por uma rápida alteração na temperatura e no oxigênio com o aumento da profundidade. Representam-se dois organismos típicos do hipolimnion (ver também Figura 11-7). (Segundo Decey, 1951.)

termociclo se situa abaixo da camada de penetração efectiva da luz (isto é, do nível de compensação), como muitas vezes acontece, a provisão de oxigénio esgota-se no hipolimnion, dado que, tanto as plantas verdes como o abastecimento da superfície ficam isolados. Note-se na Figura 11-9, como a provisão de oxigénio no hipolimnion do «Linsley Pond» desaparece no Verão. Isto é muitas vezes designado por período de estagnação estival no hipolimnion.

Com a chegada do tempo mais frio, a temperatura do epilimnion desce até ser a mesma do hipolimnion. Então, toda a água do lago começa a circular e o oxigénio volta outra vez às profundidades durante a «inversão do Outono». Quando a água superficial arrefece para além dos 4°C, dilata-se, tornando-se mais leve, conserva-se à superfície e gelaf, se a região é de clima frio, dando-se a estratificação de Inverno. No Inverno, a provisão de oxigénio não é, em geral, tão fortemente reduzida, porque a decomposição bacteriana e a respiração dos organismos não são tão grandes a temperaturas baixas, e a água comporta mais oxigénio a baixas temperaturas. A estagnação de Inverno não é, portanto, geralmente tão forte (ver Figura 11-9, gráfico da esquerda). Uma excepção a esta regra acontece quando a neve cobre o gelo e impede a fotossíntese, dando-se então um esgotamento de oxigénio em todo o lago e a «mortandade de Inverno» dos peixes.

Na Primavera à medida que o gelo funde e a água vai aquecendo, esta torna-se mais pesada e desloca-se para o fundo. Assim, quando a temperatura da superfície sobe a 4°C, o lago como que «respira fundo», — é o *retorno da Primavera*.

Este quadro clássico de duas inversões sazonais é típico de muitos lagos na América e Eurásia, mas não é de modo nenhum universal, mesmo na zona temperada. Observações pormenorizadas sobre a estratificação térmica foram efectuadas, pela primeira vez, nos lagos da Suíça, entre 1850 e 1900, por Simony e Forel, este último muito conhecido como o «pai da limnologia». Em 1904, Birge, que mais tarde se associou a Juday na famosa equipa de Birge e Juday, foi o primeiro a pôr em evidência a estratificação térmica nos lagos do Wisconsin. Em geral, quanto mais fundo é o lago, mais lenta é a estratificação e mais espesso é o hipolimnion.

O grau de esgotamento do oxigénio no hipolimnion, durante a estratificação de Verão, depende da quantidade de matérias em decomposição e da profundidade do termocline. Os lagos «ricos», do ponto de vista da produtividade, estão em geral sujeitos a uma perda maior em oxigénio durante o Verão do que os lagos «pobres», visto que a «chuva» de matéria orgânica das zonas limnética e litoral para a zona funda é maior nos primeiros. A eutroficação devida à aquicultura acelera a redução de oxigénio na zona profunda, como foi descrito no Capítulo 3 (página 88); ver também Figura 16-5, página 442. Assim, os peixes que são estenotérmicos e tolerantes para as temperaturas baixas apenas podem sobreviver nos lagos «pobres», onde as águas frias do fundo não se esgotam em oxigénio. Tais espécies foram as primeiras a desaparecer dos Grandes Lagos, nos Estados Unidos, com a eutroficação. Como já se

disse, os organismos inferiores estão adaptados a suportar a escassez de oxigénio durante períodos apreciáveis, ao contrário dos peixes da zona funda.

Se as águas de um lago forem muito transparentes e permitirem o desenvolvimento do fitoplâncton abaixo do termocline (na parte superior do hipolimnion), o oxigénio pode estar aí presente até em maior abundância do que à superfície, visto que, como já se referiu, as águas frias contêm mais oxigénio. Vê-se, por isso, que a zona eufótica não coincide necessariamente com o epilimnion. A primeira é determinada pela penetração da luz (é a zona «produtora»), a última pela temperatura. No entanto, é frequente coincidirem aproximadamente durante o período de estagnação estival.

### **Estratificação Térmica nos Trópicos**

Os lagos subtropicais, com uma temperatura de superfície que nunca desce abaixo dos 4°C, apresentam como regra um gradiente térmico distinto do cimo para o fundo, embora apenas tenham um período de circulação geral por ano, que ocorre no Inverno. Os lagos tropicais, com temperaturas elevadas à superfície (20 a 30°C), apresentam gradientes fracos e pequenas variações sazonais de temperatura a qualquer profundidade. As diferenças de densidade da água que, mesmo assim, resultam do fraco gradiente térmico podem produzir, no entanto, uma estratificação estável numa base mais ou menos anual. A circulação geral é portanto irregular e ocorre principalmente nas estações mais frescas. Os lagos tropicais muito profundos costumam apresentar-se apenas parcialmente misturados. Como será descrito adiante (ver página 409), a construção de albufeiras grandes e profundas nos trópicos está a causar importantes «desastres ecológicos», por uma falta de compreensão das diferenças existentes entre os ecossistemas terrestre e aquático tropicais e temperados.

Quanto a estes importantes tipos de circulação da água, os lagos do Globo podem ser, na sua maioria, convenientemente incluídos numa das seguintes categorias (Hutchinson, 1957):

1 – *Dimícticos* (míctico = misturado). Dois períodos sazonais de circulação livre, ou inversões, como se descreveu na secção anterior.

2 – *Monomícticos frios*. A temperatura da água nunca sobe acima dos 4°C (regiões polares); uma inversão sazonal no Verão.

3 – *Monomícticos quentes*. A temperatura da água nunca desce abaixo de 4°C (regiões temperadas quentes ou subtropicais); um período de circulação no Inverno.

4 – *Polimícticos*. Circulação mais ou menos contínua com apenas curtos períodos de estagnação, se os houver (regiões equatoriais a elevada altitude).

5 – *Oligomícticos*. Raramente (ou muito lentamente) misturados (termicamente estáveis), como em muitos lagos tropicais.

6 — *Meromicticos*. Permanentemente estratificados, a maior parte das vezes em resultado de uma diferença química entre as águas do hipolimnion e do epilimnion, como será descrito na página 502.

### **Distribuição Geográfica dos Lagos**

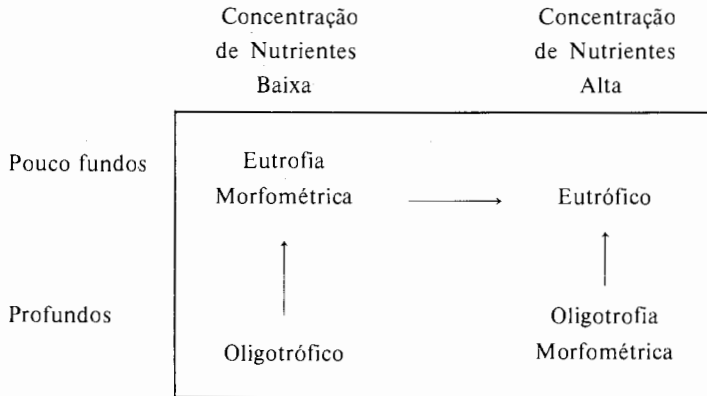
Os lagos naturais são mais numerosos nas regiões que sofreram alterações geológicas em épocas relativamente recentes, digamos nos últimos 20 000 anos. Assim, os lagos abundam nas regiões glaciares do norte da Europa, Canadá e norte dos Estados Unidos. Tais lagos constituíram-se quando os últimos glaciares se retiraram há cerca de uns 10 000 a 12 000 anos. Estes têm sido os lagos mais estudados pelos limnologistas europeus e americanos. Os lagos naturais são também numerosos nas regiões de recente elevação acima do nível do mar, como na Florida, e em regiões sujeitas a actividades vulcânicas recentes, como nas Cascades Ocidentais. Os lagos vulcânicos, formados quer em crateras extintas quer em vales obstruídos pela acção vulcânica, estão entre os mais belos do mundo. Por outro lado, os lagos naturais são raros nas regiões geologicamente antigas e muito recortadas dos Apalaches e Piedmont do leste dos Estados Unidos e em vastas zonas das grandes planícies não glaciares. Assim, vê-se que a história geológica de uma região determina se a presença de lagos é natural, para além de influenciar grandemente o tipo de lago, no que respeita aos minerais básicos que estarão disponíveis para incorporação no respectivo ecossistema. A precipitação é evidentemente importante, embora mesmo nos desertos possam existir lagos de certa extensão.

### **Classificação dos Lagos**

A investigação sobre os lagos, realizada por toda a parte, revelou que possuem uma grande variedade de combinações de propriedades, tornando difícil seleccionar uma base para uma classificação natural. Hutchinson, na sua monografia de 1957, refere nada menos do que 75 tipos de lagos baseados na geomorfologia e origem. No entanto, pode-se conseguir uma boa introdução ao fascinante assunto da ecologia mundial dos lagos, considerando três categorias: (1) a série oligotrófica-eutrófica dos vulgares lagos de água límpida, baseada na produtividade, (2) tipos especiais de lagos, e (3) albufeiras.

1. SÉRIE OLIGOTRÓFICA-EUTRÓFICA. Os lagos podem ser classificados, em qualquer região, de acordo com a produtividade primária (ver Capítulo 3, Secção 3), como foi proposto pelo limnologista pioneiro alemão Thienemann. A produtividade ou «fertilidade» de um lago depende dos nutrientes recebidos a partir do escoamento.

mento local, da idade geológica e da profundidade. Segue-se uma classificação simplificada, em que o sentido do desenvolvimento geológico está indicado por setas (a interacção dos processos de desenvolvimento geológico e da comunidade foi pormenorizadamente estudada no Capítulo 9, Secção 1):



Os lagos *oligotróficos* típicos («pobres em alimento») são fundos, com o hipolimnion maior do que o epilimnion e têm uma produtividade primária baixa. As plantas litorais são escassas e a densidade do plâncton é pequena, embora o número de espécies possa ser grande; os surtos de plâncton são raros, visto que os nutrientes raramente se acumulam o suficiente para produzir uma erupção populacional do fitoplâncton. Em virtude da baixa produtividade das águas da zona superior, o hipolimnion não está sujeito a uma forte carência de oxigénio e por isso os peixes estenotérmicos das águas frias do fundo, como sejam a truta de lago e o coregonus, são característicos desse estrato e, muitas vezes, exclusivos do hipolimnion nos lagos oligotróficos. Há também umas tantas formas de plâncton características de tais lagos (*Mysis*, por exemplo). Em resumo, os lagos oligotróficos são ainda «geologicamente novos» e têm-se modificado pouco desde a sua formação. Ao contrário, os lagos *eutrófico*s («ricos em alimento») são menos fundos e têm uma produtividade primária maior. A vegetação litoral é mais abundante, as populações de plâncton mais densas, e as «florações» planctónicas são características. Devido ao alto teor de matéria orgânica, a estagnação estival pode ser suficiente para eliminar os peixes de água fria. O Lago Mendota e a Lagoa Linsley (ver Figura 11-9) são exemplos de lagos eutrófico objecto de muito estudo; os Grandes Lagos e os Lagos Finger de Nova Iorque são lagos oligotrófico típicos.

A tendência geral para o aumento da produtividade com a redução da profundidade é ilustrada com os dados do Quadro 11-1. Estes dados também ilustram o tempo de renovação curto do fitoplâncton dos lagos (ver Capítulo 2, página 23) e o facto da biomassa da existência permanente poder ser mais influenciada pelo



tamanho dos indivíduos do que pela produtividade; por outras palavras, um novo exemplo do princípio de que a biomassa não está necessariamente correlacionada com a taxa de produção; ver Capítulo 3, página 66.

2. TIPOS ESPECIAIS DE LAGOS. Podem ser aqui mencionados sete tipos especiais de lagos:

(a) *Lagos distróficos, de água castanha, húmicos e turfosos*: geralmente têm altas concentrações de ácido húmico na água; os lagos turfosos têm margens em que surgem massas de turfa (onde o pH é em geral baixo) e acabam por se transformar em turfeiras.

(b) *Lagos fundos e antigos, com fauna endémica*: o Lago Baikal na Rússia é o mais famoso dos lagos antigos. É o mais fundo do mundo e foi originado por movimentos da crosta terrestre durante a era Mesozóica (idade dos répteis). Noventa e oito por cento das 384 espécies de artrópodes são endémicas (não se encontram em qualquer outra parte), incluindo 291 espécies de anfípodas. Oitenta e um por cento das 36 espécies de peixes são endémicas. Este lago é muitas vezes chamado «a Austrália da água doce», por causa da sua fauna endémica (ver Brooks, 1950). Recentemente foi noticiado que este lago está ameaçado por poluição industrial.

(c) *Lagos salgados dos desertos*: encontram-se em áreas sedimentares de drenagem em climas áridos, onde a evaporação excede a precipitação (donde resulta a concentração de sais). Exemplo: Lago *Great Salt*, no Utah. Possuem comunidades constituídas por poucas espécies (mas às vezes abundantes), capazes de suportar a alta salinidade. Os «camarões das salinas» (*Artemia*) são característicos.

(d) *Lagos alcalinos dos desertos*: ocorrem em áreas ígneas de drenagem em climas áridos: pH e concentração de carbonatos elevados. Exemplo: Lago *Pyramid*, Nevada.

(e) *Lagos vulcânicos*: lagos ácidos ou alcalinos associados a regiões vulcânicas activas (e recebendo águas do magma); condições químicas extremas, biota restrito. Exemplos: alguns lagos japoneses e filipinos.

(f) *Lagos meromícticos* (= parcialmente misturados), *quimicamente estratificados*: em contraste com a maioria dos lagos, em que as águas do fundo e da superfície se misturam periodicamente (isto é, *lagos holomícticos* ou «totalmente misturados»), alguns lagos apresentam-se permanentemente estratificados pela intrusão de água salina ou de sais libertados dos sedimentos, que criam uma diferença de densidade permanente entre as águas de superfície e de fundo. Neste caso, a separação entre as camadas com e sem circulação é «quimioclinal» em vez de termoclinal. Em tais lagos, o oxigénio livre e os organismos aeróbios estão naturalmente ausentes das águas do fundo. O Big Soda Lake, Nevada, e o Hemmeldorfersee, na Alemanha, são dois exemplos deste tipo.

(g) *Lagos polares*: as temperaturas da superfície mantêm-se abaixo de 4°C, ou ultrapassam este nível apenas durante um breve período estival em que

### Quadro 11-1

#### *Razão Entre a Biomassa da Existência Permanente e a Taxa Diária de Produção Primária em Sete Lagos da Suíça\**

LAGO	PROFUNDIDADE (m)	PRODUTIVIDADE (P) (kcal/m <sup>2</sup> /dia)	BIOMASSA (B) (kcal/m <sup>2</sup> )	B/P (renovação em dias)
1	215	5	20†	4,0
2	151	4	3††	0,75
3	134	4	7	1,75
4	84	6	24†	4,0
5	46	8	5††	0,62
6	36	9	12	1,33
7	16	11	10	0,91

\* De Findenegg, 1966.

† População dominada por espécies de algas grandes (macroplâncton).

†† População dominada por espécies de algas pequenas (microplâncton).

não há gelo e se pode verificar circulação. As populações de plâncton crescem rapidamente durante este período, muitas vezes acumulando gordura para o longo Inverno.

3. ALBUFEIRAS. Os lagos artificiais variam, naturalmente, de acordo com a região e a natureza da drenagem. Geralmente, são caracterizados pelo nível variável da água e pela forte turvação. A produção de benton é, em geral, menor nas albufeiras do que nos lagos naturais. A sucessão de alterações verificadas na produtividade primária e na produção de peixe, que ocorrem quando grandes cursos de água são represados, foi descrita no Capítulo 9, página 420.

O balanço de calor, nas albufeiras, pode diferir grandemente daquele que ocorre nos lagos naturais e depende do tipo de barragem. Se a água for descarregada pelo fundo, o que será o caso de barragens destinadas à produção de energia hidroeléctrica, então transfere-se para jusante a água fria, rica em nutrientes mas pobre em oxigénio, ao mesmo tempo que a água quente fica retida na albufeira. Esta torna-se assim numa *armadilha de calor e exportador de nutrientes*, ao contrário dos lagos naturais cuja descarga é superficial e, portanto, funcionam como *armadilhas de nutrientes e exportadores de calor*. Desta maneira, o tipo de descarga influencia fortemente as condições verificadas a jusante. A Figura 11-10 compara as temperaturas de água em duas albufeiras, na mesma bacia de drenagem em Montana, uma com descarga de superfície e a outra com descarga de fundo. Durante o período mais quente do Verão, as temperaturas nas regiões do termocline e do epilimnion (cerca de 10 metros abaixo) foram de 5 a 8°C mais baixas no lago com descarga de superfície. A des-

carga de água fria do fundo torna possível criar a jusante condições ecológicas para a truta, a sul da zona normal desta, porém, mais para o norte a água pode ser demasiado fria para o bom crescimento do peixe. Para além dos efeitos térmicos, Wright (1967) enumera os seguintes efeitos das barragens com comportas de fundo:

1. A água é descarregada com uma salinidade superior àquela que teria se o fosse à superfície.
2. O reservatório perde nutrientes essenciais, o que provoca a tendência para a redução da capacidade produtiva do reservatório e ao mesmo tempo para a eutroficação a jusante.
3. Aumenta a perda por evaporação, em consequência de haver armazenamento de água quente que entra e descarregamento de água fria do hipolimnion.
4. Um baixo teor em oxigénio dissolvido na água de descarga reduz a capacidade do curso de água para receber poluentes orgânicos.
5. A descarga de gás sulfídrico e outras substâncias reduzidas faz baixar a qualidade da água a jusante e, em casos extremos, provoca mortalidade nos peixes.

Encontram-se analisados algures (ver páginas 409 e 416-417) alguns outros problemas relacionados com o projecto e o ordenamento das albufeiras face a usos-múltiplos, nem sempre conciliáveis.

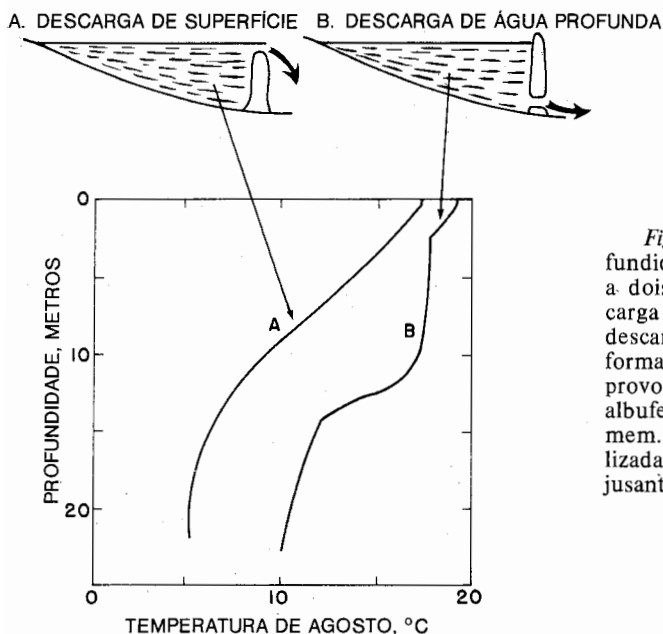


Figura 11-10. Curvas da variação em profundidade da temperatura de Agosto relativas a dois lagos em Montana, um (A) com descarga de água superficial e outro (B) com descarga profunda. O dique do Lago A foi formado por um desmoronamento de terra provocado por um terramoto. O Lago B é uma albufeira com uma barragem feita pelo homem. Ambas as massas de água estão localizadas na mesma bacia hidrográfica, com A a jusante de B. (Reproduzido de Wright, 1967.)

## 6. LAGOAS

Como se disse na secção anterior, as lagoas são pequenas massas de água em que a zona litoral é relativamente grande e as regiões limnética e profunda são pequenas ou não existem. A estratificação tem importância mínima. Existem lagoas na maioria das regiões de queda pluviométrica suficiente. Estão continuamente a ser formadas, por exemplo, quando um curso de água sofre um desvio, deixando o primeiro leito isolado como uma massa de água estagnada ou «braço morto». Devido a acumulação de matérias orgânicas e a inundações periódicas, as lagoas assim formadas em planícies inundáveis podem ser muito produtivas, como se prova pelo número de pescadores que atraem. As lagoas naturais são, também, numerosas em regiões calcárias, quando depressões ou afundamentos ocorrem em virtude da ruptura dos estratos subjacentes.

As lagoas temporárias, isto é, as lagoas que secam durante parte do ano, são especialmente interessantes e mantêm uma comunidade única. Em tais lagoas os organismos conseguem a sobrevivência, quer num estado de dormência durante o período de seca, quer pela possibilidade de se deslocarem para dentro ou para fora das lagoas, como acontece com os anfíbios e os insectos aquáticos adultos. Mostram-se, na Figura 11-11, alguns dos animais das lagoas temporárias. Alguns crustáceos Eubranquiópodes são especialmente notáveis porque estão bem adaptados e quase restritos às lagoas temporárias. Os ovos sobrevivem no solo seco durante muitos meses, ao passo que o desenvolvimento e a reprodução necessitam de pouco tempo no fim do Inverno e na Primavera, enquanto existe água. Como acontece com outros habitats marginais, as lagoas temporárias constituem lugares favoráveis para os organismos que lhes estão adaptados, visto que a competição interespecífica e a predação são aí muito reduzidas. Embora numa lagoa temporária a água exista apenas durante umas semanas, é possível o estabelecimento de uma sucessão sazonal bem marcada, o que permite que uma variedade surpreendentemente grande de organismos utilize uma porção tão limitada de habitat físico (ver Figura 11-11).

As represas existentes em cursos de água são as mais numerosas e resultam da construção de açudes pelo homem ou animais como o castor. Nos Estados Unidos da América, anteriormente a 1920, essas represas artificiais construídas pelo homem eram na sua maioria «represas de moinho» resultantes da construção de açudes e destinavam-se a fornecer energia a moinhos ou a pequenas fábricas. Presentemente, está muito generalizada a construção de «lagoas de herdade» que diferem das «represas de moinho» por a água ser desviada dos açudes, ou até por serem construídas em bacias sem cursos de água permanentes, de modo a evitar a perda de nutrientes e o seu envasamento. Tais lagoas têm, geralmente, pouca água corrente a atravessá-las, sendo muitas vezes fertilizadas artificialmente, povoadas com peixes para desporto e tratadas de modo a evitar a vegetação com raizame. Assim, os organis-

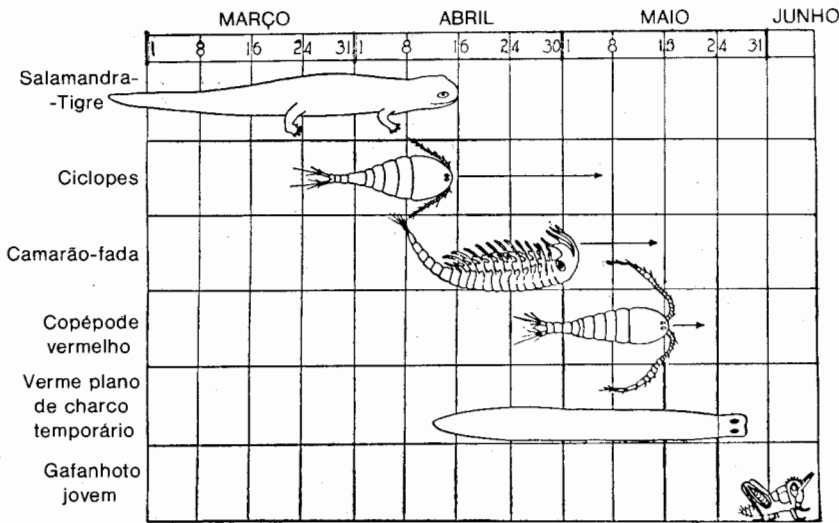


Figura 11-11. Sucessão de animais num charco temporário do Illinois. O comprimento do animal crescido do comprimento da seta indica as datas entre as quais se podem encontrar os adultos de cada uma das cinco espécies. A secagem do charco e o aparecimento de organismos terrestres são referenciados pelo gafanhoto jovem. (De Welch, modificado segundo Shelford, 1919.)

mos produtores são na totalidade fitoplâncton e, de certo modo, as relações na cadeia alimentar lembram as dos lagos. No entanto, é raro que tais lagoas sejam suficientemente fundas para possuírem estratificação. O contraste entre uma «represa de herdade» ordenada (piscicultura) e uma lagoa com uma zona litoral coberta de vegetação está patente na Figura 11-1. Uma piscicultura pode ser muito mais eficiente do que uma lagoa ou represa não ordenada, do ponto de vista da produção de elevada biomassa de peixe, embora apresente menos interesse para o naturalista, visto que a variedade de organismos é limitada em favor da grande abundância da espécie desejada. O aspecto energético de uma piscicultura ordenada é ilustrado na Figura 3-11. A produção de peixe em lagoas é analisada nas páginas 107 e 665.

As represas dos castores constituíam um aspecto característico das áreas selvagens da América do Norte, quando o Europeu aí chegou. As represas assim formadas têm geralmente uma curta história ecológica, visto que são abandonadas quando nas proximidades se torna acentuada a escassez das árvores que fornecem alimento. Assim, nas condições primitivas, o castor foi um factor muito importante na abertura de florestas e na manutenção das etapas serais tanto terrestres como aquáticas. Ao longo dos grandes rios e nas planícies costeiras, os castores não costumam construir represas, mas vivem em tocas nas margens dos rios, tornando-se assim essencialmente animais de águas correntes.

À medida que o homem foi «desbravando» o continente, o castor foi praticamente extinto em grandes áreas, embora este mamífero esteja agora a recuperar, especialmente à medida que as terras agrícolas marginais são abandonadas em favor da floresta ou do desenvolvimento urbano. As represas dos castores são um componente muito útil das áreas naturais, porque actuam como reservatórios de água e corta fogos, e proporcionam habitat aos mamíferos aquáticos e peixes. Todavia, o alagamento de matas e terras de cultura relega, muitas vezes, o pobre do castor para a categoria de «praga» e provoca aquilo que o autor gosta de chamar «o síndrome do dique dos castores», com isto querendo significar que o homem quando, numa acção precipitada, destrói os seus diques ou açudes provoca uma pressão maior sobre o ambiente. De acordo com Wilde e colaboradores (1950), drenagens súbitas, que baixam o nível freático e secam o solo, são especialmente nocivas para a vegetação cujo sistema radicular se tinha adaptado à humidade. Eis outro exemplo de um tipo de pressão de «choque» que é mais prejudicial do que a mudança gradual. Até parece que repressar os rios e destruir os açudes é um privilégio a ser fruído pelo homem, embora não pelos castores.

## **7. COMUNIDADES LÓTICAS (ÁGUAS CORRENTES)**

### **Comparação Geral entre os Habitats Lótico e Lêntico**

Não é necessário ser-se um perito, nem é preciso fazer colheitas de todas as várias manifestações de vida, para se apreciarem as diferenças entre os habitats das águas paradas e das águas correntes. A comparação entre um curso de água e uma lagoa ou um lago constitui um excelente estudo ecológico, um estudo que porá em evidência princípios importantes. Uma turma de estudantes de ecologia, por exemplo, pode muito proveitosamente passar um par de horas a estudar no campo cada tipo de habitat. Porém, os resultados serão provavelmente muito mais satisfatórios se a turma for dividida em «equipas», cada uma delas incumbida de fazer a amostragem dos aspectos físico-químicos e biológicos de uma parte ou zona considerada significativa. Assim, todos contribuem para o estudo e ninguém fica inactivo! Se esta amostragem de campo for seguida de um pequeno trabalho de laboratório, muitos dos aspectos mais significativos dos dois meios tornar-se-ão evidentes através do método de comparação e contraste. Quando se fizer o apuramento dos resultados, ver-se-á que a comunidade biótica dos cursos de água é bastante diferente da das lagoas, mesmo que a identificação das plantas inferiores e dos invertebrados seja levada apenas até ao género (ou só até à família). A descoberta de diferenças entre os organismos conduz, naturalmente, à verificação das diferenças principais nos factores limitantes físicos e químicos. Isto, por sua vez,

deve sugerir diferenças fundamentais, quanto aos arranjos das cadeias alimentares e às vias a seguir no estudo da produtividade, nos dois tipos de ecossistema. Espera-se que tudo isto possa estimular a vontade de voltar à lagoa e ao curso de água para mais observações, ou mesmo para fazer explorações bibliográficas!

Ao passo que muitas lagoas e lagos foram bem estudados como ecossistemas inteiros, o caso é que muito poucos rios foram submetidos a semelhante tratamento, porventura por serem na sua maioria, e em grande parte, sistemas incompletos, como mais adiante se verá. Foram efectuados certo número de estudos excelentes nos cursos de água, incidindo sobre as transferências de energia nas cadeias alimentares, dando ênfase aos peixes, por autores como Allen (1951), Horton (1961) e Gerking (1962). O Rio Tamisa em Inglaterra foi bastante bem estudado por um grupo de investigadores (ver Mann, 1964, 1965, 1969). Cummins *et al.* (1966) debruçaram-se sobre as relações tróficas num pequeno rio de floresta e o seu estudo constitui um bom guia para trabalhos escolares. Podem construir-se rios experimentais em laboratório ou ao ar livre, sendo tais «microecossistemas» instrumentos de trabalho úteis (ver H. T. Odum e Hoskins, 1957; McIntire e Phinney, 1965; Davis e Warren, 1965). Dado que muitos rios na vizinhança de áreas urbanas se encontram poluídos em maior ou menor grau, o pequeno livro *Biology of Polluted Waters* de Hynes (1960) constitui uma boa referência para o estudante principiante.

Em geral, as diferenças entre cursos de água e lagoas andam à volta de um conjunto de três condições: (1) a corrente revela-se de muito maior importância como factor limitante e de controlo nos cursos de água; (2) a permuta terra-água é relativamente mais extensa nos cursos de água, originando um ecossistema mais «aberto» e um tipo «heterotrófico» de metabolismo da comunidade (ver Figura 3-10, página 106); e (3) a tensão de oxigénio é geralmente mais uniforme nos cursos de água e não existe ou é muito fraca a estratificação térmica e química. Discuta-se, resumidamente, por esta ordem cada uma delas.

1. *Corrente.* Embora a existência de uma corrente definida e contínua seja, naturalmente, a característica marcante dos habitats lóticos, os cursos de água e os lagos não são nitidamente diferenciados quanto a este aspecto. De facto, a velocidade da corrente varia muito em diferentes partes do mesmo curso de água (tanto longitudinalmente como transversalmente ao eixo da corrente) e de momento para momento. Nos grandes cursos de água ou rios a corrente pode ser tão reduzida que, praticamente, se verifiquem as mesmas condições das águas paradas. Pelo contrário, a acção da ondulação ao longo das margens rochosas ou arenosas dos lagos (especialmente na ausência de plantas com raiz susceptíveis de amortecer a acção das ondas) pode, virtualmente, reproduzir, tal e qual, as condições próprias das águas correntes. Consequentemente, os organismos que poderiam ser normalmente considerados próprios de lagoas encontram-se, muitas vezes, em zonas estagnadas dos cursos de água e, por outro lado, os animais próprios dos cursos de água podem encontrar-se nos lagos nas partes batidas

pela ondulação. Não obstante, a corrente é o factor primário mais importante que (1) estabelece a grande diferença entre a vida nos cursos de água e nas lagoas e (2) condiciona as diferenças entre as várias partes dum dado curso de água. Por isso, é certamente um factor digno de medida e da maior atenção.

A velocidade da corrente é determinada pelo declive do terreno, pela rugosidade do leito do curso de água e pela profundidade e largura do leito. Têm sido propostos vários tipos de dispositivos medidores da corrente, porém, é difícil medir a velocidade por baixo das pedras e nas fendas onde vivem os organismos. Em qualquer ponto considerado, verifica-se a existência de uma «microestratificação» da corrente. No que diz respeito aos peixes ou à natureza geral da comunidade do curso de água, ao longo de uma extensão apreciável, o desnível da superfície fornece, só por si, um bom índice das condições médias da corrente. O declive em metros por quilómetro (ou unidades menores), por exemplo, pode ser determinado facilmente a partir das cartas topográficas, ou medido no campo com instrumentos simples. Em Ohio, por exemplo, Trautman (1942) verificou que a distribuição do achigã e de outros peixes estava nitidamente correlacionada com a velocidade da corrente. O achigã de boca pequena (*Micropiterus salmoides*), por exemplo, foi encontrado em abundância nos troços do curso de água com declives de 1,3 a 3,8 metros por quilómetro; quase nunca foi apanhado onde o declive era inferior a 0,5 ou superior a 4,7 metros por quilómetro.

2. *Permuta terra-água.* Como a profundidade da água e a área da secção transversal dos cursos de água são muito menores do que as dos lagos, a zona de contacto terra-água nos cursos de água é relativamente grande em proporção com o tamanho do habitat. Isto quer dizer que os cursos de água estão mais intimamente associados com a terra circunvizinha (Figura 11-2) do que a maioria das massas de água parada. De facto muitos cursos de água dependem consideravelmente de áreas de terra e de lagoas, águas represadas e lagos associados, no que respeita à obtenção de grande parte da respectiva energia básica. Os cursos de água têm, sem dúvida, os seus próprios produtores, como as algas verdes filamentosas fixas, diatomáceas incrustadas e musgos aquáticos, embora estes sejam em geral insuficientes para suportar a grande quantidade de consumidores existentes. Muitos dos consumidores primários dos cursos de água alimentam-se de detritos que dependem, em grande parte, dos materiais orgânicos da vegetação terrestre que para eles são arrastados ou neles caem (ver Hynes, 1963; Minshall, 1967). Às vezes, são importantes o plâncton e os detritos que entram no curso de água vindos de outras águas mais paradas. Por outro lado, os rios «exportam» energia sob a forma de insectos emergentes e de seres vivos eliminados por depreadores de respiração aérea (ver Figura 11-2). Assim, os rios formam um ecossistema aberto que está interligado com sistemas terrestres e lênticos. Por esta razão, as determinações da produtividade devem tomar em consideração as margens e massas de água parada adjacentes. A importância deste conceito de ecossistema de «bacia hidrográfica» foi realçada no Capítulo 2. Mann (1969) calcula que o Rio Tamisa, que é muito produ-



tivo e densamente povoado por peixes e moluscos, depende também, em metade do seu fluxo de energia, do material «alóctono», isto é de matéria orgânica externa à corrente, como sejam folhas e esgotos urbanos sólidos, e assim, depende mais dos detritos do que dos produtores aquáticos (Capítulo 3). Num rio da Geórgia, recebendo somente pequenas quantidades de esgotos urbanos e não recebendo esgotos industriais, Nelson e Scott (1962) verificaram que os consumidores de primeira ordem recebiam 66 por cento da sua energia da matéria orgânica alóctona, constituída principalmente por folhas.

3. *Oxigénio*. Embora os organismos dos cursos de água tenham de enfrentar condições mais violentas, no que se refere à corrente e às temperaturas, do que os organismos das lagoas, o teor em oxigénio não costuma ser, em condições naturais, tão variável nos cursos de água. Em virtude da pouca profundidade, da grande superfície exposta e do movimento constante, os cursos de água apresentam, no geral, abundância de oxigénio, mesmo quando não existem plantas verdes. Por esta razão, os animais das águas correntes possuem, como regra, uma margem de tolerância pequena, sendo especialmente sensíveis à carência de oxigénio. Assim, as comunidades dos cursos de água são particularmente susceptíveis e rapidamente modificadas por qualquer tipo de poluição orgânica que reduza a concentração em oxigénio (ver Figura 16-6). Como é do conhecimento público, as correntes de água são as primeiras vítimas da urbanização. A restauração da sua qualidade exigirá uma grande disponibilidade financeira e esforço humano que ainda não é evidente. Voltar-se-á a este assunto na Parte 3.

### **Natureza das Comunidades Lóticas**

Como se indicou na análise sobre a zonagem aquática, na Secção 2 deste capítulo, os cursos de água possuem em geral dois habitats principais: os rápidos e os remansos. Consequentemente, falando na generalidade, podem-se considerar em primeira aproximação dois tipos de comunidade: as comunidades dos rápidos e as comunidades dos remansos. Alguns dos organismos característicos destes dois tipos de comunidades vêm apresentados na Figura 11-12. Dentro destas categorias gerais o tipo do fundo, seja de areias, calhaus, argila, laje rochosa, ou cascalho, tem muita importância na determinação da natureza das comunidades e na densidade populacional dos respectivos dominantes. À medida que os cursos de água se aproximam das condições do nível de base, a distinção entre rápidos e remansos torna-se cada vez menor, até que um habitat do tipo canal se instala nos grandes rios. O biota de um rio do tipo canal assemelha-se ao dos rápidos, excepto na distribuição populacional que é fortemente do tipo «agregado», devido à frequente ausência de substratos firmes.

A corrente é o principal factor limitante nos rápidos, porém o fundo duro, sobretudo se for formado por pedras, pode oferecer superfícies favoráveis para os organismos (tanto plantas como animais) se fixarem. O fundo brando, de superfície pouco firme e variável, das zonas de remanso limita geralmente os organismos bênticos mais pequenos à forma de escavadores de galerias, porém, a água mais funda, correndo mais lentamente, é mais favorável ao nécton, neuston e plâncton. A composição das comunidades dos rápidos é, provavelmente, 100 por cento diferente da das zonas de águas calmas das lagoas e dos lagos. Consequentemente, consideram-se os organismos das comunidades dos rápidos como organismos «típicos» dos cursos de água. As comunidades dos remansos, por outro lado, podem conter alguns organismos que também ocorrem nas lagoas. Por exemplo, os coleópteros girinídeos «giram» tanto à superfície de um trecho de águas calmas de um remanso como à superfície das zonas litorais das lagoas, enquanto que o peixe sol, peixe típico das lagoas, também habita os mais fundos remansos dos cursos de água.

Em igualdade de outras condições, a areia ou o lodo são geralmente o tipo de fundo menos favorável, suportando o menor número de espécies e de indivíduos de plantas e de animais bênticos. O fundo argiloso é, na generalidade, mais favorável do que a areia; os calhaus rolados ou achatados apresentam, normalmente, a maior variedade e a mais alta densidade de organismos de fundo. Em regra, os invertebrados bênticos têm uma densidade maior nas comunidades dos rápidos, enquanto que o nécton dos cursos de água e as formas escavadoras de galerias, como sejam os bivalves, insectos escavadores de galerias Odonata e Ephemeroptera, são mais abundantes nos remansos. Os peixes de rio procuram, normalmente, refúgio nos remansos e alimentam-se nos rápidos ou no seu termo, estabelecendo assim uma ligação entre as comunidades dos remansos e dos rápidos.

Podia supor-se que o plâncton deveria estar ausente dos cursos de água, visto que tais organismos se encontram à mercê da corrente. Embora seja certo que o plâncton é muito menos importante na economia de um curso de água, quando comparado com a sua posição dominante nos ecossistemas dos lagos, os cursos de água possuem de facto plâncton. Nos pequenos cursos de água o plâncton, quando presente, tem a sua origem em lagos, lagoas ou águas represadas a eles associados, e é rapidamente destruído assim que passa por rápidos. Apenas nos trechos de corrente fraca dos cursos de água e nos grandes rios, o plâncton é capaz de se multiplicar e assim se tornar parte integrante da comunidade. Apesar da natureza transitória da maioria do plâncton das correntes, ele pode, nalguns rios, constituir uma fonte de alimento de certa importância. No Rio Illinois, o plâncton é continuamente reabastecido em grandes quantidades a partir de uma série de lagos produtivos de planícies inundadas que comunicam com o rio. No Rio Mississippi e seus grandes afluentes, pelo menos uma espécie de peixe, o primitivo e único *Polyodon*, alimenta-se em grande parte de zooplâncton.

Os organismos das comunidades dos rápidos, e em menor grau os que integram

comunidades dos remansos, apresentam adaptações que lhes permitem manter a sua posição em águas rápidas. Algumas das mais importantes são:

1. *Fixação permanente a um substrato firme*, como uma pedra, cepo, monte de folhas, etc. Nesta categoria devem incluir-se as principais plantas produtoras dos cursos de água, a saber: (1) algas verdes fixas, como *Cladophora*, com os seus longos filamentos rastejantes; (2) diatomáceas incrustantes, cobrindo diversas superfícies; e (3) musgos aquáticos do género *Fontinalis* e outros, que cobrem as pedras, mesmo nas correntes mais fortes. Alguns animais também se fixam, como por exemplo esponjas de água-doce e larvas de tricópteros que cimentam os seus casulos às pedras.

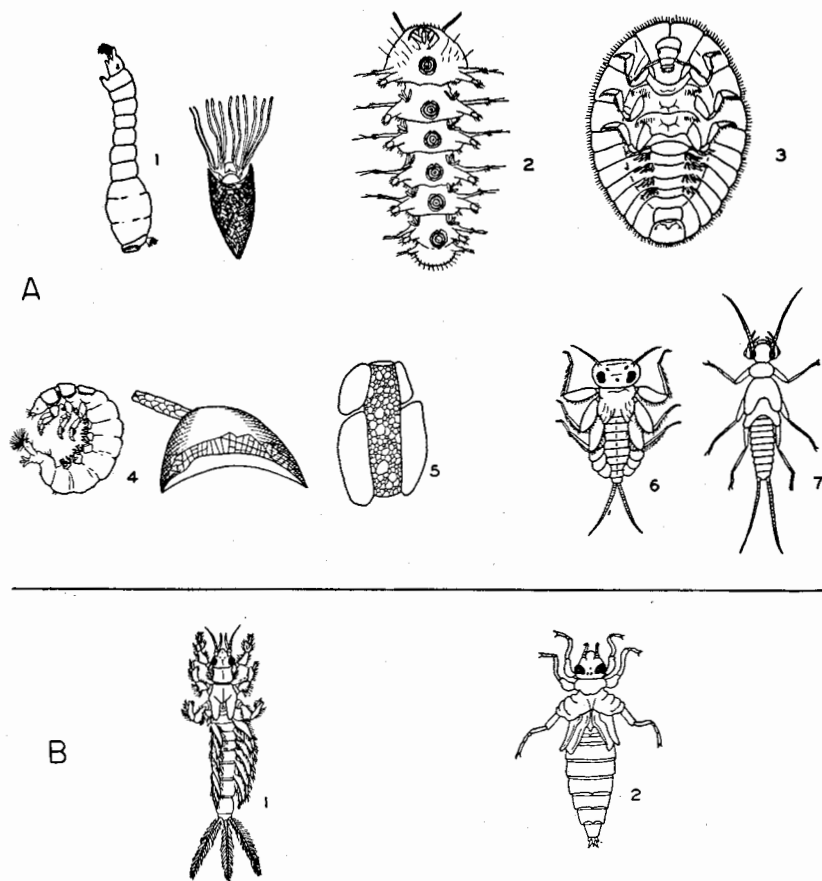
2. *Ganchos e ventosas*. Um grande número de animais dos rápidos possui ganchos ou ventosas que lhes permitem agarrar-se a superfícies, mesmo aparentemente lisas. Repare-se no número de animais da Figura 11-12 que estão assim equipados. As duas larvas de dípteros, *Simulium* e *Blepharocera*, e o tricóptero, *Hydropsyche* (ver Figura 11-12), são especialmente notáveis quanto a este aspecto e são muitas vezes os únicos animais capazes de aguentar a violência dos rápidos fortes e das quedas de água. O *Simulium*, não só tem uma ventosa na parte posterior do corpo, como também dispõe da possibilidade de se agarrar por meio de um fio de seda. No caso de ser desalojada, a larva á pode consegue evitar ser arrastada a grande distância pela corrente graças a essa «corda de salvação» e, por este meio, voltar para lugar seguro. Além dos ganchos, os *Hydropsyche* constroem uma rede à sua volta que serve de refúgio e também de armadilha para diversos animais e plantas suspensas na água.

3. *Superfícies ventrais pegajosas*. Muitos animais são capazes de aderir às superfícies por meio das suas partes ventrais pegajosas. Constituem exemplos os caracóis e os vermes chatos.

4. *Corpos fusiformes*. Quase todos os animais dos cursos de água, desde as larvas de insectos aos peixes, apresentam um aerodinamismo bem acentuado, que se caracteriza pela forma mais ou menos ovóide, com o extremo anterior largamente arredondado e estreitando gradualmente para trás, assim oferecendo a menor resistência à corrente de água.

5. *Corpos achatados*. Além do tipo fusiforme, muitos animais dos rápidos têm o corpo extremamente achatado que lhes permite obter refúgio debaixo das pedras, em fendas, etc. Assim, o corpo das ninfas de mosca de pedra e de efêmeras que vivem em correntes fortes é muito mais achatado do que o corpo das ninfas das espécies afins que vivem nas lagoas.

6. *Reotaxia positiva (rheo, corrente; taxis, deslocação)*. Os animais dos cursos de água quase sempre se orientam em direcção à origem da corrente e, se são capazes de movimentos natatórios, movem-se continuamente contra a corrente. Isto é uma norma de comportamento característica. Em contraste, muitos animais das lagoas, quando colocados num curso de água, deixam-se levar pela corrente não tentando sequer orientar-se ou mover-se contra ela. Um tipo de comportamento característico



**Figura 11-12.** Alguns animais característicos de cursos de água. **A.** Gêneros representativos das comunidades de rápidos, ilustrando várias adaptações à vida em correntes rápidas. Este grupo é muitas vezes chamado, apropriadamente, «fauna torrencial». 1. Uma larva de pequena mosca de gado, *Simulium* (Simuliidae) e a sua pupa (à direita) num casulo fixo à rocha; repare-se na ventosa existente na extremidade posterior da larva e nos «leques» existentes na cabeça, com os quais apanha alimento da água. 2. Uma larva de blefarocerídeo, *Bibiocephala* (note-se a fiada de ventosas ventrais). 3. Uma «moeda da água», *Psephenus*, a larva de um coleóptero dos rápidos (Psephenidae). 4. Uma larva de tricóptero, *Hydropsyche* e a rede que tece (a abertura fica voltada para a corrente), com o respectivo abrigo. 5. O casulo de um tricóptero, *Goera*, com pedrinhas aderentes, que servem de lastro. 6. Uma ninfa de efemeróptero, *Iron*, e 7, uma ninfa de plecóptero, *Isogenus*, ambas com corpos achatados e linhas favoráveis à corrente, adaptadas para se agarrarem à face inferior das pedras. (Nota: a maioria das ninfas de plecópteros apresentam duas «caudas» e a maioria das ninfas de efemerópteros três, como se vê em B-1. *Iron* é atípica a este respeito). **B.** Dois tipos que escavam galerias e vivem nas margens da corrente ou no fundo dos pegos. 1. Uma ninfa mineira de efemeróptero, *Hexagenia*. 2. Uma ninfa mineira de tira-olhos, *Progomphus* (Reproduzido de Robert W. Pennak, «Fresh-water Invertebrates of the United States», 1953, The Ronald Press Company.)

da reotaxia positiva é precisamente uma adaptação tão importante como as características morfológicas acima citadas.

7. *Tigmotaxia positiva* (*tigmo*, toque, contacto). Muitos animais dos cursos de água têm uma norma de conduta característica, que consiste em se ajustarem a uma superfície, mantendo o corpo em completo contacto com ela. De facto, quando se coloca um grupo de ninfas de mosca de pedra de rio num recipiente, as ninfas procuram contactar com a parte inferior de raminhos, detritos, ou o que lhes for acessível, ou até mesmo aderir umas às outras se não encontrarem mais nenhuma superfície disponível.

Thienemann (1926), limnologista alemão, no seu admirável ensaio sobre «o regato», salientou que a adaptação à vida dos cursos de água, entre os animais, pode ter sido originada de duas maneiras. Em primeiro lugar, as estruturas especializadas e as reacções fisiológicas podem ter aparecido, através da selecção natural, em ordens e famílias muito diferentes não adaptadas naturalmente às águas correntes. O desenvolvimento filogenético nos dípteros, desde as mais simples pregas de tegumento às complicadas ventosas, constituiria um exemplo. Em segundo lugar, é possível que os animais já possuíssem uma forma ou função favorável, o que lhes terá permitido ocupar águas de corrente forte, sem necessidade de mais alterações. Thienemann chamou a esta pré-adaptação o «princípio do aproveitamento das vantagens» (*Ausnutzungsprinzip*). O grupo dos caracóis possui um «pé» viscoso, independentemente do meio em que vivam. Deste modo, os caracóis, os vermes chatos, etc., não têm mais do que «aproveitar a vantagem» do seu atributo básico para que possam incluir-se nas comunidades dos cursos de água.

## 8. ZONAGEM LONGITUDINAL NOS CURSOS DE ÁGUA

Nos lagos e nas lagoas, a zonagem mais importante é a horizontal, enquanto que nos cursos de água é a longitudinal. Assim, nos lagos as zonas sucessivas, desde o centro para as margens, representam, de certo modo, etapas geológicas cada vez mais antigas no processo de colmatagem. Do mesmo modo, nos cursos de água encontram-se estados de desenvolvimento progressivamente mais velhos, desde a nascente até à foz. As alterações são mais pronunciadas na parte superior dos cursos de água, porque o declive, o caudal e a composição química variam rapidamente. A alteração na composição das comunidades costuma ser mais marcada nas primeiras do que nas últimas cinquenta milhas.

Pode-se escolher, como exemplo característico, a distribuição longitudinal de peixes num curso de água. Shelford (1911a) e Thompson e Hunt (1930) fizeram estudos desse tipo em diversos rios de Illinois, onde a variação do caudal não diferia muito da nascente à foz. As espécies da parte superior dos cursos de água mostravam, geral-

### Quadro 11-2

#### *Distribuição Longitudinal de Espécies de Peixes em «Little Stony Creek» \**

Estações	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
pH	5,6	5,6	5,8	5,8	5,9	6,2	6,4	6,6	7,0	7,0	7,1	7,2	7,2	7,4
Temperatura (°C)	15	15	16	16	17	18	18	18	18	19	19	20	20	21
<i>Salvelinus f. fontinalis</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x				
<i>Rhinichthys atratulus obtusus</i>					x	x	x		x			x	x	
<i>Catnotus f. flabellaris</i>							x			x			x	x
<i>Salmo gairdnerii irideus</i>								x	x	x	x	x	x	x
<i>Cottus b. bairdii</i>												x	x	x
<i>Campostoma anomalum</i>													x	x
<i>Notropis albeolus</i>														x
<i>Rhinichthys cataractae</i>														x
<i>Catostomus c. commersonnii</i>														x

\* De Burton e Odum (1945). A distância entre estações consecutivas é de uma milha aproximadamente.

mente, grandes margens de tolerância e foram encontradas ao longo de todo o curso, enquanto que outras espécies ocupavam troços sucessivos do mesmo. Thompson e Hunt observaram que o número de indivíduos diminuía para jusante, mas que o tamanho dos peixes aumentava, de maneira que a densidade de biomassa se conservava mais ou menos constante. O Quadro 11-2 mostra a distribuição de peixe num rio das montanhas da Virgínia. Verifica-se uma nítida variação longitudinal que está relacionada com um forte gradiente de temperatura, a velocidade da corrente (maior no extremo superior do curso) e o pH. As temperaturas baixas e as correntes rápidas limitam o peixe, ao longo do troço superior de grande altitude do «Little Stony Creek», a um número relativamente pequeno de espécies (truta das nascentes e outras espécies de águas rápidas constantes do Quadro 11-2). A substituição longitudinal de espécies não é uma questão de alteração uniforme e contínua; podem reaparecer, a intervalos, condições e populações características, como o indica a distribuição descontínua de algumas espécies.

Um estudo muito instrutivo de zonagem longitudinal dos invertebrados de um rio pode ser feita por uma turma de ecologia. As estações de amostragem devem ser escolhidas, a intervalos, ao longo das margens da parte superior de um pequeno rio e cada grupo deve colher amostras com técnica semelhante. Os resultados devem ser inscritos num Quadro como o 11-2 e submetidos a diferentes tipos de análise de gradiente, como se descreve no Capítulo 6, Secção 3.

## 9. NASCENTES

As nascentes são os laboratórios naturais de temperatura constante dos ecologistas das águas. Devido à relativa constância da composição química, da velocidade da água e da temperatura, em comparação com os lagos, rios, ambientes marítimos e comunidades terrestres, as nascentes ocupam uma posição importante, como áreas de estudo, que não tem proporção com o seu tamanho e número. Um relato sobre o metabolismo da comunidade existente num grande manancial da Florida foi dado em capítulos anteriores (ver especialmente páginas 223-226 e 450). Estes estudos foram os pioneiros do que se denomina frequentemente por método «trófico-dinâmico» de estudo dos ecossistemas.

Muitas nascentes, como os grandes mananciais calcários da Florida, parecem ter atingido um estado estacionário, com rápido crescimento de organismos, mas com populações constantes (H. T. Odum, 1957). Na própria nascente, os organismos não modificam o seu ambiente, dando origem à sucessão, visto que a água modificada pela fotossíntese e respiração é levada pela corrente e substituída por água recente vinda do subsolo com as mesmas propriedades. Estas circunstâncias tornam possível estudar comunidades inteiras em condições constantes e conhecidas. O custo da montagem de semelhante sistema em laboratório seria proibitivo.

Alguns tipos de nascentes que se conhecem são: (1) nascentes termais, em regra com alta salinidade, situadas em áreas vulcânicas como a Islândia, Nova Zelândia, região ocidental dos Estados Unidos e Norte de África; (2) as grandes nascentes de água dura nas regiões calcárias da Florida, Dinamarca e Norte da Alemanha, tendo temperaturas médias da região onde ocorrem; e (3) pequenas nascentes de água doce emergindo entre argilas xistosas, arenitos ou rochas cristalinas; devido ao seu pequeno tamanho, estas nascentes são mais afectadas pelo ambiente circundante e a sua comunidade depende, quase totalmente, das entradas de matéria orgânica de origem terrestre (ver Teal, 1957).

As nascentes termais proporcionam microcosmos estáveis sob condições extremas, que apresentam um interesse especial para o biólogo em ligação com as teorias acerca da origem da vida e da possibilidade da sua ocorrência em outros planetas (ver Capítulo 20). Os estudos sobre as águas termais estabeleceram, para a sobrevivência e propagação de diversos tipos de organismos, as seguintes tolerâncias ecológicas superiores para a temperatura:

	Graus F	Graus C
Bactérias	190	88
Algas azuis-verdes	176	80
Protozoários	129	54
Insectos	122	50
Peixes	122	50

Devem ser feitas duas observações ao considerar os dados anteriores. (1) Muitos microrganismos podem sobreviver à temperatura de 90°C por períodos breves, mas não são conhecidas espécies que se mantenham indefinidamente acima desta temperatura. (2) O seu óptimo é sempre menor (ver Figuras 5-1 e 5-3). A temperatura ótima para as algas azuis-verdes, também denominadas azuis, nas nascentes térmicas de Yellowstone é de 54°C. Na zona em que a temperatura varia entre 40 e 57°C nas nascentes termais de Lower Geyser Basin do Yellowstone National Park, Wyoming, as algas azuis formam camadas espessas que suportam uma comunidade única, agora objecto de estudo intenso por R. J. Wiegert e M. L. e T. D. Brock (veja Brock, 1967a, e Brock, Wiegert e Brock, 1969) e os seus alunos. Neste leito de algas foram encontradas, até hoje, sete espécies de algas (Mixofíceas), oito espécies de dípteros (três espécies de Efidrídeos, três espécies de Dolicopodídeos e duas espécies de Quironomídeos), duas espécies de ácaros aquáticos (Parasitoga) e uma espécie de himenóptero parasita (Calcidídeos), segundo informação de R. J. Wiegert não publicada. As bactérias estão representadas por muitas formas unicelulares, mas não são tão numerosas como nas zonas mais quentes. A principal cadeia alimentar tem as algas azuis como produtoras, uma mosca de águas salinas (*Paracoenia turbida*) como herbívoro principal, e outro insecto como principal predador (*Trachytrechus angustipennis*) que se alimenta de larvas e adultos do insecto herbívoro. Os ácaros adultos têm como alimento os ovos dos insectos, ao passo que os jovens ácaros e as larvas das vespas parasitam as larvas das moscas. Assim, este ecossistema simples de águas quentes tem todos os ingredientes para o equilíbrio biótico. De forma um tanto estranha, os insectos não estão particularmente adaptados às altas temperaturas (óptimo de 30 a 35°C); os ovos e as larvas desenvolvem-se em lugares frescos, onde as algas emergem da água e os adultos escapam às altas temperaturas, deslocando-se sobre a superfície das camadas de algas.

Num ambiente de temperatura constante, como é o caso das grandes nascentes, é possível separar os efeitos da luz e da temperatura. Com efeito, nas nascentes termais da Islândia, Tuxen (1944) observou que a temperatura permanecia constante e favorável ao crescimento de algas durante o longo Inverno, embora a luz fosse escassa para a fotossíntese. Consequentemente, a densidade populacional das algas diminuía no Inverno e a população animal via-se reduzida a um baixo nível por falta de alimento e oxigénio. Verificou-se existir nas nascentes de temperatura constante da Florida (H. T. Odum, 1957) um ritmo semelhante, embora menos pronunciado, em matéria de variações sazonais da luz.

A composição da comunidade da corrente originada por uma nascente varia à medida que vão variando as condições corrente abaixo, tal como se verifica em qualquer curso de água (ver a secção anterior). No entanto, as condições da corrente de uma grande nascente conservam-se relativamente mais constantes, qualquer que seja o ponto considerado, produzindo um tipo de sucessão em fases estáveis. As cor-



rentes originadas pelas fontes termais proporcionam um gradiente ecológico natural que varia, desde condições de altas temperaturas e salinidades, até baixos valores daqueles dois parâmetros.

A temperatura constante das nascentes permite que os organismos existam em regiões onde, de outro modo, não poderiam viver. Assim, em nascentes da Alemanha existem insectos árticos devido às temperaturas mais baixas que aí se registam no Verão, e nas nascentes termais da Islândia ocorrem organismos de climas mais quentes. Parece não haver dúvida de que as nascentes facultaram refúgio a organismos aquáticos durante os períodos geológicos em que se deram alterações de clima.

Na Figura 4-8B, mostram-se as relações quantitativas entre as águas que circulam no solo e alimentam nascentes e cursos de água. Embora se calcule que o depósito subterrâneo seja umas 10 vezes maior do que o depósito das águas continentais de superfície, ainda assim, é muito menor do que o que se encontra nas camadas de gelo polar. A taxa de recarga das águas que circulam no solo é bastante mal conhecida e necessita de investigação (as oportunidades de estudo proporcionadas pelo traçador trítio foram mencionadas na página 99), mas é certamente muito mais lenta do que para a maioria das águas de superfície. Como tem sucedido com a maior parte das outras coisas, o homem está a explorar este recurso, sem preço, como se fosse ilimitado. Devida às baixas taxas de recarga, a bombagem intensiva em poços profundos faz baixar rapidamente o lençol freático. Não deveria ser permitido por mais tempo o uso de água subterrânea para fins industriais, desde que haja abundante água de superfície susceptível de ser usada e reciclada, ou a menos que a água seja devolvida aos aquíferos subterrâneos. Além disso, como já foi mencionado, o armazenamento de água no subsolo tem muitas vantagens em relação à construção de grandes albufeiras, que sofrem grandes perdas de água por evaporação e destroem, além do mais, valiosas terras de agricultura e floresta.

## Capítulo 12 – ECOLOGIA MARINHA (\*)

---

### 1. O MEIO MARINHO

Durante séculos, o homem viu o mar como uma superfície sempre agitada que primeiro impediu e depois auxiliou os seus esforços para explorar o mundo. Aprendeu, igualmente, que o mar era uma fonte de alimento que podia ser recolhido, à custa de grande esforço, para complemento dos produtos da terra e da água doce. Os biólogos cedo ficaram surpreendidos com a extraordinária variedade de vida que se encontra ao longo das costas e nos recifes de coral. Os estudos no mar tornaram-se uma parte tradicional da formação profissional avançada nas ciências biológicas. Mesmo assim, o mar continuava a ser, em grande parte e para o conhecimento geral, um reino misterioso habitado por toda a espécie de serpentes marinhas. Foi só em 1872 que o navio *Challenger* da Marinha Real Inglesa, um dos primeiros barcos especificamente equipados para estudos no mar, iniciou as suas, hoje famosas, viagens. Desde esse tempo, o estudo do mar prosseguiu com um ritmo crescente, auxiliado por numerosos barcos oceanográficos tripulados por cientistas de muitas nações e também por laboratórios marinhos na costa. O progresso foi particularmente rápido a partir de 1930, com o desenvolvimento de material sofisticado, como os equipamentos electrónicos, as câmaras de fotografia e de televisão subaquáticas e redes para amostragem rápida a grandes profundidades.

Os oceanos, enquanto sistemas físicos e químicos, vão sendo compreendidos cada vez melhor, e o conhecimento da vida no mar cresce lentamente. As ideias sobre a origem e a história geológica dos oceanos saíram do campo da especulação

---

(\*) A *oceanografia* trata do estudo dos mares em todos os seus aspectos – físico, químico, geológico e biológico. A *ecologia marinha* destaca a totalidade, ou o padrão, das relações entre os organismos e o meio marinho.

para entrar numa teoria de base firme. O papel chave do mar no condicionamento dos climas mundiais, da atmosfera e do funcionamento dos principais ciclos minerais, foi destacado nos Capítulos 2, 3 e 4. À medida que o homem povoa e explora os continentes, naturalmente «volta-se para o mar» (como expressa o conhecido autor Athelstan Spilhaus) em busca de mais minerais, alimento e mesmo espaço vital. Como foi acentuado no Capítulo 3, grande parte do mar é «semi-deserto» e não produzirá muito alimento sem dispendiosos «subsídios de energia». De igual modo, os depósitos minerais utilizáveis estão largamente concentrados à volta das margens continentais, devido à maneira como se depositaram as rochas mais ricas em minério: tais depósitos não são ilimitados, nem se podem explorar sem grave risco de poluição (como o provam derramamentos de petróleo cada vez mais frequentes, ver Smith, 1968). Como disse o geólogo Preston Cloud (1969): «uma cornucópia de minerais debaixo do mar só existe em hipérbole». Conquanto a cooperação internacional no estudo e exploração do mar avance, não existem nenhuns esforços internacionais para a regulamentação do uso do mar, sendo urgentes maiores progressos na lei internacional marítima. A crescente evidência ecológica adverte o homem para a necessidade de considerar os oceanos como uma parte integral do seu sistema global de suporte de vida, e não como um inerte «depósito de abastecimentos» que está ali meramente para ser utilizado. Por esta razão, o estudo dos mares devia constituir um curso exigido aos cidadãos e estudantes de todas as nações.

Sverdrup, Johnson e Fleming (1942) e Hedgpeth (1957) são autores de trabalhos de referência ainda hoje úteis, tal como a colecção de artigos técnicos editada por Hill (1962-1963). Igualmente, os livros mais pequenos de Coker (1947), Colman (1950) e Moore (1958) continuam a ser introduções com utilidade para o principiante. Muitos textos recentes em oceanografia como, por exemplo, Dietrich (1963), King (1967) e Weyl (1970) acentuam aspectos físicos; faz-se sentir a necessidade de um livro actualizado sobre oceanografia biológica. A edição especial da *Scientific American* (Setembro de 1969) fornece uma introdução semi-popular a «os oceanos». Nesta edição Roger Revelle fala do fascínio da profissão:

«Os oceanógrafos dispõem do melhor de dois mundos — o mar e a terra. Muitos deles, tal como muitos marinheiros, consideram ainda extraordinariamente gratificante encontrarem-se longe da costa mais próxima num desses pequenos, oleosos e inconfortáveis navios da sua actividade, mesmo no meio de uma violenta tempestade, para já não dizer num desses maravilhosos dias nos Trópicos, em que o mar e o ar estão sorridentes e calmos. Creio que a principal razão é que, a bordo de um navio, tanto o passado como o futuro desaparecem. Pouco pode ser feito para remediar os erros do passado; nenhum plano se pode acomodar à imprevisibilidade dos navios e do mar. Viver no presente é a essência de ser um homem do mar» (\*).

---

(\*) De «O Oceano», por Roger Revelle. Copyright 1969 de Scientific American, Inc. Todos os direitos reservados.

As características do mar com maior interesse ecológico podem enumerar-se como se segue:

1. O mar é grande, cobrindo 70 por cento da superfície do Globo.
2. O mar é profundo (ver Figura 12-4) e a vida estende-se a todas as profundidades. Embora, aparentemente, não existam zonas abióticas no oceano, a vida é muito mais densa junto às margens dos continentes e ilhas.
3. O mar é contínuo, não separado como o são os habitats terrestres e de água doce. Todos os oceanos estão ligados. A temperatura, a salinidade e a profundidade são as principais barreiras para o movimento livre dos organismos marinhos.
4. O mar encontra-se em contínua circulação; as diferenças de temperatura, entre os polos e o equador, originam ventos fortes como os ventos alíseos (que sopram permanentemente na mesma direcção durante todo o ano) os quais, juntamente com a rotação da Terra, criam correntes definidas. Em acrescento às correntes geradas à superfície pelos ventos, existem correntes mais profundas, resultantes de variações de temperatura e salinidade, que criam diferenças de densidade. A interacção da força do vento, da força de Coriolis, das correntes termo-halinas e da configuração física da bacia é muito complexa e não necessita de ser tratada aqui (ver Von Arx, 1962, ou outra referência em oceanografia física). A circulação é tão efectiva, que a depleção ou «estagnação» de oxigénio, tal como ocorre frequentemente nos lagos de água doce, é comparativamente rara nas profundidades oceânicas.

Na Figura 12-1, mostram-se as principais correntes de superfície do Globo. Notáveis são as correntes equatoriais que correm para leste e oeste e as correntes costeiras que correm para norte e sul. Bem conhecidas são a Corrente do Golfo e o seu Braço do Atlântico Norte que transportam água quente e temperam o clima nas latitudes elevadas na Europa; e também a Corrente da Califórnia que transporta água fria para o sul, criando a faixa de nevoeiros característica desta costa. Em resumo, as principais correntes actuam como gigantescas rodas dentadas, que rodam no sentido dos ponteiros do relógio no hemisfério norte e no sentido contrário no hemisfério sul.

Um importante processo designado por «*upwelling*» (circulação ascendente) ocorre quando os ventos arrastam continuamente a água de superfície em direcção oposta aos declives escarpados da costa, trazendo para a superfície água fria rica em nutrientes que se acumularam nas profundidades. As áreas marítimas mais produtivas estão, muitas vezes, localizadas em regiões de circulação ascendente, que ocorrem em grande parte nas costas ocidentais, como é evidenciado pelas grandes pescarias em tais regiões. A circulação ascendente produzida pela Corrente do Peru cria um dos mais ricos pesqueiros do mundo (ver no Quadro 3-11 uma estimativa da produção deste pesqueiro). Além disso, esta circulação ascendente suporta grandes populações de aves marinhas, que depositam nas ilhas costeiras inúmeras toneladas de guano rico em nitratos e fosfatos. Se não fossem estas correntes, as circulações ascendentes e as correntes profundas resultantes das diferenças de temperatura e da salinidade da

própria água, todos os corpos e materiais passariam definitivamente para as profundezas, levando os nutrientes para fora do alcance dos organismos «produtores» das regiões fóticas superficiais. Deste modo, os nutrientes «perdem-se» de facto nos sedimentos fundos por longos períodos (ver Capítulo 4).

Outro movimento da água que contribui para a fertilidade das costas, e que o autor (E. P. Odum, 1968a) denominou por «*outwelling*» (circulação para fora), é aquele que ocorre quando águas de estuário, ricas em nutrientes, se deslocam para o mar (ver o próximo capítulo).

5. O mar é dominado por ondas de vários tipos (Figura 12-2) e marés causadas pela atracção da Lua e do Sol. As marés são especialmente importantes nas zonas costeiras, onde a vida marítima costuma ser particularmente variada e densa. As marés são a principal causa das marcadas periodicidades que ocorrem nestas comunidades e ocasionam os relógios biológicos ligados ao «dia lunar», como foi examinado no Capítulo 8. Como o período das marés é de cerca de 12 1/2 horas, as marés altas ocorrem na maioria das localidades duas vezes por dia, dando-se um atraso de cerca de 50 minutos em cada dia. Todas as quinzenas, quando o Sol e a Lua «trabalham em conjunto», a amplitude das marés é aumentada — as chamadas *marés vivas*, quando as marés altas são muito altas e as marés baixas muito baixas — ao passo que a meio desses períodos quinzenais a diferença entre as marés baixa e alta é a mais pequena — as chamadas *marés mortas*, na altura em que as influências do Sol e da Lua tendem a anular-se uma à outra. A amplitude das marés varia desde menos de 30 cm no alto mar, até 15 m em certas baías muito fechadas. São muitos os factores que modificam as marés, pelo que os tipos de marés variam entre os diversos pontos da Terra. A primeira coisa que um ecologista do mar faz quando trabalha numa zona costeira é consultar a tabela local de marés.

6. O mar é salgado. A salinidade ou o teor em sais é em média e em peso de 35 partes de sais por 1000 partes de água, ou seja de 3,5 por cento. Isto escreve-se usualmente: 35‰ (= partes por mil; recorde-se que a salinidade da água doce é inferior a 0,5‰). Cerca de 27‰ é cloreto de sódio, sendo o restante constituído principalmente por sais de magnésio, cálcio e potássio. Como os sais se dissociam em iões, é preferível apresentar a constituição química do mar como se segue (em partes por mil = gramas por quilograma):

<i>Iões Positivos</i> ( <i>Catiões</i> )		<i>Iões Negativos</i> ( <i>Aniões</i> )	
Sódio	10,7	Cloreto	19,3
Magnésio	1,3	Sulfato	2,7
Cálcio	0,4	Bicarbonato	0,1
Potássio	0,4	Carbonato	0,007
		Brometo	0,07

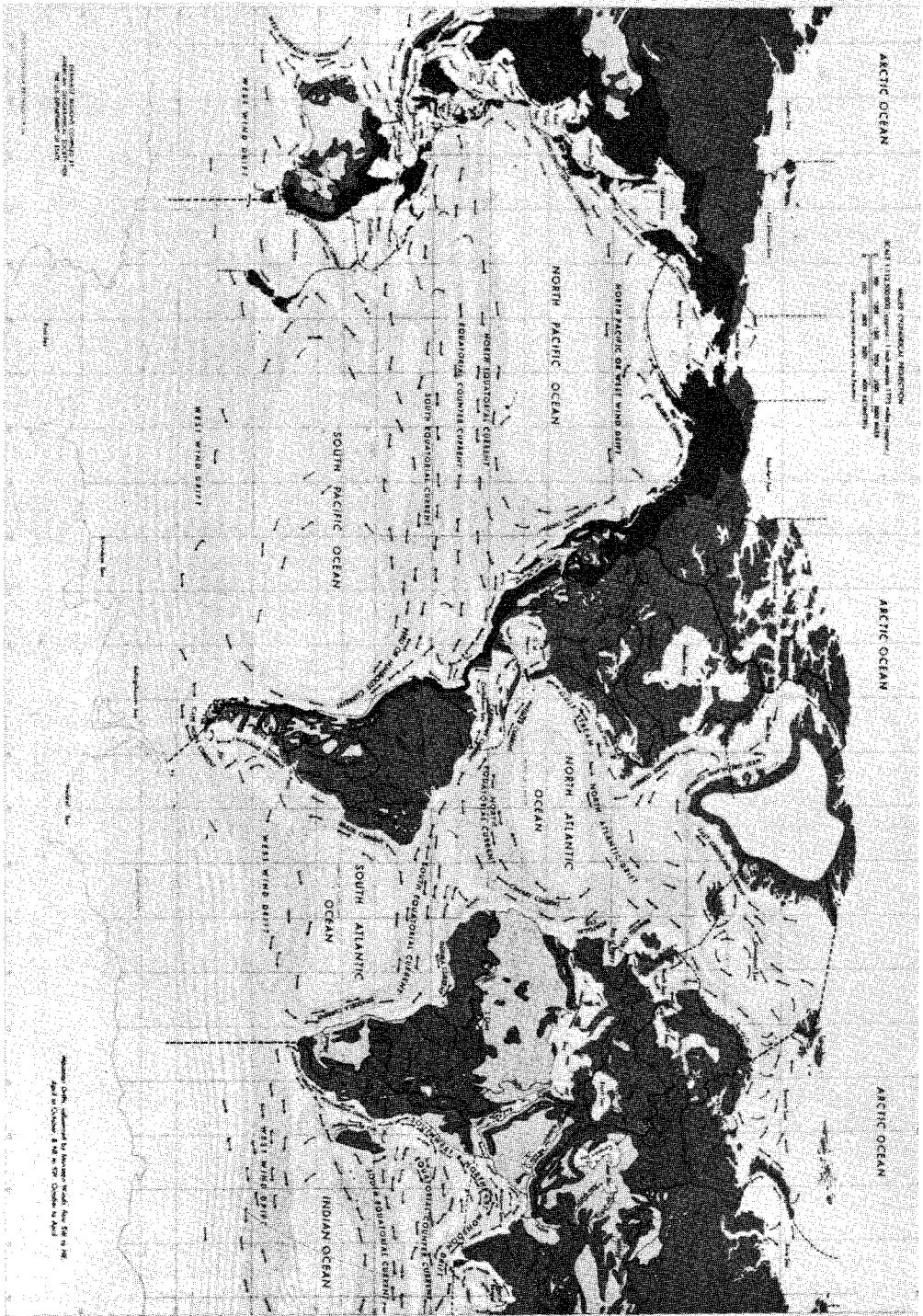
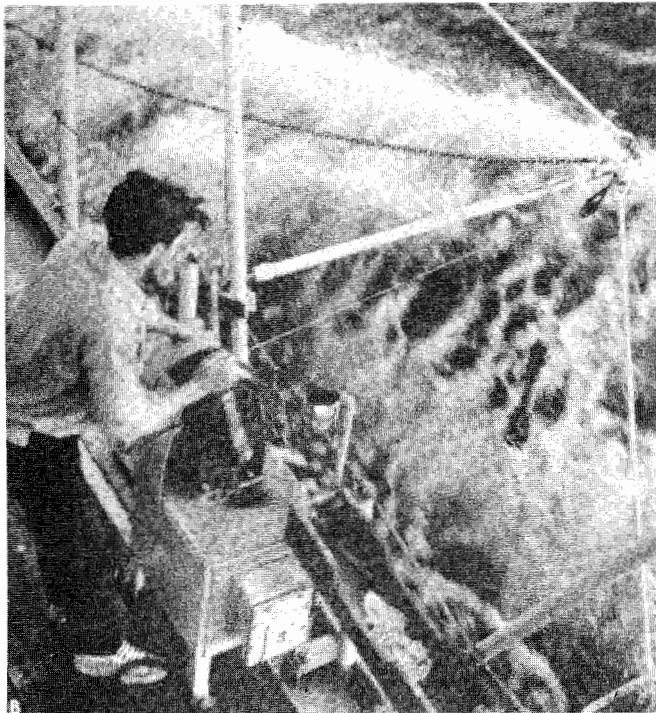
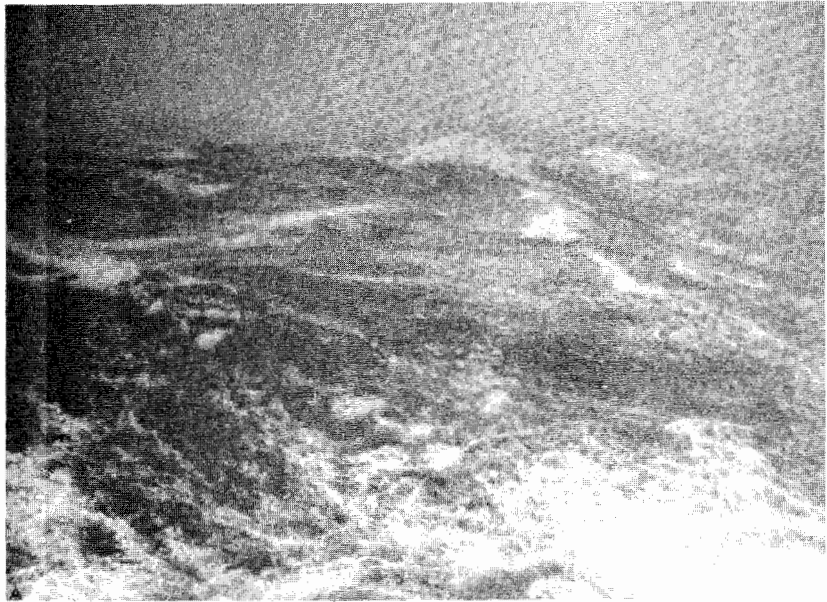


Figura 12-1. Principais correntes de superfície dos oceanos. Também se indicam as bacias de drenagem terrestres; quanto mais escura é a respectiva representação, maior é a corrente (saída) de água doce. As áreas claras (áridas) não proporcionam qualquer drenagem de superfície. (Por amabilidade da Prevedopmedia Britannica, Inc.)



*Figura 12-2.* O oceano é um ecossistema muito «físico». *A.* As trocas entre a superfície do mar e o ar são especialmente importantes na regulação dos climas da Terra e da composição da atmosfera. *B.* A vida a bordo de um navio oceanográfico; descendo um aparelho de amostragem. (Fotografias do Woods Hole Oceanographic Institute.)

Como a proporção dos radicais se conserva praticamente constante, a salinidade total pode ser calculada pela determinação do teor em cloretos (o que é mais fácil do que determinar a salinidade total). Assim, 19‰ de cloretião equivalem, aproximadamente, a 35‰ de salinidade. A força de dissociação dos cátions excede a dos aniões (em cerca de 2,4 miliequivalentes) o que explica o carácter alcalino da água do mar (normalmente  $\text{pH} = 8,2$ ). A água do mar é também fortemente tamponizada (resistente à variação do  $\text{pH}$ ). Para além dos iões atrás mencionados, a água do mar contém, naturalmente, numerosos outros elementos (teoricamente todos os conhecidos) incluindo os iões biogénicos, os quais aparecem, como regra, em tão baixas concentrações que limitam a produção primária (ver páginas 197 e 202). Todos estes restantes iões constituem menos de 1‰ da salinidade do oceano. Como seria de esperar, o tempo de residência (ver página 146 para explicação do termo) dos sais é muito mais longo do que o da própria água (avaliados como sendo da ordem dos  $10^7$  e  $10^4$  anos, respectivamente; ver Weyl, 1970).

Como a temperatura e a salinidade representam dois dos maiores factores limitantes no mar, há interesse em combiná-los graficamente sob a forma de *hidroclimogramas*, como pode ver-se na Figura 12-3. Cada polígono representa uma determinada localidade; cada ponto, num dado polígono, indica o par de valores temperatura média

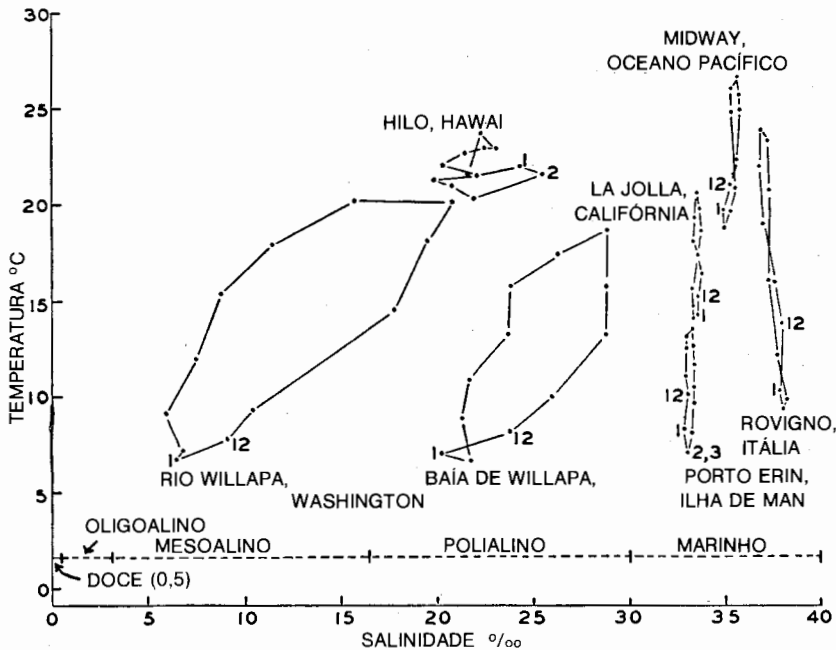


Figura 12-3. Hidroclimogramas de temperatura-salinidade para locais de estuário (salobres) e marinhos. Observe-se que a variação sazonal quer na temperatura quer na salinidade é pronunciada nos habitats de estuário, ao passo que a salinidade é virtualmente constante nos verdadeiros habitats marinhos. (Reproduzido de Hedgpeth, 1951.)



mensal e correspondente salinidade; 1 significa Janeiro e 12 Dezembro. Comparem-se estes gráficos com os climogramas de temperatura e humidade dos habitats terrestres (Figura 5-10, página 199). Na Figura 12-3, observa-se que no mar alto a salinidade varia dentro de limites muito estreitos, embora nas águas salobras dos estuários e fozes dos rios se apresente muito variável segundo a estação do ano. Os organismos do mar alto são, em geral, estenoalinos (isto é, têm pequenas margens de tolerância quanto à variação de salinidade; ver Capítulo 5, Secção 2), ao passo que os organismos das águas salobras do litoral são, em geral, eurialinos. A maioria dos organismos marinhos contém um teor de sal semelhante ao da água em que vivem (isto é, são isotónicos com a água do mar) e não se põem, por isso, problemas de regulação osmótica, excepto quando a salinidade está sujeita a variações. Como já foi descrito (página 481), os peixes com esqueleto ósseo têm uma concentração de sais mais baixa no sangue e nos tecidos (isto é, são hipotónicos), mas a regulação faz-se por ingestão de água e excreção activa de sal através das guelras.

7. A concentração de nutrientes dissolvidos é baixa e constitui um factor limitante sério da grandeza das populações marinhas. Posto que a concentração em cloreto de sódio e outros sais mencionados no parágrafo 6 seja medida em partes por mil, os nitratos, fosfatos e outros nutrientes são tão diluídos que apenas podem ser expressos em partes por mil milhões (\*). Além disso, o seu tempo de residência é muito curto, de tal modo que a concentração destes sais biogénicos vitais varia grandemente de lugar para lugar e de estação para estação. Apesar de os nutrientes serem continuamente arrastados para as águas do mar, a sua importância como factores limitantes não é menor no ambiente marinho do que nos ambientes terrestres e de água doce. Como foi mencionado no Capítulo 2, no mar alto a razão básica da falta de fertilidade biológica geral está na dimensão muito pequena da zona autotrófica relativamente à zona de regeneração heterotrófica dos nutrientes. Talvez, como que numa adaptação a esta situação, o plâncton oceânico criou um mecanismo de reciclagem dos nutrientes em «circuito curto», bastante diferente do que se verifica na água pouco profunda ou em terra, como foi descrito no Capítulo 4 (ver página 164 e Figura 4-11). Portanto, a baixa concentração dos nutrientes não significa necessariamente completa escassez, visto que estes materiais são de tal modo «reclamados» por organismos eficientes no seu aproveitamento que podem ser retirados da circulação tão rapidamente como são libertados. A descrição clássica do ciclo de nutrientes no mar, como foi bem apresentada por Harvey em 1955, precisa assim de ser algo modificada, à luz de investigação mais recente (ver Pomeroy, 1970). Como já se indicou, as correntes evitam a perda definitiva de muitos nutrientes, embora o carbono e o silício se possam perder devido à deposição de conchas no fundo do oceano. Apenas em poucos lugares, de intensa

---

(\*) Os nutrientes são medidos, na prática, em microgramas-átomos por litro ou em miligramas-átomos por metro cúbico.

circulação ascendente, os nutrientes são tão abundantes em certas épocas que o fitoplâncton não consegue esgotá-los (isto é, os nutrientes não são limitantes).

8. Paradoxalmente, o oceano e alguns grupos de organismos que ali vivem são mais antigos que o seu fundo, que está constantemente a ser alterado e renovado por processos tectónicos e sedimentares. Além disso, o fundo do oceano está a estender-se, lentamente ao que parece, a partir das cristas oceânicas, afastando os continentes à medida que progride. Embora a teoria da «deriva dos continentes» seja antiga, apenas recentemente teve aceitação geral por parte dos geólogos. De acordo com esta teoria, por exemplo, o continente americano e a África já estiveram juntos e têm-se afastado lentamente, alargando a bacia do Atlântico. Esta teoria tem atraído bastante os biólogos, pois parece explicar certos aspectos da distribuição dos animais. Além deste afastamento das margens, o nível do oceano tem variado consideravelmente à medida que os glaciares se desenvolveram e definharam. Há cerca de 15 000 anos, o limite da costa leste dos Estados Unidos da América encontrava-se cem ou mais milhas para dentro do mar do que actualmente; como se viu no Capítulo 2, a costa deslocar-se-ia ainda mais para o interior da presente localização se todas as calotas de gelo se fundissem.

## 2. O BIOTA MARINHO

O biota marinho é variado; consequentemente, seria difícil organizar uma lista dos grupos «dominantes», como se fez no caso da água doce (ver Capítulo 11, Secção 3). Celenterados, esponjas, equinodermes, anelídeos e outros fila menores, que estão ausentes ou pobremente representados na água doce, são muito importantes na ecologia do mar. As bactérias, as algas, os crustáceos e os peixes têm um papel dominante nos dois meios aquáticos, sendo as diatomáceas, os flagelados verdes e os copépodes igualmente importantes em ambos. A variedade de algas (das quais as castanhas e as vermelhas são principalmente marinhas), crustáceos, moluscos e peixes é maior no mar. Por outro lado, as plantas superiores (espermatófitas) têm pouca importância no mar, exceptuando algumas espécies do género *Zostera* e algumas outras das águas costeiras. Os insectos estão ausentes, excepto em água salobra, sendo os crustáceos «os insectos do mar», ecologicamente falando. Pode-se apreciar bem a grande riqueza do biota marinho comparando uma amostra de plâncton marinho com outra semelhante obtida num grande lago.

Alguns dos organismos marinhos mais comuns são apresentados na Figura 12-6, dispostos de maneira a ilustrar as relações tróficas e de profundidade que ligam todos os biotas num vasto ecossistema. Este diagrama não mostra o microplâncton nem o microbenton cuja importância será discutida mais adiante.

### 3. ZONAGEM NO MAR

Uma classificação zonal, semelhante à esboçada para as lagoas e os lagos (ver Capítulo 11, Secção 2), também se aplica ao mar, embora se costume empregar uma série diferente de termos relativos aos habitats, como se ilustra na Figura 12-4. Também se representa no diagrama alguma coisa da natureza complexa do leito do oceano, incluindo as cumeeiras centrais, a partir das quais se presume terem sido deslocados os continentes (Secção 1). Os mesmos termos de «modo de vida» que foram definidos no capítulo sobre os ecossistemas de água doce (ver página 483) são também usados em relação ao mar, nomeadamente plâncton, nécton e benton. Um termo adicional, *pelágico*, é largamente usado, de modo a incluir o plâncton mais o nécton e o neuston (o último em geral pouco importante), ou todos os seres vivos do mar alto.

De uma maneira geral, estende-se uma plataforma continental até certa distância da costa, depois da qual o fundo sofre uma queda brusca até que o talude continental se nivela um tanto (levantamento continental), antes de descer para uma planície mais profunda, embora mais nivelada. A zona de pequena profundidade na plataforma continental é a zona *nerítica* («perto da costa»). A zonagem da zona *intercotidal* (zona entre praia-mar e baixa-mar; também chamada zona litoral) será considerada numa secção posterior. A região do mar alto, situada para além da plataforma continental, é designada por região *oceânica*; a região do talude e do levantamento continentais é a a zona *batipelágica*, a qual, como se mostra na Figura 12-4, pode ser «geologicamente activa», com trincheiras e desfiladeiros sujeitos a erosão e a avalanches submarinas. A área das «profundidades» oceânicas, ou região *abissal*, pode encontrar-se de 2000 a 5000 metros de profundidade. As trincheiras podem descer abaixo dos 6000 metros (estas áreas muito profundas são algumas vezes conhecidas por zona *hadal*). Bruun (1957a) referiu-se à zona abissal como «a maior unidade ecológica do mundo». Trata-se, naturalmente, de um ecossistema incompleto apesar da sua extensão, visto que a fonte primária de energia se encontra muito mais acima.

A importante zonagem vertical é determinada pela penetração da luz com uma zona de compensação (ver página 484) a separar uma camada superior pouco espessa, a zona *eufótica* (isto é, a região «produtora»), de uma outra muito mais espessa denominada a zona *afótica*. Como se indica na Figura 12-4, a zona eupótica atinge maiores profundidades nas águas claras da zona oceânica, baixando talvez até 100 a 200 metros, sendo menos profunda nas águas costeiras mais turvas (e ricas), onde a penetração efectiva raramente excede os 30 metros (ver Figura 3-3). A porção oceânica da zona afótica é por vezes dividida em zonas verticais, como se ilustra na Figura 12-6.

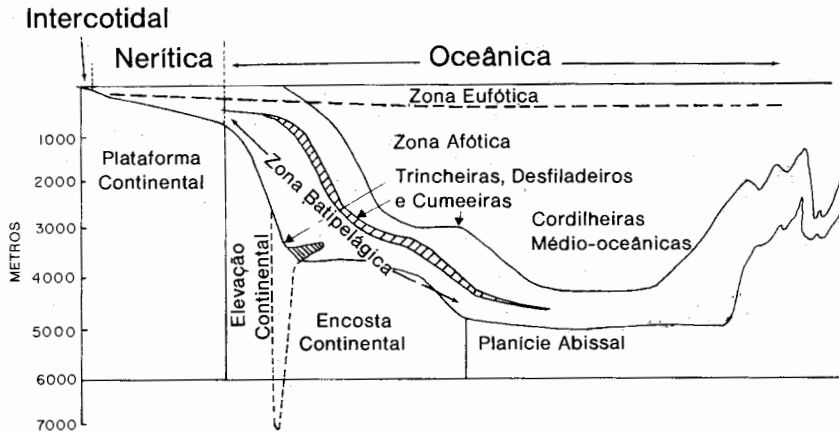


Figura 12-4. Zonagem horizontal e vertical no mar. Num corte através do Atlântico ocidental ilustram-se também algumas características geológicas do fundo do leito do oceano, tais como trincheiras (que podem ultrapassar em profundidade os 6000 metros), desfiladeiros, cumeeiras, planície abissal, e as cordilheiras médio-oceânicas que se erguem à semelhança de grandes picos montanhosos. (Diagrama baseado em Heezen, Tharp e Ewing, 1959.)

No seio destas zonas primárias, que são largamente baseadas em factores físicos, há a considerar uma zonagem secundária bem marcada, tanto horizontal como vertical, que é em geral evidenciada pela distribuição das comunidades. As comunidades em cada uma das zonas primárias, exceptuando a eufótica, têm dois componentes verticais um tanto distintos: os habitantes bênticos do fundo (*benton*) e os *pelágicos*. Como nos grandes lagos, as plantas produtoras do mar são de pequeno tamanho, isto é fitoplâncton microscópico, embora nalgumas áreas costeiras sejam importantes grandes algas marinhas (multicelulares). Consequentemente, os principais consumidores primários são em grande parte zooplâncton. Os animais de tamanho médio alimentam-se de plâncton (ou dos detritos derivados do plâncton), ao passo que os animais maiores são principalmente carnívoros. Há poucos animais de grande porte e estritamente herbívoros que correspondam aos veados, bovinos e cavalos da terra.

O mar, contrastando quer com a terra quer com a água doce, contém um grupo variado e importante de animais sésseis (fixos), muitos dos quais têm aspectos de plantas (como o indicam certos nomes comuns como, por exemplo, «anémone do mar», «amor-perfeito do mar», etc.). A zonagem desses animais no fundo do mar é muitas vezes tão marcada como a zonagem das árvores numa montanha (como se ilustra em secções seguintes), e fornece uma base para a classificação das comunidades, como acontece com as grandes plantas na terra. Para levar a analogia mais longe, eles fornecem abrigo a muitos organismos mais pequenos, como também acontece com as plantas na terra. O comensalismo e o mutualismo estão muito

difundidos, bem como importantes interações entre muitas espécies marinhas (ver Capítulo 7). Na zona neurítica, os animais marinhos fixos, e os benton em geral, passam normalmente por um estado pelágico durante parte do seu ciclo de vida. Por conseguinte, do ponto de vista da comunidade, a vida bêntica é mais uma parte das comunidades zonais do que, em si mesma, um escalão principal da comunidade.

#### 4. ESTUDO QUANTITATIVO DO PLÂNCTON

O plâncton não só ocupa uma posição-chave no ecossistema dos oceanos, como também se presta a uma amostragem quantitativa. Muitos dos trabalhos sobre ecologia marítima têm-se concentrado no estudo do plâncton. Em 1830, J. Vaughan Thompson e, em 1845, Johannes Müller empregaram o que agora se chama rede de plâncton (o nome «plankton» só foi proposto em 1887). Müller, ao estudar a biologia da estrela do mar, arrastou no mar uma rede de malha fina na intenção de capturar as larvas respectivas. Ficou impressionado com a grande riqueza de vida flutuante que, até então, tinha passado mais ou menos despercebida. Müller transmitiu o seu entusiasmo a Ernst Haeckel, o qual, juntamente com outros biólogos contemporâneos, ficou muito entusiasmado com este novo mundo de organismos susceptível de ser colhido pela passagem das «redes de Müller» através da água. Deste modo, Müller e Haeckel tornaram-se, inadvertidamente, pioneiros da ecologia e foi Haeckel que mais tarde, em 1869, criou a própria palavra ecologia!

Uma rede de plâncton é agora geralmente feita de seda ou nylon para peneirar, com os bordos firmemente presos a um aro rígido. Estas redes variam de 18 e 200 malhas por polegada. Nos estudos quantitativos, utiliza-se agora uma rede com um dispositivo que permite colher amostras à profundidade desejada, sem risco de mistura enquanto a rede é descida ou içada. Uma destas redes de fechar, equipada com um aparelho que mede a quantidade de água filtrada, é denominada um amostrador de Clarke-Bumpus (do nome de dois biólogos do mar). Mesmo as redes mais finas apanham, apenas, uma parte da biomassa do plâncton (plâncton de rede); os pequenos organismos do fitoplâncton (*nanoplâncton* — *nano*, anão), como sejam as bactérias e os protozoários, passam através das malhas mais finas; note-se que estes termos são os mesmos que se usam na ecologia de água doce (ver página 483). O plâncton de rede e o nanoplâncton são também chamados respectivamente (e talvez mais apropriadamente) *macro* e *microplâncton*.

Vários estudos sobre o metabolismo e a composição das populações de plâncton nas massas de água permitiram verificar o que já de há muito se suspeitava (ver Atkins, 1945; Knight-Jones, 1951; Wood e Davis, 1956), nomeadamente: *os organismos fotossintéticos mais importantes não são o plâncton de rede, relativamente grande, mas o nanoplâncton, especialmente os pequenos flagelados verdes com*

*dimensões de 2 a 25 microns.* Embora isto pareça ser especialmente verdadeiro para a zona eufótica oceânica, o nanoplâncton também pode dominar o metabolismo das águas costeiras (Yentsch e Ryther, 1959). Evidentemente, este é outro exemplo do princípio (já estabelecido no Capítulo 2) de que o tamanho dos organismos não é um bom indicador da sua importância em sistemas que têm curtos tempos de renovação de biomassa e taxas rápidas de circulação dos nutrientes. Também se tem encontrado com abundância flagelados minúsculos (isto é, com cerca de  $5\mu$  de dimensão mais ou menos) nas zonas afóticas, a profundidades de mil ou mais metros, a maioria deles sem cor, embora alguns contendo clorofila. Presume-se que vivam heterotroficamente, pelo menos a maior parte do tempo, utilizando matéria orgânica dissolvida proveniente da zona fótica. Estes flagelados podem ser um dos elos chave da cadeia alimentar entre a produção primária na zona fótica e o zooplâncton e o benton da zona afótica (o outro elo poderá ser constituído por agregados formados por matérias orgânicas dissolvidas, provenientes das zonas superiores). Os estudos de Pomeroy e Johannes (1966) mostraram que o pequeno nanoplâncton pode ser responsável por uma grande parte da respiração do plâncton total (assim como da fotossíntese na zona oceânica), e que os organismos flagelados, demasiado pequenos para serem concentrados numa rede de plâncton, eram os responsáveis por 94 a 99 por cento da respiração total do plâncton da Corrente do Golfo e das águas do Mar dos Sargãos.

Pelo que se acaba de dizer, é evidente que a rede de plâncton é um instrumento de amostragem útil para o zooplâncton, mas não para o fitoplâncton. O plâncton concentrado «delicadamente» (para evitar romper as frágeis células) com um filtro de membrana (o chamado filtro miliporo) fornece uma amostra muito melhor (ver Dobson e Thomas, 1964). A microscopia de fluorescência é útil para a distinção entre formas com clorofila e sem cor e entre células vivas e mortas em amostras concentradas (ver Wood, 1955). Como se descreveu no Capítulo 3 (páginas 91 - 93), a medição da clorofila e da absorção do carbono são os principais métodos utilizados para avaliar a produção primária na população de plâncton.

Entre o equipamento mais especializado pode mencionar-se o engenhoso dispositivo, conhecido por «registador contínuo de plâncton de Hardy», que pode ser levado a reboque por um barco ao longo de grandes distâncias. O plâncton é retido numa tira de gaze, à medida que a água passa por ela. A gaze rola continuamente para dentro dum recipiente com material preservativo, devido ao movimento que a água imprime a um propulsor situado na retaguarda do instrumento, obtendo-se assim uma amostra permanente da secção. Naturalmente, um tal amostrador colhe principalmente o zooplâncton maior, porém, os resultados deste tipo de amostragem seccional têm sido úteis para prever a localização e a produção dos peixes comerciais (Hardy, 1958). As investigações sobre o plâncton oceânico têm mostrado que a sua distribuição é irregular, por manchas, com as concentrações de fitoplâncton

aparecendo, algumas vezes, em lugares diferentes das do zooplâncton. Esta última observação conduziu à ideia de que a secreção de substâncias tóxicas antibióticas provoca uma «exclusão mútua» dos componentes animais e vegetais, embora isto possa ser parcialmente um produto da amostragem, na medida em que seria de esperar que o zooplâncton mais pequeno (e por isso menos notado) prosperasse no meio de uma floração de algas. Parece provável que o zooplâncton seja tanto atraído como repellido pelos metabólitos excretados, visto que com frequência se concentra à volta das florações algais.

Vem a propósito mencionar o importante trabalho de Gordon Riley e seus colaboradores (resumido numa monografia por Riley, Strommel e Bumpus, 1949, com trabalho posterior e modelos matemáticos apresentados por Riley, 1963 e 1967). Descobriram que a quantidade e a distribuição estacional tanto do fitoplâncton como do zooplâncton em qualquer região poderiam ser previstas por meio de uma fórmula baseada em certos factores limitantes importantes do meio ambiente e em coeficientes fisiológicos determinados por meio de experimentação laboratorial. De uma forma muito simplificada e não matemática, a fórmula que propuseram para avaliar a produção de fitoplâncton é a seguinte:

$$\left[ \begin{array}{l} \text{Taxa de variação da} \\ \text{densidade de fito-} \\ \text{plâncton por unida-} \\ \text{de de tempo} \end{array} \right] \text{ é igual à } \left[ \begin{array}{l} \text{taxa de} \\ \text{fotossíntese} \end{array} \right] \text{ menos a } \left[ \begin{array}{l} \text{taxa de} \\ \text{respiração} \end{array} \right] \text{ menos a } \\ \left[ \begin{array}{l} \text{taxa de «pastoreio»,} \\ \text{isto é,} \\ \text{consumo pelos} \\ \text{herbívoros} \end{array} \right] \text{ menos a } \left[ \begin{array}{l} \text{taxa de} \\ \text{afundamento} \end{array} \right] \text{ mais a } \left[ \begin{array}{l} \text{taxa de movimento} \\ \text{ascensional devido} \\ \text{a refluxos de turbu-} \\ \text{lência} \end{array} \right]$$

A respiração é em grande parte regulada pela temperatura, e verificou-se que a fotossíntese é muito limitada pela temperatura, luz e concentração de fosfatos. Conhecendo-se a densidade de herbívoros, a «pressão de pastoreio» pode ser determinada a partir de dados obtidos em culturas laboratoriais. Embora o cálculo seja complexo, a perda, se a houver, resultante do afundamento das células vegetais sob a zona eufótica pode ser determinada a partir de dados físicos oceanográficos. O cálculo teórico dos seis principais factores limitantes no fitoplâncton de um dado lugar, juntamente com a densidade observada e calculada, são ilustrados na Figura 12-5. Em geral, o valor observado não apresentou um desvio superior a 25 por cento do calculado, o que constitui uma aproximação notável caso se considere a complexidade da situação. O modelo Riley tem um significado mais lato, pois mostra que podem ser criados úteis modelos de previsão de situações ecológicas complexas, na base de uma selecção judiciosa de apenas alguns dos numerosos factores

em causa. Isto constitui o início de um ramo da «ecologia de sistemas» em rápida expansão, como se viu no Capítulo 10.

## 5. COMUNIDADES DO MEIO MARINHO

Alguns dos principais e mais conhecidos grupos de organismos que compõem as comunidades do oceano são indicadas na Figura 12-6. Como se referiu na secção anterior, este quadro não dá o devido relevo aos pequenos seres vivos que são tão importantes no funcionamento das comunidades. Nas descrições seguintes, considerar-se-ão primeiro as comunidades das zonas intercotidal e nerítica, seguindo-se-lhes um breve exame de alguns aspectos contrastantes da zona oceânica.

### Composição das Comunidades da Região da Plataforma Continental

**PRODUTORES.** As *diatomáceas* e os *dinoflagelados* do fitoplâncton são os dominantes do nível produtor em quase toda a parte na região da plataforma, embora, como já se indicou, os *microflagelados* possam ser igualmente importantes. Constituem, estes, um grupo misto de taxonomia incerta, previamente considerado no seu conjunto sob a designação «fitomastigina», isto é, «flagelados vegetais». Na Figura 12-7, dão-se exemplos dos três grupos dominantes. As diatomáceas terão tendência para dominar nas águas setentrionais, ao passo que os dinoflagelados predominam, com frequência, nas águas subtropicais e tropicais. Como grupo, os últimos situam-se entre os organismos mais versáteis, já que funcionando a maior parte deles como autotróficos algumas espécies são saprotróficos facultativos ou mesmo fagotróficos! Algumas espécies são famosas pelas «marés vermelhas» que provocam a morte do peixe, como se encontra descrito na página 573. Em águas temperadas (tanto nos lagos como nos oceanos) os dinoflagelados seguem, com frequência, as diatomáceas na sucessão estacional.

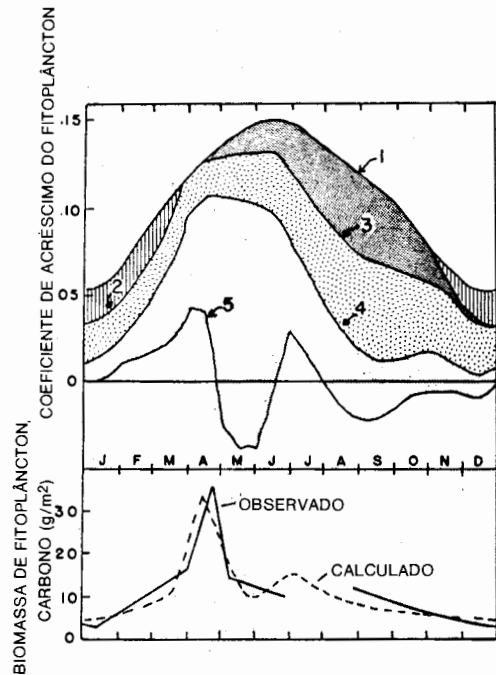
Próximo da costa, são também localmente importantes as grandes algas multicelulares fixas ou sargaços, principalmente nos fundos rochosos ou noutros fundos igualmente consistentes, em águas pouco profundas. Fixadas por meio de órgãos especiais, que não são raízes, formam com frequência extensas «florestas» ou «leitos de algas marinhas», imediatamente abaixo do nível da baixa-mar. Além das *algas verdes* (Chlorophyta), igualmente importantes na água doce, estas espécies fixas, mais ou menos exclusivamente marinhas, pertencem ao Phaeophyta, ou *algas castanhas*, e ao Rhodophyta, ou *algas vermelhas*. Estes três grupos apresentam uma distribuição, em profundidade, mais ou menos segundo a ordem indicada (as algas vermelhas a maior profundidade). As cores castanha e vermelha são devidas a pig-



mentos que encobrem a cor verde da clorofila e, conforme se descreveu no Capítulo 5 (página 189), esses pigmentos auxiliam a absorção da luz amarelo-esverdeada que penetra até maior profundidade. Algumas das algas fixas são de importância económica, como fontes de ágar e de outros produtos. Nas costas rochosas setentrionais, a colheita de sargaços é uma indústria vulgar, e no Japão cultivam-se certas espécies para alimentação.

O fitoplâncton nerítico, pelo menos nas regiões temperadas, segue um ciclo de densidade sazonal semelhante ao dos lagos eutróficos (comparar as Figuras 12-5 e 11-8). A produção primária foi discutida e quantificada no Capítulo 3.

Figura 12-5. Acção teórica de seis factores limitantes sobre o fitoplâncton (figura superior), e densidade observada e calculada durante um ciclo anual nas águas do Banco da Geórgia da costa de Nova Inglaterra (figura inferior). Os factores limitantes são: (1) luz e temperatura; (2) turbulência (que arrasta as células para baixo da zona fótica); (3) falta de fosfato; (4) respiração do fitoplâncton; e (5) apascentação do zooplâncton. As condições para um rápido crescimento da população são favoráveis apenas na Primavera e no fim do Verão. (Segundo Riley, 1952.)



CONSUMIDORES: ZOOPLÂNCTON. Apresentam-se na Figura 12-6 exemplos dos diversos animais do plâncton. Os organismos que perfazem todo o seu ciclo biológico no plâncton são denominados *holoplâncton* ou plâncton permanente. Copépodes (ver Marshall e Orr, 1955, no seu estudo completo do importante género *Calanus*) e outros crustáceos maiores chamados eufausídeos ou «krill» têm importância como ligação entre o plâncton e o nécton. Os protozoários planctónicos (que não estão representados na Figura 12-6) incluem os foraminíferos, os radiolários e os ciliados tintinídeos. As conchas dos primeiros dois grupos constituem parte importante dos vestígios geológicos nos sedimentos marinhos. Outros elementos permanentes do zooplâncton, que se podem ver na Figura 12-6, compreendem os moluscos de «pé

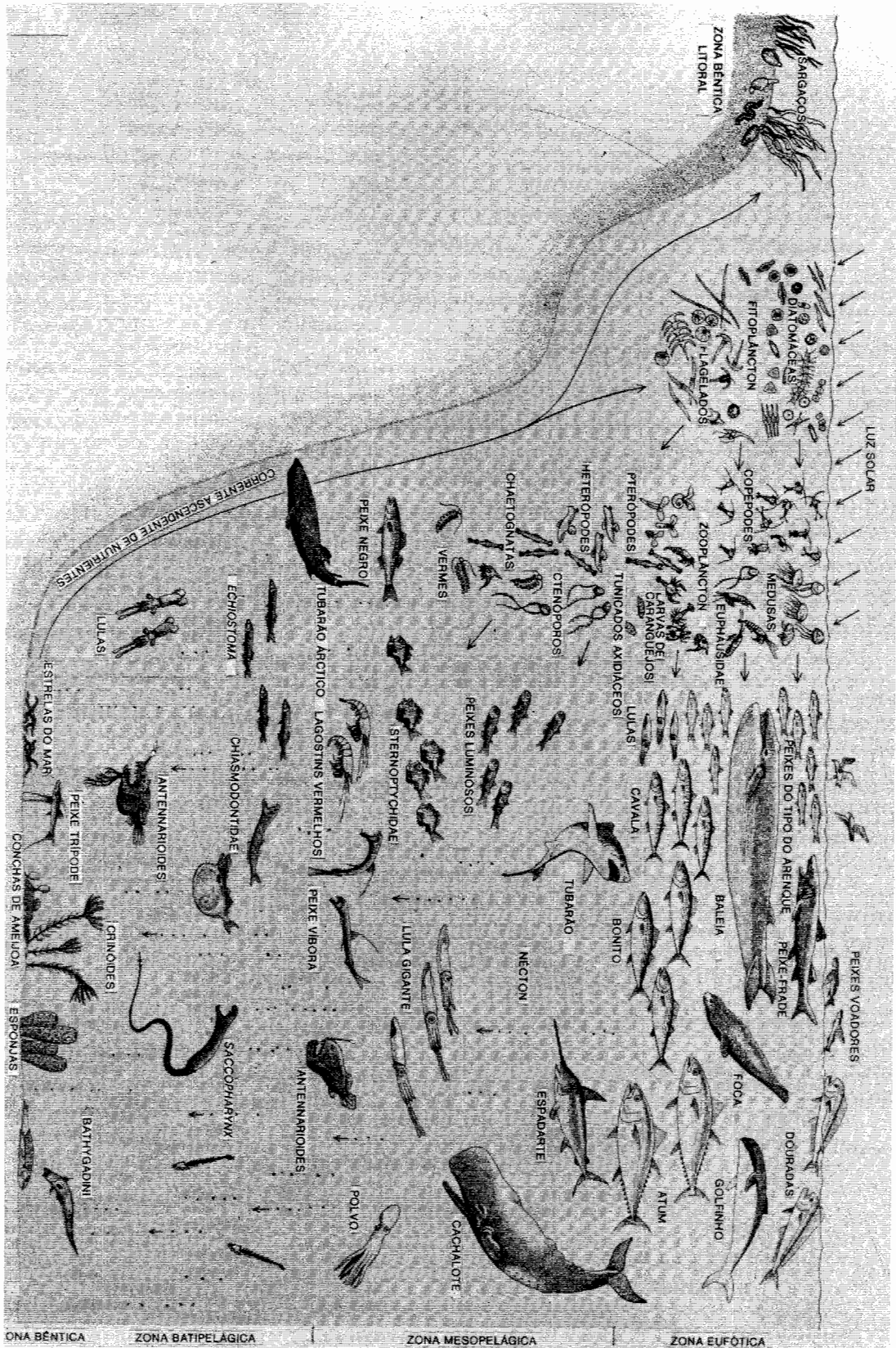


Figura 12-6. Um exemplo de biota marinho (os organismos não estão representados à escala respectiva) ordenado de modo a mostrar as principais relações da cadeia alimentar e de profundidade que unem uma bacia oceânica completa, formando um vasto ecossistema. O diagrama não faz justiça ao microplâncton e à «infrafauna» bêntica, cuja importância é descrita no texto. Os pontos e as setas voltadas para baixo representam a «chuva de detritos orgânicos», que, como se acentua no texto, pode não ser o principal modo como o alimento é transportado da zona eufótica para as zonas profundas (para o *Ureca* Natunne et al. 1969; para o *Ureca* Natunne et al. 1969; para o *Ureca* Natunne et al. 1969).

alado» (pterópodos e heterópodos), pequenas medusas e ctenóforos, tunicados pelágicos, vermes poliquetas que flutuam livremente e os vermes predadores em forma de flecha ou quetognatas. Uma parte considerável do plâncton costeiro é *meroplâncton*, ou plâncton temporário, o que contrasta bastante com o que se passa nas águas doces (ver Capítulo 11, página 490). A maioria dos bentos e boa parte do nécton (peixes, por exemplo) são, no seu estado larvar, formas minúsculas que se reúnem ao plâncton por períodos variados, antes de se estabelecerem definitivamente no fundo do mar ou de se transformarem em organismos capazes de nadar livremente. Muitas destas formas de plâncton temporário têm nomes especiais, como se indica na Figura 12-8, que ilustra um certo número de exemplos deste componente único das águas marinhas costeiras. Como seria de esperar, o meroplâncton varia estacionalmente de acordo com os hábitos de postura dos progenitores, embora haja uma sobreposição suficiente para assegurar uma certa quantidade de meroplâncton em todas as estações.

Um aspecto muito interessante da ecologia das larvas pelágicas consiste na sua capacidade de localizar o tipo de fundo próprio para sobrevivência dos adultos. Wilson (1952, 1958) mostrou, por meio de experiências, que as larvas de certos poliquetas bênticos não se estabelecem ao acaso, antes procuram as condições químicas específicas do substrato ao qual estão adaptadas. Quando estão preparadas para a metamorfose em adultos sedentários, as larvas «examinam criticamente» o fundo. Se a natureza química for «atractiva», estabelecem-se; caso contrário, podem continuar a vida planctónica por semanas. Os metabólitos, libertados pelos microrganismos ou pelos adultos, são duas origens possíveis das «mensagens químicas» que podem orientar as larvas para o tipo certo de fundo. Este é um problema da ecologia «bioquímica» que aguarda solução.

**CONSUMIDORES: BENTOS.** Como se indicou na Secção 3, o bentos marítimo é caracterizado pelo grande número de animais sésseis ou relativamente inactivos que apresentam uma zonagem acentuada na região costeira. Os organismos do fundo são geralmente distintos em cada uma das três zonas neríticas primárias, a saber, litoral superior, intermédio ou intercotidal e litoral inferior, esquematizadas na Figura 12-9. Num dos extremos, na linha superior das marés ou acima dela, os organismos têm de ser capazes de suportar a dessecação e as mudanças de temperatura do ar, dado que apenas estão brevemente cobertos pela água ou salpicos. Na região inferior, por outro lado, os organismos encontram-se continuamente cobertos. O constante fluxo e refluxo das marés, entre os respectivos níveis extremos, provoca uma transição gradual no meio ambiente no que respeita à exposição ao ar e à água. É importante notar que pode também existir uma zonagem vertical definida de bentos. São largamente utilizados dois termos para distinguir as duas componentes verticais mais evidentes: a *epifauna* refere-se a organismos que vivem à superfície, quer nela agarrados quer nela se movendo livremente; a *infauna* refere-se a

organismos que escavam o substrato ou constroem tubos ou galerias. A epifauna atinge o máximo desenvolvimento na zona intercotidal, embora se estenda através do fundo do oceano. A infauna está melhor representada na zona litoral inferior e abaixo dela.

Numa dada região, a série de subcomunidades bentônicas que vão sendo substituídas umas pelas outras, desde a costa até ao extremo da plataforma, depende em grande parte da natureza do fundo, isto é, de se tratar de areia, rocha ou lodo. Na Figura 12-9, compara-se um perfil de uma praia típica de areia com o de um substrato rochoso (os quebra-mares e molhes artificiais são semelhantes às rochas naturais) na região de Beaufort, N.C. São indicados os dominantes principais, dos quais muito poucos são comuns às duas séries. De mistura com os animais maiores e sargaços encontram-se grande número de algas unicelulares e filamentosas, bactérias e pequenos invertebrados. Uma praia arenosa poderá parecer à primeira vista um habitat rigoroso, mas na verdade está mais povoada do que aparenta. A maior parte dos animais de maior tamanho são escavadores especializados e as diatomáceas, anfípodes e outra infauna que vive entre os grãos de areia também escapam à observação. A fauna e a flora intersticiais, ou «psammon», a que se fez referência no capítulo sobre a ecologia de água doce (página 493), ainda são mais desenvolvidas nas costas marítimas do que nas margens dos lagos ou dos cursos de água. No Capítulo 5, fez-se referência a uma das notáveis diatomáceas móveis da areia que tem uma resposta excepcional da fotossíntese à luz (ver Figura 5-7, páginas 190-191).

Alguns dos animais escavadores mais especializados estão representados na Figura 12-10. O caranguejo toupeira *Emerita*, um dos mais notáveis, é capaz de, recuando, se «afundar» na areia em poucos segundos. Estes animais alimentam-se estendendo as antenas plumosas por cima da areia e recolhendo o plâncton trazido pela água quando a maré sobe. Outros animais, como os vermes, alimentam-se ingerindo a areia e os detritos que entram nas suas galerias, e extraíndo depois no intestino as substâncias alimentares.

A selecção do habitat pelos moluscos, na transição lodo-areia, é indicada na Figura 12-11. Os animais da infauna reagem, como regra marcadamente, à granulometria ou «textura» do fundo. A determinação da proporção argila-lodo-areia tem considerável valor na previsão dos tipos de organismos presentes. O método de alimentação do bentos sofre uma variação importante ao longo do gradiente lodo-areia; a alimentação por filtração predomina no interior e sobre o substrato arenoso, enquanto a ingestão do depósito é mais vulgar em substratos de limo ou lodo.

Embora os diagramas da Figura 12-9 representem uma determinada localidade, têm-se encontrado os mesmos esquemas gerais em qualquer costa — apenas as espécies serão diferentes. Por exemplo, as costas rochosas apresentam, em geral, três zonas distintas: (1) uma zona de búzios (área de maré-alta), (2) uma zona

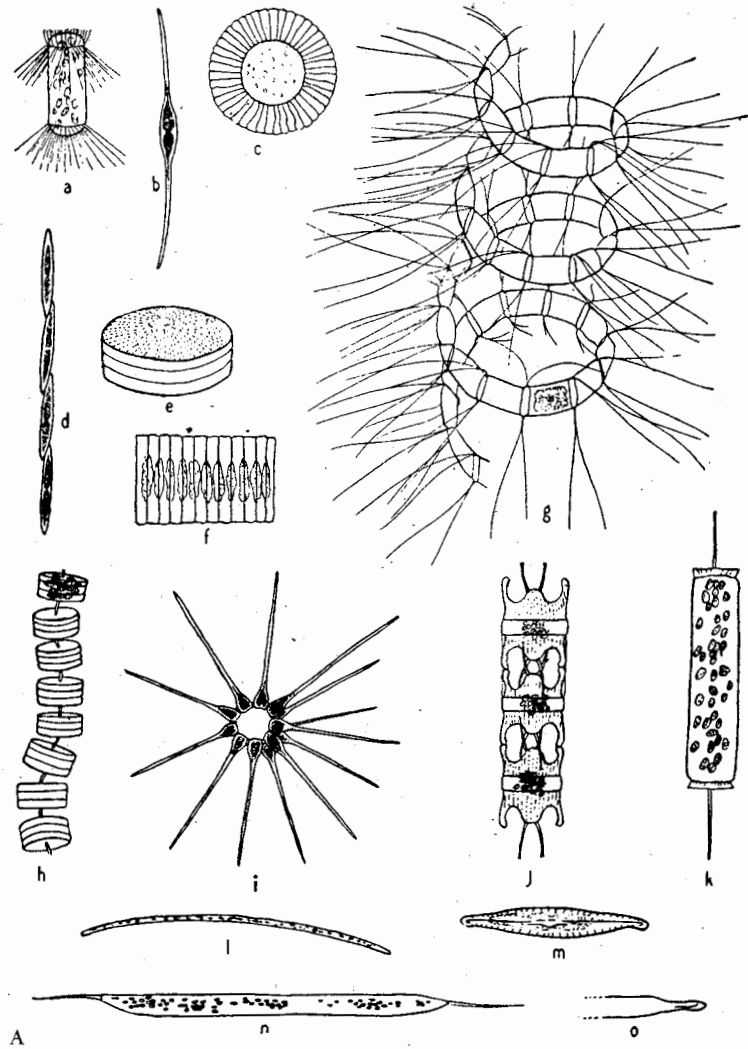


Figura 12-7. O fitoplâncton produtor do mar. A. **Diatomáceas.** Ilustram-se os seguintes gêneros: a, *Corethron*; b, *Nitzschia closterium*; c, *Planktoniella*; d, *Nitzschia seriata*; e, *Coscinodiscus*; f, *Fragilaria*; g, *Chaetoceros*; h, *Thalassiosira*; i, *Asterionella*; j, *Biddulphia*; k, *Ditylum*; l, *Thalassiothrix*; m, *Navicula*; n, o, *Rhizosolenia semispina*, formas de Verão e Inverno. Observe-se que alguns dos gêneros de diatomáceas de água doce apresentados na Figura 11-5 também ocorrem no mar.

de cracas ou de mexilhões e (3) uma zona de sargaços (área da maré-baixa). Vejam-se em Stephenson e Stephenson (1949, 1952) descrições e fotografias destas zonas nas diferentes partes do mundo. Os nomes mencionados não devem dar lugar a confusão, levando a pensar que estas zonas são agregações separadas de animais e plantas; na realidade, existe grande abundância de algas (pequenas espécies, pouco

visíveis) nas zonas de búzios e de cracas e muitos animais na zona de sargaços. Uma espécie de «homeostasia funcional», em face de uma marcada mudança estrutural no gradiente entre marés, intercotidal, é indicada pelo facto da clorofila total por metro quadrado não ser muito diferente nas três zonas, como se ilustra no Quadro 12-1. A região intercotidal fornece um bom local para o estudo de uma turma sobre as relações entre a estrutura da comunidade e a sua função, uma vez que os organismos são fáceis de inventariar (são na maioria sésseis) e as amostras de toda a comunidade podem ser colocadas em frascos escuros ou claros ou levadas para o laboratório para medições de metabolismo. A zona intercotidal rochosa é também um bom local para o estudo experimental da interacção dos factores físicos com a competição e a predação, na formação da estrutura da comunidade, como foi descrito no Capítulo 7 (ver Figura 7-36, página 361).

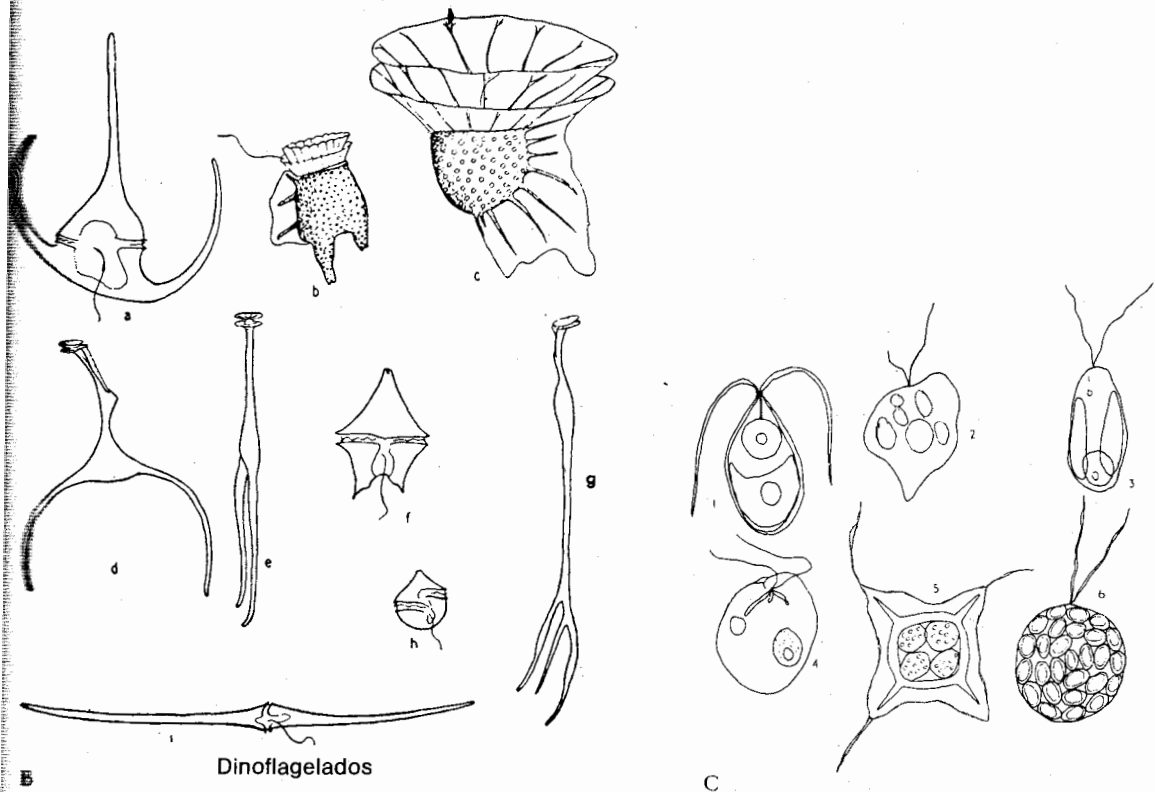


Figura 12-7. B. **Dinoflagelados**. Representam-se os seguintes gêneros: a, *Ceratium*; b, *Dinophysis*; c, *Ornithocercus*; d, e, *Triposolenia*, de frente e de lado; f, *Peridinium*; g, *Amphisolenia*; h, *Gonialax*; i, *Ceratium*. C. **Microflagelados**. Ilustram-se os seguintes gêneros: 1, *Dunaliella* (fitomonada); 2, *Chloramoeba* (xantomonada); 3, *Isochrysis* (crisomonada); 4, *Protochrysis* (criptomonada); 5, *Dictyocha* (silicoflagelado); 6, *Pontosphaera* (cocolitóforo). (A e B de Sverdrup, Johnson e Fleming, «The Oceans, Their Physics, Chemistry, and General Biology», 1946, publicado por Prentice-Hall, Inc. C de Wood, «Marine Microbial Ecology», 1965, Chapman and Hall, London.)

Nas águas mais fundas da zona nerítica, as populações não estão geralmente dispostas em zonas concêntricas, sendo mais plausível que formem uma «manta de retalhos» ou mosaico. Um dos estudos clássicos é o de C. G. J. Peterson (1914-1918), que investigou em pormenor o bentos das águas neríticas das importantes zonas de pesca entre a Dinamarca e a Noruega. Descobriu que existiam oito «associações» primárias nesta vasta área, cada qual com uma ou mais espécies dominantes. Os estudos das agregações bentónicas foram continuados à escala mundial por Thorson (1955), que deu conta do que denominou por «comunidades de fundo de nível paralelo», habitando o mesmo tipo de fundo a profundidade semelhante em

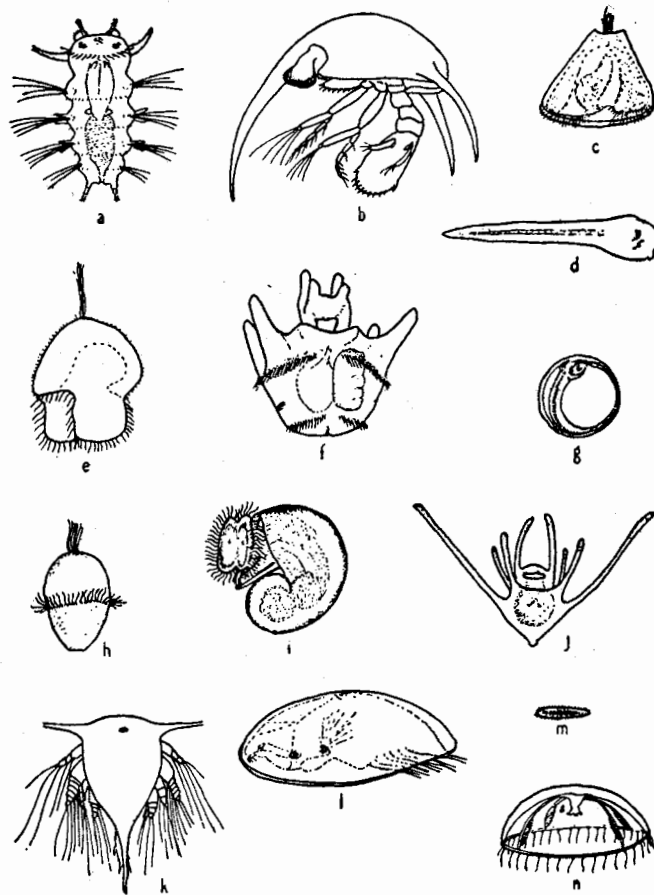


Figura 12-8. Larvas que constituem o plâncton temporário (meroplâncton) do mar. a, larva chaetate do anelídeo *Platynereis*; b, zoea do caranguejo da areia, *Emerita*; c, larva cifonaula de um briozóario; d, larva girino de um tunicado sésil; e, larva pilidium de um nemertíneo; f, larva pluteus de um ouriço do mar; g, ovo de peixe com embrião; h, larva trocófora de um anelídeo; i, larva veliger de um caracol; j, larva pluteus de um ofiurídeo; k, larva nauplius de um percebe; l, larva cypris de um percebe; m, larva planula de um celenterado; n, fase de medusa de um hidróide sésil. (Sverdrup, Johnson e Fleming, «The Oceans, Their Physics, Chemistry, and General Biology», 1946, publicado por Prentice-Hall, Inc.)

### Quadro 12-1

*Teor em Clorofila da Comunidade de Três Zonas Principais na Região Rochosa  
Entre Marés em Woods Hole, Mass. \**

ZONA	BIOMASSA	DOMINANTES		CLOROFILA (g/m <sup>2</sup> )
		Plantas	Animais	
Zona Litoral Superior ou de Búzios	Muito pequena	<i>Calothrix</i> †	Búzios ( <i>Littorina</i> )	0,50
Zona de Cracas	Média	<i>Gomontia</i> , †† <i>Rivularia</i> † e <i>Fucus</i> §	Cracas ( <i>Balanus</i> e <i>Chthamalus</i> )	0,87
Zona de Sargaços	Grande	<i>Chondris</i> e outras espécies de sargaços castanhos e vermelhos	Numerosas espécies de moluscos e crustáceos	1,07

\* Embora as diferenças no teor de clorofila entre zonas sejam estatisticamente significativas, a variação nas médias, sendo apenas dupla, contrasta acentuadamente com diferenças na biomassa de muitas vezes, e com composições em espécies completamente distintas. (Dados de Gifford e E. P. Odum, 1961.)

† Algas azuis-verdes.

†† Uma alga verde.

§ Uma alga castanha.

áreas geograficamente muito dispersas. Além disso, estas comunidades paralelas eram muitas vezes dominadas por espécies do mesmo gênero. Por exemplo, as populações bentônicas em águas de pouca profundidade com fundo misto de areia e lodo eram muitas vezes caracterizadas por bivalves do gênero *Macoma*, independentemente de estarem localizadas no Báltico ou na costa ocidental da América do Norte. De maneira semelhante, os fundos de areia em águas pouco profundas podiam ser dominados por bivalves do gênero *Venus* e os fundos lodosos mais profundos por estrelas do mar do gênero *Amphiura*. Este tipo de equivalência ecológica foi discutido, em termos gerais, no Capítulo 6.

A alta densidade de predadores parece ser, à primeira vista, uma característica incongruente de muitas comunidades do fundo do mar. No entanto, Thorson verificou que muitos predadores, como certas estrelas do mar, não se alimentam durante longos períodos nas épocas de reprodução, permitindo assim que as larvas pelágicas dos bivalves e outras presas se fixem e desenvolvam até atingirem um tamanho que as tornam menos vulneráveis à predação. Tem-se aqui novamente um exemplo em que os dados sobre as biomassas seriam, só por si, pouco elucidativos quanto ao que «se passa» na comunidade.

Com o aperfeiçoamento dos aparelhos fotográficos submarinos tem aumentado o conhecimento sobre as comunidades do fundo do mar, não só na plataforma



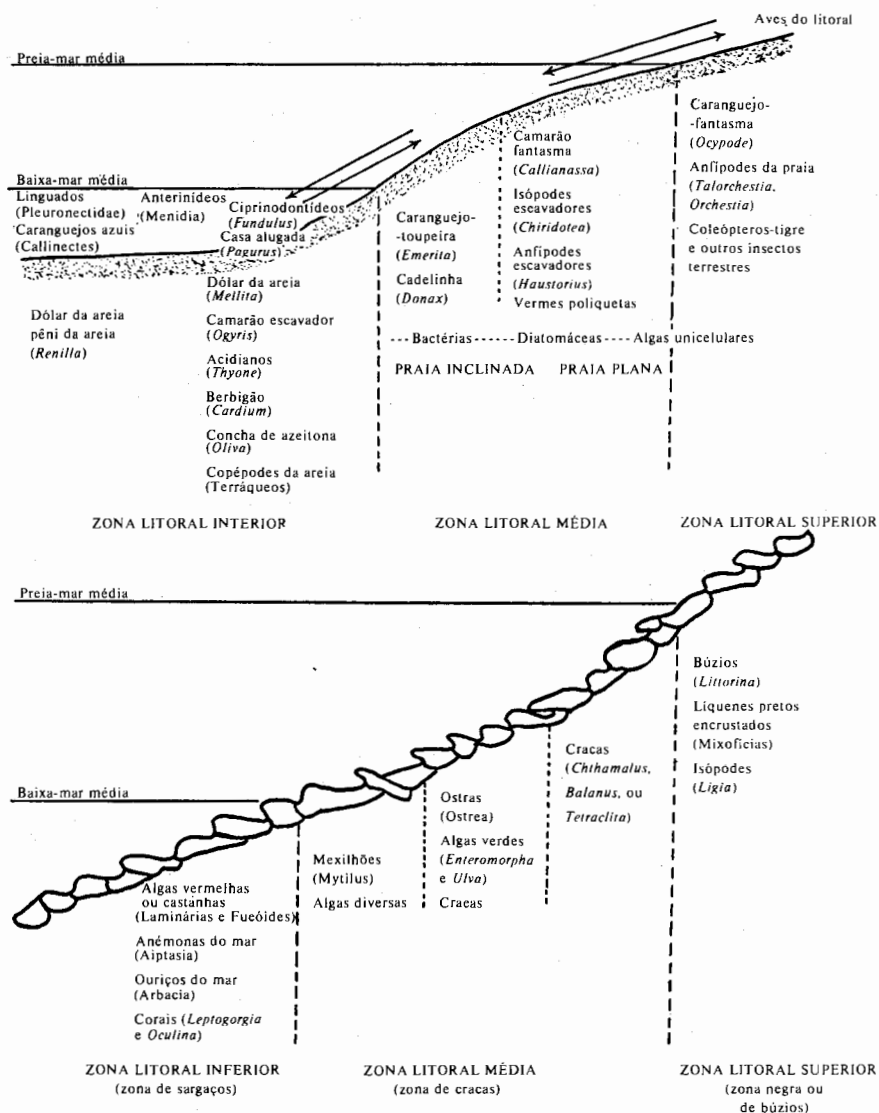


Figura 12-9. Cortes de uma praia arenosa (em cima) e de uma costa rochosa (em baixo), em Beaufort, N. C., mostrando as zonas e suas dominantes características. (Diagrama superior baseado em dados de Pearse, Humm e Wharton, 1942; e inferior baseado em dados de Stephenson e Stephenson, 1952.)

continental, como em águas mais profundas. A Figura 12-12 apresenta três fotografias tiradas a profundidades cada vez maiores. Tais fotografias revelaram animais ainda não encontrados e fornecem, igualmente, um meio de avaliar a densidade da epifauna de maiores dimensões no seu habitat não perturbado. No entanto, nem mesmo as fotografias mais nítidas podem mostrar a infauna, que muito provavelmente é

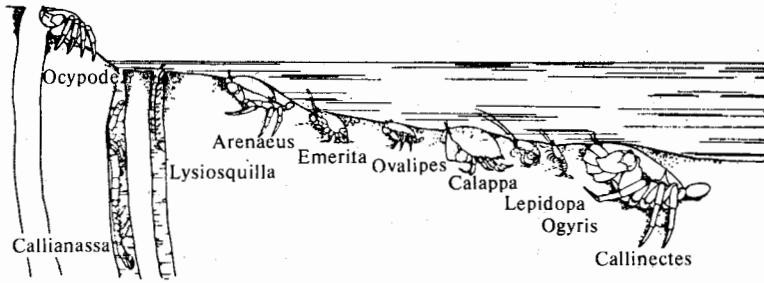


Figura 12-10. Crustáceos escavadores em posições de descanso na areia da região nerítica.

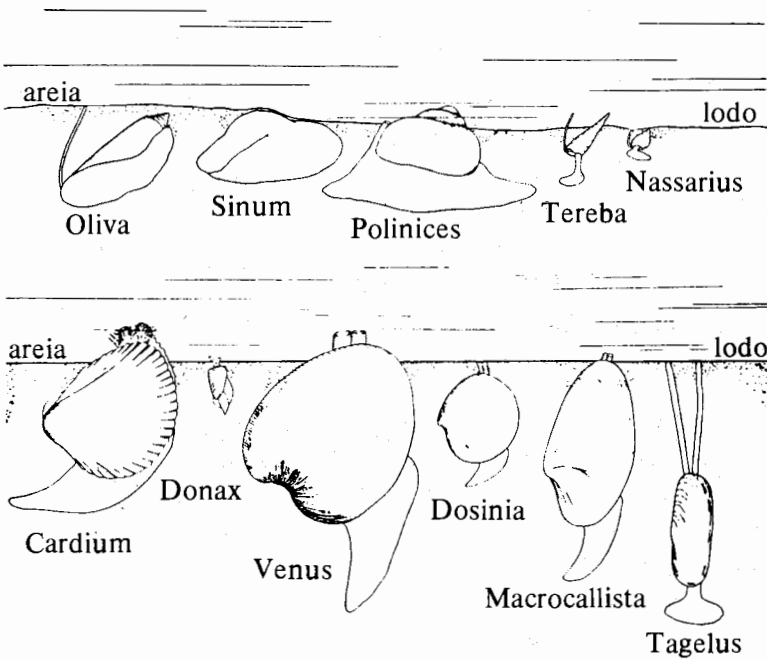


Figura 12-11. Gastrópodos (em cima) e ameijoas (em baixo), escavadores característicos dos baixios arenosos (à esquerda) e lodosos (à direita) da região nerítica. (Segundo Pearse, Humm e Wharton, 1942.)

nos sedimentos brandos que cobrem a maior parte dos fundos do oceano a mais importante das duas componentes bentônicas.

Como aconteceu com o plâncton, os componentes mais pequenos do bentos marinho ficaram a conhecer-se melhor e a sua importância ficou melhor avaliada em consequência das investigações da década de 60. Sanders (1960, 1968), por exemplo, verificou que o uso de dragas aperfeiçoadas e de crivos mais finos para a separa-

ção permitiam encontrar uma diversidade de pequenos animais da infauna, poliquetas, crustáceos, bivalves e outros invertebrados, que até aí tinham passado despercebidos. A densidade do bentos nos sedimentos brandos decresce com o aumento de profundidade (6000 indivíduos por m<sup>2</sup> na plataforma continental e apenas 25 a 100 por m<sup>2</sup> na planície abissal), como seria de esperar devido à diminuição da produtividade com a profundidade, se bem que a diversidade de espécies se tenha apresentado muito maior no habitat abissal do que na plataforma (Sanders e Hessler, 1969). Esta importante descoberta apoia a teoria de que a diversidade está relacionada com a estabilidade e não é dependente da produtividade. Estes resultados estão representados na Figura 6-6A.

**CONSUMIDORES: NÉCTON E NEUSTON** (ver página 483 para explicação destes termos). Além dos peixes, os maiores crustáceos, tartarugas, mamíferos (baleias, focas, etc.) e aves marinhas são nadadores activos e habitantes de superfície. Os indivíduos deste grupo costumam distribuir-se, embora nem sempre, por uma área considerável, como é característico dos consumidores secundários e terciários em geral. No entanto, o nécton (e até as aves) está limitado pelas mesmas «barreiras invisíveis» de temperatura, salinidade e nutrientes, e pelo mesmo tipo de fundo, tal como acontece com os organismos com menor capacidade de movimento. Também, por estranho que pareça, ainda que a distribuição individual do nécton possa ser grande, a distribuição geográfica de uma espécie pode ser menor do que a de muitos invertebrados.

Como indica a Figura 12-9, os aterinídeos do género *Menidia*, os ciprinodontídeos do género *Fundulus* e os peixes chatos são característicos das águas próximas da linha de maré baixa nas costas do Atlântico médio. Estas e outras espécies do mesmo habitat deslocam-se com a subida e a descida das marés, alimentando-se dos bentos da respectiva zona quando coberta pela água. Do mesmo modo, as aves do litoral movem-se com a deslocação da linha da maré, procurando alimento na zona que vai ficando a descoberto. É notável como ainda resta alguma coisa depois destes ataques alternados vindos da terra e do mar! Os peixes chatos e as raias são, de entre os peixes do fundo, os mais especializados, confundindo-se facilmente com a areia e com o lodo, devido à sua forma e cor. Algumas espécies dos primeiros são notáveis pela faculdade de mudar de cor e «confundir-se» com o fundo.

Além do peixe que se alimenta no fundo, fazem também parte das comunidades neríticas outros que se alimentam de plâncton. Os membros da família dos arenques (Clupeidae), incluindo arenques, sardinhas e anchovas, são particularmente importantes. O plâncton é filtrado da água por meio de um «crivo» formado pelas guelras. Uma vez que até os dispositivos de filtragem mais finos, à semelhança da rede de seda mais fina, não conseguem reter a maioria do fitoplâncton, os peixes adultos subsistem principalmente à custa do zooplâncton e são assim consumidores secundários. Vários estudos demonstraram que o peixe, ao passar por uma determinada

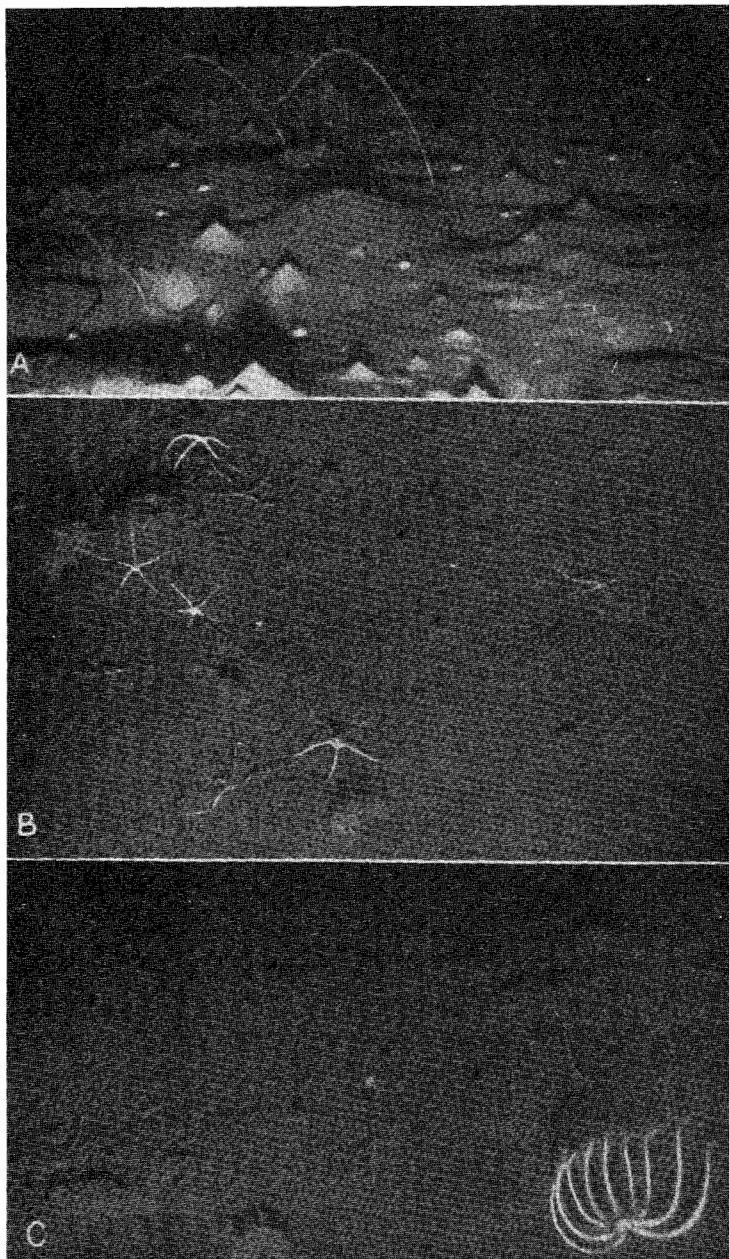


Figura 12-12. Fotografias (obtidas com uma câmara submarina especial chamada bentógrafo) do fundo do oceano, a três profundidades diferentes, ao largo da Califórnia do Sul (Canal de San Diego). A, a cerca de 100 metros. Notar a abundância de ouriços do mar (provavelmente *Lytechinus*) que se apresentam como corpos globulares de cor clara, e os longos e curvos chicotes marinhos (provavelmente *Acanthoptilum*). Os montículos cónicos foram construídos por vermes escavadores à entrada das respectivas galerias. (Emery, 1952). B, a cerca de 1200 metros. Fotografia vertical de cerca de 36 pés quadrados do fundo, que é composto neste local por lodo verde com um alto teor em matéria orgânica. Notar as numerosas estrelas do mar (Ophiuroidea) e alguns grandes pepinos do mar (Holothuroidea). Os últimos nunca foram identificados até à espécie, pois nunca foram apanhados em dragagens e só foram vistos em fotografias do fundo. (Fotografia da Marinha de Guerra, por cortesia do U. S. Navy Electronics Laboratory, San Diego). C, a cerca de 1450 metros. Note-se em baixo à direita os dez braços daquilo que é provavelmente um crinóide comatulídeo (um parente da estrela do mar que se fixa ao fundo do mar por uma espécie de pedúnculo). Pequenos vermes com tubos e estrelas do mar transparentes repousam na superfície do fundo e dois pepinos do mar podem ser vistos à esquerda. A contínua actividade dos animais escavadores mantém o fundo com um aspecto «empolado». A margem inferior da fotografia corresponde a uma distância de cerca de dois metros. (Emery, 1952.)

massa de água, não recolhe amostras análogas às que seriam obtidas por uma rede lançada na mesma área; sendo assim, o peixe é capaz de rejeitar selectivamente algumas formas e de procurar activamente outras. As espécies que se alimentam de plâncton podem, deste modo, evitar a competição, não só por serem diferentes as «malhas» dos respectivos filtros, mas também por ser diferente a sua actividade selectiva.

Embora alguns dos peixes do fundo efectuem a desova nesse substrato e protejam as posturas, como acontece com muitos peixes de água doce, a maioria dos peixes marinhos, incluindo os mais pelágicos, põe grande número de ovos que flutuam (auxiliados por gotículas oleosas ou por outras adaptações à flutuação) e não recebem qualquer atenção dos progenitores. Há duas outras características importantes dos peixes pelágicos: (1) a sua tendência para se agregarem ou formarem «cardume», indubitavelmente uma qualidade valiosa nas águas desabrigadas do mar alto, e (2) a tendência para efectuarem migrações sazonais bem definidas. Esta última pode ser devida, em parte, ao facto de os ovos, e mais tarde as larvas, andarem à deriva nas correntes até que o peixe esteja suficientemente desenvolvido para voltar à região de postura.

Os grandes pesqueiros estão, quase exclusivamente, localizados na plataforma continental ou próximo dela. Como a produtividade mais alta ocorre, como já se indicou, em regiões de circulação ascendente de águas frias, não é de estranhar que aí se localizem os melhores pesqueiros comerciais. Embora seja grande o número de peixes com importância comercial, são relativamente poucas as espécies que constituem a maior parte do contingente mundial do pescado. Na costa atlântica, por exemplo, os peixes de interesse alimentar no norte são principalmente arenque, bacalhau, «haddock» (*Melanogrammus aeglefinus*) e «halibut», enquanto que para o sul as espécies procuradas são tainhas, robalos, cianídeos dos géneros *Cynoscion* e *Pogonias* e cavalas. As estatísticas da FAO respeitantes a 1967 (ver Holt, 1969) indicam seis espécies como constituindo metade da captura mundial de peixes marinhos, como se segue (indicados por ordem do total de capturas): anchova do Peru, arenque do Atlântico, bacalhau do Atlântico, cavala, bacalhau do Alasca e sardinha da África do Sul. Outros grupos importantes são os pleuronectídeos (incluindo linguados, solhas e halibut), os salmões e os atuns (incluindo os bonitos). Os grupos dos bacalhaus do Atlântico e do Alasca e dos pleuronectídeos (linguados) são tipos de fundo e são capturados com redes de arrasto; os peixes dos outros grupos são capturados nas águas superiores com redes varredoras de vários tipos. Note-se que a maioria destes peixes se alimenta de plâncton (cadeia alimentar relativamente curta). As principais áreas de pesca do mundo, as suas produções e perspectivas futuras são analisadas no Capítulo 15 (ver também os Quadros 3-10B e 3-11).

Além dos peixes predadores, como por exemplo os tubarões, as aves marinhas são importantes consumidores terciários do mar. Estas (juntamente com as focas e

as tartarugas) constituem, naturalmente, um elo de ligação entre a terra e o mar, visto que têm de procriar na terra, embora o seu alimento venha do mar. Por conseguinte, estes pulmonados fazem parte das cadeias alimentares marinhas, tais como os peixes e invertebrados de que se alimentam. O papel das aves, no que respeita a «completar» os ciclos do azoto e do fósforo, já foi referido (ver Capítulo 4, Figura 4-2). Como acontece com outros organismos marinhos, as aves estão concentradas perto das costas e especialmente em regiões produtivas. As aves costeiras frequentam as zonas litoral superior e intermédia; os corvos marinhos, os patos do mar e os pelicanos, as áreas litorais inferiores; e os painhos e pardelas, a zona nerítica inferior mais afastada da costa. As aves chegam mesmo a apresentar uma distribuição vertical nas áreas aquáticas em que se alimentam, como ficou ilustrado na Figura 7-32.

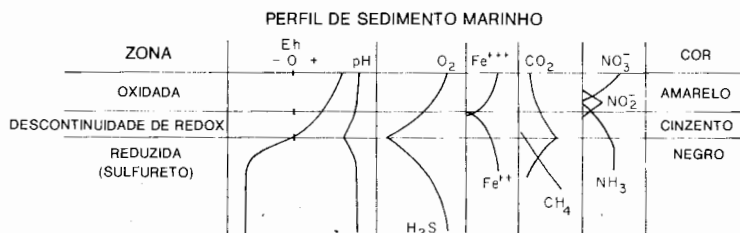
**BACTÉRIAS.** De acordo com Zobell (1963), a densidade das bactérias na água do mar varia desde menos de uma por litro no mar alto até ao máximo de  $10^8$  por mililitro junto à costa. Como foi analisado noutra local (página 163), as bactérias podem não ser importantes na regeneração de nutrientes na coluna de água. Nos sedimentos, porém, as bactérias provavelmente desempenham o mesmo papel que nos solos. A densidade nos sedimentos marinhos vai de menos de 10 a  $10^8$  por grama de sedimento superficial, conforme o teor de matéria orgânica. Como noutros locais, os animais detritívoros dos sedimentos devem obter a maioria da sua energia alimentar da digestão de bactérias, protozoários e outros microrganismos que estão associados aos detritos ingeridos (Zhukova, 1963). Os fungos e as leveduras não são importantes no mar, a não ser que haja abundância de detritos macrofíticos. Alguns progressos recentes no estudo da microbiologia marinha são apresentados no Capítulo 19.

### **Perfil de um Sedimento Marinho**

A Figura 12-13 representa o perfil típico de um sedimento mostrando as variações químicas e físicas que ocorrem na transição entre as camadas superiores oxidadas e a zona de redução, na qual a reserva de oxigénio gasoso se encontra esgotada. Esta variação de condições afecta grandemente a distribuição dos organismos cujos metabólitos têm, por seu turno, muito a ver com a natureza química das zonas. O potencial de oxidação-redução, ou *redox*, é medido numa escala de milivolts, denominada escala Eh, sendo análogo ao pH, porquanto aquele é uma medida de actividade dos electrões enquanto o pH mede a actividade dos protões (para mais explicações sobre o potencial redox veja-se Hewitt, 1950 e Zobell, 1946). Na zona de descontinuidade do redox, o Eh descrece rapidamente e torna-se negativo na zona completamente reduzida, ou dos sulfuretos. A importância da inter-

acção das camadas aeróbias e anaeróbias no condicionamento do ciclo do enxofre, da composição química do mar e do equilíbrio gasoso da atmosfera já foram destacados (Capítulos 2 e 4), assim como a «recuperação microbiana» dos nutrientes resultante da difusão para as zonas superiores dos gases reduzidos ( $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{CH}_4$  e  $\text{H}_2$ ).

A maior parte dos animais bentónicos ocorre na camada oxidada; estes incluem os poliquetas e bivalves previamente mencionados e também grande quantidade de animais muito pequenos como copépodes harpacticoides, platelmintos turbelários, gastrócticos, tartígrados, rotíferos, ciliados e nemátodos. Se houver luz, encontrar-se-ão algas. A camada de descontinuidade do redox é a sede das bactérias quimiosintéticas e, se houver luz, das fotossintéticas. Os nemátodos são, aparentemente,



*Figura 12-13.* Perfil de sedimento marinho ilustrando três zonas que com frequência se distinguem pela cor. Figuram-se os perfis do Eh (potencial redox) e do pH, bem como a distribuição vertical de alguns compostos e iões. O potencial redox é mínimo na zona reduzida, de 0 a +200 milivolts na região de descontinuidade, de transição, e superior a 200 milivolts na zona totalmente oxidada. Note-se que nos sedimentos reduzidos o oxigénio, o dióxido de carbono e o nitrato são substituídos pelo ácido sulfúrico, o metano e o amoníaco. Estão descritas no texto a distribuição dos organismos e suas funções no perfil. (Reproduzido de Fenchel, 1969.)

os únicos metazoários nesta região. Apenas as bactérias anaeróbias, como sejam as bactérias redutoras dos sulfatos e as do metano, os protozoários anaeróbios (ciliados que se alimentam das bactérias) e talvez alguns nemátodos podem viver na zona de completa redução. São evidentemente estes organismos que produzem os gases que se difundem nas zonas superiores. As galerias da grande macrofauna (vermes, bivalves e caranguejos) estendem-se bastante para dentro desta zona, tal como as raízes das plantas marinhas e dos sapais em águas costeiras pouco profundas. A importância dos últimos como «bombas de nutrientes» foi mencionada no Capítulo 4 (página 149). Uma excelente descrição da ecologia dos sedimentos marinhos é fornecida por Fenchel (1969; ver especialmente da página 44 à 78).

A zona oxidada pode ser muito delgada em fundos lodosos ou limosos. Naturalmente, se a água acima dos sedimentos se esgota em oxigénio, então, a zona de redução desloca-se para a superfície e estende-se para cima nas águas do fundo. Em anos recentes, a poluição das cidades escandinavas ribeirinhas transformou o fundo do Mar Báltico numa vasta zona de sulfuretos. Há poucas baías oceânicas que, como o Mar Negro, sejam permanentemente anaeróbias no fundo.

## Mangais e Recifes de Coral

Dois comunidades marinhas de águas pouco profundas tropicais e subtropicais, distintas e com grande interesse, merecem menção especial: são os mangais e os recifes de coral. Ambos são importantes «construtores de terra» que intervêm na formação de ilhas e no prolongamento das costas. Os mangais figuram entre as poucas plantas terrestres emergentes que toleram a forte salinidade do mar. As diferentes espécies formam zonas na região intercotidal, ou mesmo mais além. Na próxima vez que o leitor vá ao sul da Florida ou a «Florida Keys», observe que a zona mais exterior é constituída pela mangue vermelha (*Rhizophora mangle*). Tem longas raízes de suporte que reduzem a acção das correntes de maré, dão origem a grande deposição de lodo e aluviões e fornecem superfícies de fixação aos organismos marinhos (Figura 12-14A). As sementes germinam quando ainda se encontram na árvore, as plântulas caem e flutuam até encontrar águas menos profundas onde as raízes bem desenvolvidas se possam agarrar, talvez para formar uma nova ilha! A mangue negra (*Avicennia nitida*) forma uma zona mais próxima da costa; as suas raízes emergem do lodo como um molho de espargos (veja-se a segunda zona da Figura 12-14D). Todavia, para observar o desenvolvimento completo de uma comunidade de mangue é necessário prosseguir mais para o sul, onde as formas de crescimento são maiores e a zonagem mais complexa. A Figura 12-14B mostra uma floresta tropical de mangues no Panamá e a Figura 12-14C é um pormenor das raízes de suporte que penetram profundamente nos lodos anaeróbios (notar também as numerosas galerias de caranguejos). Como atrás se indicou, pensa-se que esta penetração é importante na circulação mineral necessária para manter a elevada produtividade primária exibida pelo mangal (Golley, Odum e Wilson, 1962). A zonagem ao longo de uma costa de mangal tropical é indicada no diagrama da Figura 12-14D. Davis (1940), que estudou a ecologia dos mangais, pensa que eles são importantes, não só para ampliar as costas e formar ilhas, mas também para proteger aquelas da excessiva erosão que, de outro modo, se produziria com as violentas tempestades tropicais. Tem-se demonstrado que os detritos de folhas dos mangais constituem para os seres aquáticos uma das principais fontes de energia (Heald e W. E. Odum, 1970). Este exemplo foi utilizado no Capítulo 3 (Figura 3-12) para ilustrar a «cadeia alimentar de detritos».

Os recifes de coral estão largamente distribuídos nas águas pouco fundas dos mares quentes. Como escreveu Johannes (1970), estão «entre as comunidades biologicamente mais produtivas, taxonomicamente mais diversas e esteticamente mais celebradas». Nenhum estudante de ecologia, qualquer que seja o seu interesse especial, se deveria lançar na vida sem, pelo menos uma vez, pôr a máscara e o tubo de mergulhar e explorar um recife de coral!



Como originalmente os descreveu Darwin, os recifes pertencem a três tipos: (1) recifes de barreira ao longo dos continentes, (2) recifes anelares à volta das ilhas e (3) atóis, que são cadeias de recifes e ilhas em forma de ferradura com uma lagoa central. Explorações geológicas e sondagens, feitas nas décadas de 40 e 50, mostraram que os recifes do Pacífico se formaram, na sua maior parte, sobre rocha basáltica levantada até perto da superfície do mar pela actividade vulcânica submarina (Ladd e Tracey, 1949). A deposição biológica de carbonato de cálcio é o meio pelo qual se formam os recifes até ao nível do mar. Sobre o recife podem formar-se ilhas, quer em resultado da descida do nível do mar (ou elevação das infiltrações vulcânicas), quer em consequência da rebentação e da acção do vento que acumulam bocados do recife partido e areia de coral acima do nível do mar, de maneira que as plantas terrestres podem começar a desenvolver-se.

C. M. Yonge iniciou estudos biológicos na Grande Barreira de Recifes da Austrália na década de 20 e continuou a publicar até ao presente os seus estudos de fisiologia e ecologia dos corais; para revisão deste trabalho de uma vida veja-se Yonge, 1963, 1968. Os estudiosos japoneses têm dado importantes contribuições sobre a fisiologia dos recifes de coral. Em anos recentes, tem-se dado mais importância aos estudos de metabolismo da comunidade e da circulação mineral na comunidade do recife considerada como um todo (isto é, ao método holístico) e a estudos pormenorizados das notáveis simbioses algas-coral, que são claramente uma das razões mais importantes para o «sucesso» evolutivo do ecossistema recife. Considerem-se rapidamente estes dois aspectos.

Embora os corais sejam animais (filo Coelenterata), um recife de coral não é uma comunidade heterotrófica, mas um ecossistema completo, uma estrutura trófica que inclui uma grande biomassa de plantas verdes (ver Figura 3-15B). Como se descreve adiante, muitos recifes são energeticamente auto-suficientes mas estão perfeitamente organizados para usar, armazenar ou reciclar (conforme o caso) o que recebem das águas circundantes. Além disso, embora os corais pétreos (antozoários da ordem Scleractina, incluindo algumas espécies de outros grupos de celenterados) sejam dos principais contribuintes para o substrato de calcário, as algas vermelhas calcárias (chamadas litotamnias; especialmente as do género *Porolithon*) podem ser de igual ou maior importância, sobretudo na face marítima do recife, uma vez que são mais aptas a tolerar a acção das ondas. Estas algas contribuem, não somente para a estrutura do recife, como também para a sua produção primária (Marsh, 1968). Desta forma, o chamado recife de coral é na realidade um recife de algas e coral.

A Figura 12-15 mostra a associação íntima existente entre os componentes vegetal e animal de uma colónia de coral. Um tipo de algas, as chamadas zooxantelas, vive nos tecidos do pólipos do coral (são «endozóicas»), enquanto outras espécies vivem à volta e por baixo do esqueleto calcário do animal. Ainda outras espécies de algas, dos tipos calcário ou carnudo, podem ser encontradas sobre todo

o substrato calcário. Durante a noite, os pólipos de coral estendem os tentáculos e capturam o plâncton que passa sobre o recife, vindo das águas oceânicas adjacentes. As lagostas e outros invertebrados também têm um período noturno de atividade e passam o dia nas reentrâncias escuras do recife. Para ter uma vista completa da vida num recife, é necessário «mergulhar» tanto de noite como de dia. Durante o dia, o tapete praticamente contínuo de algas absorve a luz tropical e elabora alimento (matéria orgânica) num ritmo rápido. Grandes cardumes de peixes vivamente coloridos alimentam-se das algas ou de organismos e detritos transportados na corrente. Ainda na corrente, em águas mais profundas, espreitam os grandes predadores, os tubarões e as moreias. Como seria de esperar, a zonagem é um aspecto característico da distribuição das espécies, tal como o é em outros tipos de litorais «rochosos» (ver Odum e Odum, 1957).

Utilizando o método da curva diurna do oxigénio (ver página 89), Sargent e Austin (1949), Odum e Odum (1955) e Kohn e Helfrich (1957) verificaram que a produtividade primária dos recifes de coral era muito elevada e que a relação P/R era próxima da unidade, o que indica que o recife no seu conjunto se aproxima de um clímax metabólico (ver Capítulo 9, especialmente o Quadro 9-1 e a Figura 9-1). *Supõe-se que os dois principais factores responsáveis pela elevada produtividade são a corrente de água e a eficiente circulação dos nutrientes.* Com base na análise que fizeram da entrada e da saída numa dessas «lagoas» coralíferas, um atol do Pacífico, que provou ser um oasis num oceano deserto, Odum e Odum (1955) sugeriram que, como não havia zooplâncton suficiente proveniente do oceano (anteriormente suposto como a fonte alimentar exclusiva dos corais) para suportar a população existente, os corais devem obter muita da sua energia alimentar das algas simbióticas, que, por sua vez, devem ir recebendo nutrientes dos corais e fazer a sua reciclagem. A controvérsia levantada por esta teoria estimulou o aparecimento de estudos adicionais, que clarificaram a natureza das relações de mutualismo entre os corais e as algas. Embora os investigadores não estejam ainda de acordo em muitos aspectos, pode-se apresentar, pelo menos, um «relatório de progressão», como se segue:

1. As algas endozóicas, que consistem em células amarelas, pequenas e redondas na endoderme dos pólipos, foram identificadas como dinoflagelados e classificadas no género *Symbiodinium* por Freudenthal (1962). Têm um estado flagelado, de natação livre, que permite a sua livre deslocação de um hospedeiro para outro, e são agora cultivadas em laboratório. Algas endozóicas semelhantes aparecem em outros animais marinhos, como por exemplo a ameijoia gigante *Tridacna*. McLaughlin e Zahl (1966) resumiram experiências de cultivo e biologia gerais, enquanto Halldal (1968) estudou as relações luminosas e a capacidade fotossintética.

2. A transferência directa de matéria orgânica das algas endozóicas para os tecidos animais foi demonstrada pelo uso de traçadores (Muscatine e Hand, 1958; Muscatine, 1961, 1967; Goreau e Goreau, 1960) e pela microscopia electrónica

(Kawaguti, 1964). Suspeita-se que a dependência dos corais, relativamente à fotossíntese das algas como fonte de energia alimentar, é maior nos recifes localizados em pleno oceano do que nos existentes em águas costeiras, mais ricas, onde o zooplâncton é mais numeroso.

3. Estudos de campo complementares, como por exemplo os de Johannes *et al.* (1970), realizados numa plataforma de recifes da Bermuda, mostraram que a quantidade de zooplâncton na água envolvente é, muitas vezes, insuficiente para satisfazer as necessidades de energia do recife.

4. Enquanto Franzisket (1964) relatou que quatro espécies de corais aumentaram de peso quando mantidas durante dois meses à luz em água do mar da qual todas as partículas alimentares haviam sido eliminadas, a maioria dos experimentadores verificaram que os corais crescem mais e vivem melhor quando dispõem de alimento vivo que podem capturar e ingerir. Johannes *et al.* (1970) sugerem que as complicadas adaptações anatómicas para a captura do zooplâncton são importantes, não tanto como «caçadoras de calorías», mas sim como um meio de obter nutrientes escassos, como o fósforo, de que carecem quer o coral quer o seu parceiro algal. Uma vez ingeridos pelo pólipó, tais nutrientes podem ser repetidamente recirculados entre o coral e a alga. Nos estudos de Pomeroy e Kuenzler (1969) foram obtidas provas adicionais de que a conservação dos nutrientes pode ser reforçada pela simbiose. Verificaram que os corais perdem muito mais lentamente fósforo do que outros animais marinhos de tamanho semelhante que não têm algas endozóicas; a hipótese é a de que o fósforo é reciclado entre os componentes animal e vegetal dentro da colónia. Tão eficiente reciclagem significa, naturalmente, que pode ser mantida uma alta produtividade, a despeito do baixo teor em fósforo na água envolvente (ver Capítulo 4, Secção 5).

5. O trabalho de T. F. e N. I. Goreau (ver o resumo, 1963) evidenciou que as algas endozóicas aumentaram grandemente a capacidade do coral para elaborar o seu esqueleto; a calcificação é, em média, dez vezes maior à luz do que na obscuridade e diminui muito quando os corais são experimentalmente privados das suas algas endozóicas. A remoção do CO<sub>2</sub> pela fotossíntese das algas estimula a produção de carbonato de cálcio. Goreau pensa que as algas simbióticas contribuem mais para a formação do esqueleto do que para a nutrição do pólipó.

6. As algas filamentosas enredadas no esqueleto dos corais vivos (ver Figura 12-15) estão adaptadas à fraca intensidade da luz (isto é, são espécies de sombra), e, como consequência, são ricas em clorófila (ver o modelo luz-clorófila, Figura 3-5). Conferem com frequência à massa viva do coral uma cor esverdeada. Em contraste com as algas endozóicas, que são dinoflagelados, as algas do esqueleto são membros das Chlorophyta (algas verdes) da ordem Siphonales. Apesar dos recentes estudos de Kanwisher e Wainwright (1967), Halldal (1968) e Franzisket (1968), não se sabe até que ponto as algas do esqueleto são mutualistas com o hospedeiro



*Figura 12-14.* O ecossistema mangal. *A.* A mangue vermelha da costa oeste da Florida. Observe-se as raízes em escora que proporcionam superfícies de aderência para as ostras e outros organismos sésseis. *B.* Uma floresta de mangue no Panamá. A biomassa das raízes em escora iguala, só por si, o tecido lenhoso total de muitos outros tipos de floresta. (Golley e McGinnis, 1970.)

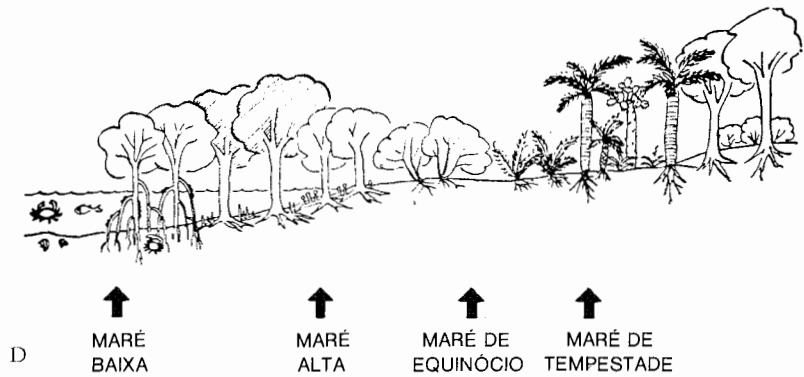
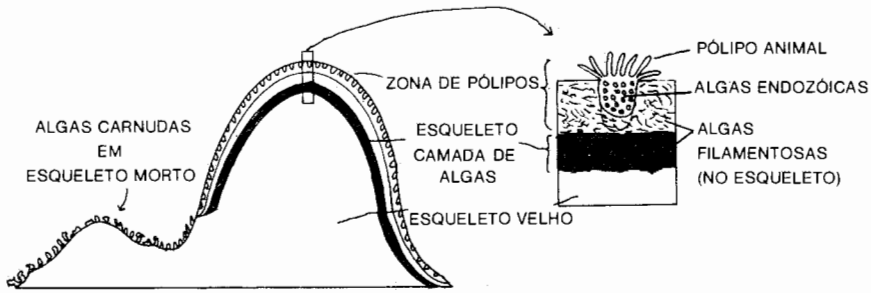
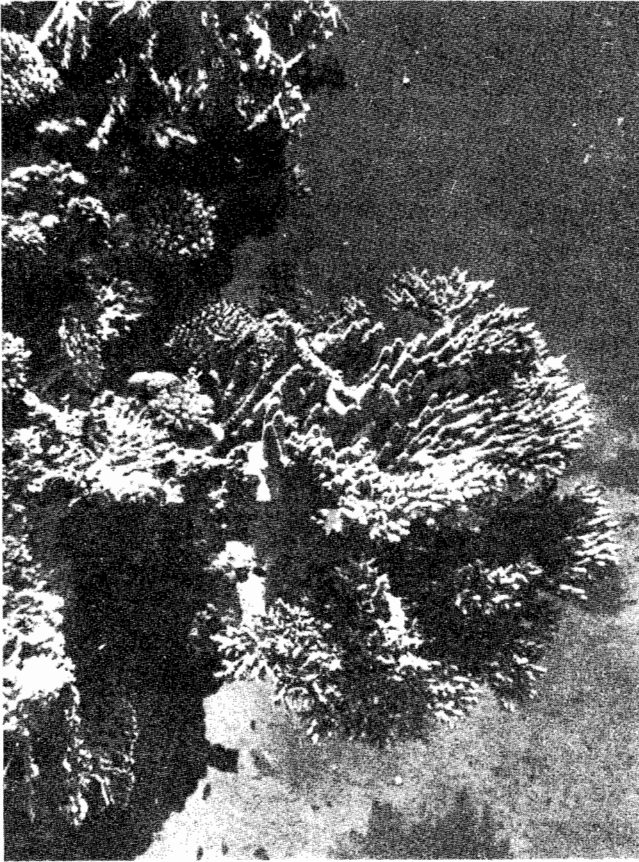


Figura 12-14. C. Imagem próxima do sistema radicular em escora da floresta de mangue de Panamá, mostrando como as escoras penetram profundamente nos lodos anaeróbios; observe-se o grande número de tocas de caranguejos que também se estendem pela zona reduzida do sedimento. (Fotografias do Institute of Ecology, University of Georgia.) D. Zonagem num pântano tropical de mangue. As cinco zonas entre as marés baixa e de tempestade são as de: *Rhizophora*, *Avicennia*, *Laguncularia*, *Hibiscus* e *Acrostichum*. (De Dansereau, «Biogeography; an Ecological Perspective», 1957, Ronald Press, N. Y.)



A



B

*Figura 12-15. A. Seção longitudinal de uma colônia de corais, ou «cabeça», ilustrando a relação íntima entre o animal coral (pólipo) e diversos tipos de algas. Ver explicação no texto. (Reproduzido de Odum e Odum, 1955.) B. Fotografia submarina de estruturas de coral ramificadas ao longo da orla de um recife protegido, onde as correntes são moderadas. Predominam «cabeças» de coral mais compactas nas partes mais expostas (viradas ao mar) dos recifes de coral. (Fotografia amavelmente cedida por Amikam Shuv, Tel Aviv University, Israel.)*

(coral), ou em que medida contribuem para a produção primária da comunidade dos recifes. Franzisket pensa que a contribuição proveniente das algas do esqueleto é baixa, devido à sua reduzida capacidade fotossintética.

7. Os corais produzem elevadas quantidades de muco que protegem os delicados animais da sedimentação, embora talvez também proporcionem à comunidade dos recifes um outro meio de capturar partículas de nutrientes. Johannes (1967) observou que grandes quantidades de mucosidade escorrem para a água, onde formam agregados com outro material orgânico, proporcionando assim uma fonte de alimento para outros consumidores.

De qualquer forma, o homem tem muito que aprender com os recifes de coral sobre «reciclagem» e como prosperar num mundo de recursos escassos. Sem dúvida que a «mensagem» é estabelecer melhores «simbioses» com os animais e as plantas de que depende.

O facto de o recife ser um ecossistema estável, de espécies diversas, bem adaptado e com alto grau de simbiose interna, não o torna imune às perturbações provocadas pelo homem. Esgotos urbanos e industriais, derramamentos de petróleo, sedimentação e estagnação de água provenientes de dragagens ou enchimentos, a poluição térmica e o lançamento de águas de baixa salinidade ou carregadas de sedimentos provenientes do mau uso do solo, estão a começar a cobrar o seu tributo. Inesperadamente, os recifes de coral estão também ameaçados por uma explosão populacional de um predador, o que se supunha não poder acontecer a um ecossistema clímax, bem ordenado! A culpada é a estrela-do-mar-espinhosa (*Acanthaster planci*). Durante os primeiros estudos no Great Barrier Reef (1920) apenas foi capturado um espécimen (Yonge, 1963); actualmente (1970) há numerosos exemplares; elas ameaçam a integridade de todo o recife e estão colonizando outras partes do Globo. A causa desta epidemia é desconhecida, embora se julgue que as origens do problema estão na poluição ou noutro tipo de «stress» provocado pelo homem. Perder-se-á outro «paraíso»? Os recifes de coral merecem ser salvos nem que seja pelo seu valor recreativo; sem eles a indústria do «mergulho» em águas quentes também podia ter de fechar as portas.

### **Comunidades da Região Oceânica**

Nesta região, as comunidades são inteiramente compostas por organismos com uma vida pelágica ou bêntica. Algumas espécies oceânicas são também comuns à zona nerítica, mas muitas outras são exclusivas da zona oceânica. Como já foi indicado o fitoplâncton oceânico é predominantemente «microplâncton» e o zooplâncton é em grande parte «holoplâncton». Os grandes crustáceos eufausídeos



ou «krill» são elos importantes da cadeia alimentar. Quer os peixes quer o zooplâncton são extremamente transparentes ou azuis, característica notável que os torna quase invisíveis. Auxiliares de flutuação como espinhas, gotas de gordura, cápsulas gelatinosas e gotas de gases constituem adaptações óbvias à vida no mar alto, tal como as adaptações de «reciclagem» de nutrientes o são à vida em águas pobres, como foi analisado na Secção 5 do Capítulo 4. A zona eufótica estende-se a grandes profundidades no mar alto, porém a produção primária total por metro quadrado é apesar disso pequena. No entanto, como os mares abertos são muito extensos, desempenham um papel muito importante no balanço global de  $O_2$  e  $CO_2$ .

As aves oceânicas são um agrupamento característico, cuja fácil observação azenua, muitas vezes, a monotonia de uma longa viagem marítima. Procelárias, albatrozes, fragatas, algumas espécies de andorinhas do mar, aves tropicais e mergulhões são, excepto na época da reprodução, independentes da terra. Poder-se-á supor que estas aves não deveriam conhecer o significado de «zonagem», porém isso está longe de ser verdadeiro. Este facto foi evidenciado por Murphy (1936) ao escrever: «As aves oceânicas estão, na sua maioria, ligadas como vassallos ao seu tipo específico de superfície de água». De forma análoga, a abundância de aves oceânicas depende, indirectamente, da abundância de plâncton. O mesmo pode dizer-se acerca das baleias, que são, talvez, o mais notável de todos os animais marinhos, dado que como agrupamento sistemático (ordem Cetacea) são os principais pulmonados aquáticos completamente independentes da terra. As baleias pertencem a dois tipos, as baleias com barbas, que se alimentam de zooplâncton por meio de grandes filtros de aspiração e as baleias com dentes, como os cachalotes, que se alimentam de nécton. Ambos os tipos de baleias estão representados na Figura 12-6, assim como os cetáceos mais pequenos, as toninhas.

Como já foi mencionado, a densidade de seres vivos tende a diminuir com a profundidade, porém tem sido agora provado que a diversidade em espécies «por habitat» (isto é, num dado tipo de massa de água ou fundo) é alta e está aparentemente correlacionada com a estabilidade do ambiente físico. Parece agora que intervêm, pelo menos, três mecanismos diferentes no transporte de alimentos para as grandes profundidades: (1) a «chuva de detritos» (ver Figura 12-6) foi inicialmente considerada como o principal, porém trabalhos recentes mostraram que o ritmo de queda é tão lento, que muitos detritos originados à superfície se decompõem ou dissolvem antes de atingirem o fundo; (2) o transporte pelo plâncton saprotrófico como, por exemplo, os *cocolitóforos* (ver número 6 da Figura 12-7C), abundantes entre a zona fótica e o fundo; (3) a formação de partículas de alimentos, ou agregados orgânicos, de matéria orgânica dissolvida (os chamados «detritos de bolha» mencionados no Capítulo 2; ver Baylor e Sutcliffe, 1963; Riley, 1963). Uma vez que na água do mar a quantidade de matéria orgânica dissolvida excede em cerca de dez vezes a soma das partículas de matéria, o potencial de conversão em alimento ingerível é



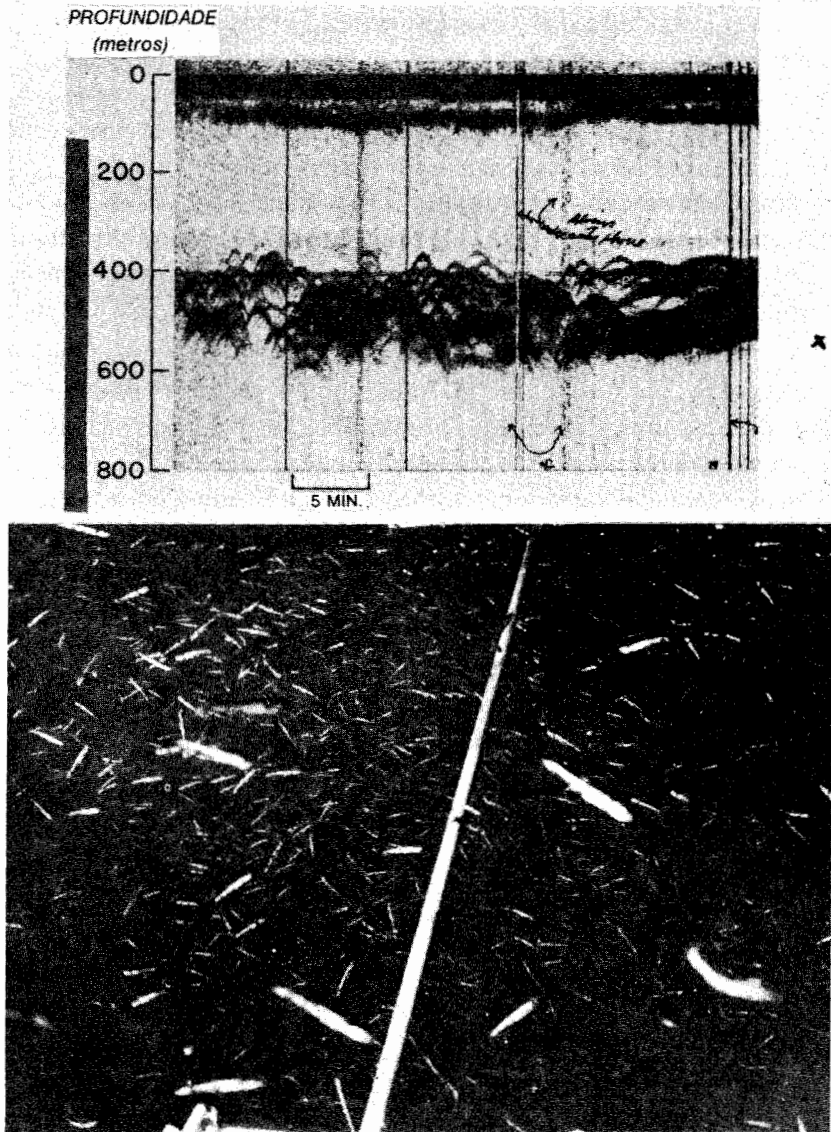


Figura 12-16. Encontra-se esclarecido o mistério de uma camada dispersora de som ou dispersora profunda. A fotografia superior é a de um registo de uma sonda acústica feito num barco sobre as águas da encosta continental ocidental do Atlântico Norte; a figura inferior é uma fotografia tirada em simultâneo de um submarino oceanográfico mostrando um cardume de peixes pequenos, *Ceratoscopelus maderensis*, que mostrou ser a entidade sonante que produziu o registo de dispersão de som. Os cardumes tinham de 5 a 10 metros de espessura, de 10 a 100 metros de diâmetro, e centros distanciados de 100 a 200 metros. Os peixes retirados dos cardumes tinham em média 6 centímetros de comprimento. A densidade no seio do cardume foi estimada entre 10 a 15 peixes por metro cúbico. As sequências hiperbólicas discretas do eco (fotografia superior) são pouco comuns, já que a maioria das sequências são mais planas, supondo-se que resultam da elevada densidade de indivíduos no cardume. (Fotografias amavelmente cedidas por R. H. Bachus, Woods Hole Oceanographic Institution. Em Bachus *et al.*, 1968, pode ver-se uma descrição publicada.)

considerável. Deve ainda considerar-se (4) a exportação de matéria orgânica das zonas de costa (onde a razão P/R é, muitas vezes, superior a 1).

Grandes áreas do fundo do oceano estão cobertas de sedimentos finamente divididos, designados frequentemente por «oozes» (limo). Carapaças siliciosas, especialmente de diatomáceas, são normais nas águas do norte, enquanto carapaças calcárias, especialmente dos protozoários *Globigerina*, predominam em outras regiões. Nas áreas muito profundas, algumas conchas alcançam o fundo, que é mais ou menos coberto por «argila vermelha». O epibenton do mar profundo exhibe curiosas espécies de crustáceos, equinodermes e moluscos. Relacionado com este «piso» brando, muitos dos animais de fundo têm longos apêndices, espinhos abundantes, pedúnculos e outros meios de apoio, como se verifica nos peixes trípedes, nas ameijoas lamparina («lamp shells») e nos crinóides que se apresentam na Figura 12-6.

A vida pelágica, especialmente o nécton das zonas batial e abissal, continua talvez a ser a menos conhecida de toda a vida oceânica, pela razão evidente de que é difícil obter redes suficientemente seguras para capturar formas activas a grandes profundidades. Esta é a região das «serpentes marinhas», se elas realmente existem. De facto, a lula gigante, cuja existência é realmente um facto e não uma fantasia, pode facilmente ser confundida com uma serpente marinha que aparece à superfície, uma vez que os seus tentáculos têm 10 a 13 metros de comprimento.

Os peixes de profundidade, alguns dos quais se podem ver na Figura 12-6, formam um grupo curioso. Mesmo sabendo-se que não há luz bastante para a fotossíntese na zona batial, alguma luz deve penetrar profundamente, especialmente nos claros mares tropicais. Por isso, verifica-se que alguns peixes abissais possuem olhos enormes; outros têm-nos pequeníssimos, aparentemente pouco úteis. A outros, todavia, faltam completamente os olhos. Muitos animais das profundidades produzem a sua própria luz por meio de órgãos luminescentes (ver o «peixe lanterna» e o «peixe riscado» na Figura 12-6) e, ainda, alguns peixes usam uma «fonte luminosa» (fixada a uma espinha móvel) como isca para atrair as presas (ver duas espécies de «peixe pescador» na Figura 12-6). A produção biológica de luz no mar foi revista por Clarke e Denton (1962). Uma outra característica interessante dos peixes abissais é a boca enorme e a capacidade de engolir presas maiores do que eles próprios (ver os peixes tragadores, os peixes engolidores e os peixes víboras na Figura 12-6). Nas profundidades a comida é pouca e dispersa, e os peixes estão adaptados a aproveitar o melhor possível as suas oportunidades!

A «eco-sonda», que provou ser útil na sondagem dos fundos para fins de navegação, é suficientemente sensível para registar a concentração de animais («falsos fundos», «fundos fantasmas» ou «camadas dispersoras profundas»). A Figura 12-16 mostra um registo de eco-sonda e uma fotografia simultânea que revela um cardume de peixes pequenos (cada um com o comprimento aproximado de 6 centímetros) responsável pela camada dispersora profunda. Os peixes com bexigas natató-

rias dão origem aparentemente à maioria das camadas de dispersão, se bem que as concentrações de grandes invertebrados sejam capazes de reflectir o som. Durante o dia, as camadas de dispersão profundas são localizadas de 600 até mesmo 1000 metros; de noite, elas deslocam-se para a superfície, acompanhando a bem conhecida migração vertical do zooplâncton. A ocorrência, muito frequente, destas camadas dispersoras do som demonstra o facto dos peixes pequenos se distribuírem em cardumes muito densos mas muito espaçados (isto é, a densidade «bruta» do oceano é muito baixa no seu conjunto, embora a densidade ecológica num cardume possa ser muito alta; ver página 264).

## Capítulo 13 — ECOLOGIA DOS ESTUÁRIOS

---

### 1. DEFINIÇÃO E TIPOS

Um estuário (*aestus*, maré), de acordo com a definição de Pritchard (1967) modificada, é uma massa de água costeira semi-cercada que tem uma ligação livre com o mar; deste modo, é fortemente influenciada pela acção das marés, e no seu interior, a água do mar mistura-se (e geralmente é possível medir o grau de diluição) com água doce proveniente da drenagem terrestre. São exemplos, as fozes de rios, baías costeiras, sapais e massas de água retidas por línguas de areia. Os estuários podem ser considerados como zonas de transição ou ecotonos (ver página 250) entre os habitats de água doce e marinho, embora muitas das suas mais importantes características físicas e biológicas não sejam de transição, mas sim específicas. Além disso, os usos e abusos praticados nesta zona pelo homem estão a tornar-se de tal maneira críticos que é importante que se compreendam bem as características próprias dos estuários. Por estas razões, o habitat estuário é elevado à «categoria de capítulo» nesta edição. Sobre este assunto recomenda-se a consulta do volume editado por Lauff (1967).

Como se ilustrou na Figura 12-3, a água de estuário ou salobra pode ser classificada como oligo, meso ou polialina, conforme a salinidade média. Esta classificação apenas tem um valor relativo, pois a salinidade num determinado local varia durante o dia, o mês e o ano. Excepto para alguns estuários tropicais, a variabilidade é uma característica fundamental, e os organismos que vivem neste habitat necessitam possuir grandes tolerâncias (isto é, ser eurialinos e euritêrmicos). Enquanto que as condições físicas nos estuários são frequentemente extremas, e a diversidade em espécies correspondentemente baixa, as condições alimentares são tão favoráveis que é uma região cheia de vida. Em geral, os estuários pertencem à

importante classe dos «ecossistemas com nível de água flutuante». Como se explicou no Capítulo 9, Secção 3, e será pormenorizado neste capítulo, tais sistemas são de «pulsção estabilizada» numa fase «jovem» em relação à produtividade.

A literatura está cheia de esquemas de classificação para os tipos de estuários. É importante reconhecer que esses esquemas diferem porque os seus autores escolheram bases diferentes para as suas classificações. Para ilustrar este facto, apresentam-se três classificações diferentes baseadas (1) na geomorfologia, (2) na circulação e estratificação da água e (3) na energética dos sistemas.

Do ponto de vista geomorfológico, Pritchard (1967) achou conveniente considerar quatro sub-divisões dos estuários, como se segue:

1. *Vales de rio submersos* desenvolvem-se principalmente ao longo de linhas de costa com planícies costeiras relativamente baixas e largas. A Baía de Chesapeake, a meio da costa atlântica dos Estados Unidos, é um bom exemplo.

2. *Estuários do tipo fiorde* são reentrâncias costeiras profundas em forma de U, cavadas pelos glaciares e geralmente com um patamar pouco profundo na sua foz formado pelos depósitos terminais do glaciar. Os famosos fiordes da Noruega e outros semelhantes que se encontram ao longo da costa da Colúmbia Britânica e do Alasca constituem bons exemplos.

3. *Estuários formados por barreiras* são bacias de águas baixas, muitas vezes parcialmente a descoberto na maré baixa, cercadas por uma cadeia de bancos de areia ou conjunto de ilhotas nos quais se abrem algumas entradas (permitindo assim «uma ligação livre com o mar»). Algumas vezes os bancos de areia são depositados fora da costa, embora noutros casos as barreiras possam representar dunas costeiras primitivas que foram isoladas por subidas recentes e graduais do nível do mar. No primeiro caso, o estuário forma-se numa área primitivamente marítima, ao passo que no último tem origem numa área inundada, primitivamente ocupada por uma planície costeira (ver Hoyt, 1967, para uma análise destas duas teorias sobre a formação de barreiras de ilhas e seus estuários). Os «estreitos» por detrás dos «bancos exteriores» da Carolina do Norte (Cape Hatteras National Seashore Park) e os estuários de sapais junto à costa, por dentro das «ilhas do mar» da Geórgia, são exemplos bem estudados deste tipo de estuário (Figura 13-1).

4. *Estuários criados por processos tectónicos* são reentrâncias costeiras originadas por falhas geológicas ou abatimentos locais, muitas vezes recebendo um grande caudal de água doce. A Baía de S. Francisco é um bom exemplo deste tipo de estuário.

*Os estuários de deltas de rios* que se encontram na embocadura de grandes rios como o Mississipi ou o Nilo, poderão ser considerados suficientemente distintos dos quatro tipos de Pritchard para justificar a criação de uma quinta categoria principal. Nestas situações formam-se baías semi-fechadas, canais e sapais salobres em resultado do arrastamento dos depósitos da vasa.

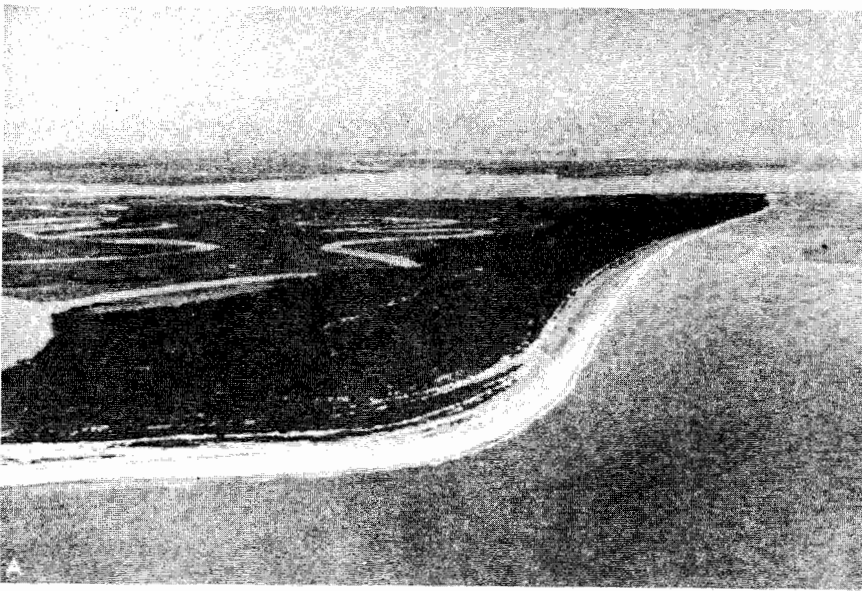


Figura 13-1. Um tipo de estuário com ilha a servir de barreira, algures na Geórgia. A. Vista que se colhe do mar ao olhar da barreira para a praia, observando-se uma série de dunas — as mais velhas cobertas com floresta madura — e a faixa larga de estuários de sapais localizados entre as barreiras exteriores e a terra firme (demasiado distante para se poder ver nesta fotografia). B. Imagem próxima do sapal de *Spartina*, mostrando a gramínea alta, numerosos estreitos e enseadas de maré e os baixios lodosos ricos em algas (vê-se um pequeno no centro em primeiro plano). Observe-se também o primeiro estágio de formação do detritus de *Spartina* (primeiro plano à direita), que eventualmente acabará por fornecer alimento a muitos quilómetros quadrados de água (ver texto e Figura 13-4).

A fotografia superior destaca a sequência interdependente do mar, praia, ilha marinha e estuário. O estuário de sapal é uma ratoeira de sedimentos e nutrientes que constantemente se ajusta a correntes e a cargas de sedimentos; sem ele as belas praias brancas exteriores seriam enlodadas e erosionadas. As barreiras estão constantemente a alterar-se, sendo erosionadas aqui (como no extremo norte da ilha, lado direito da figura) e construídas ali (como no primeiro plano esquerdo da figura). Sem a protecção da vegetação nas dunas a taxa de erosão pode facilmente exceder a taxa de formação de novas praias. A ilha marinha apresentada na figura (Wassaw Island) foi considerada recentemente como área silvestre nacional (isto é, como área a permanecer «sem desenvolvimento»), aberta a quem quiser visitar, apreciar, ou estudar os intrincados mecanismos físicos e biológicos que fazem desta paisagem algo de singular quanto a beleza e fertilidade. (Fotografia superior, de Floyd Jillson, Atlanta Journal and Constitution Magazine; fotografia inferior do U. S. Forest Service.)

Os tipos de circulação da água e de estratificação fornecem uma base útil para classificação dos estuários, tal como acontece na classificação dos lagos (ver Capítulo 11, Secção 5). Numa base hidrográfica, os estuários podem ser colocados em três grandes categorias (ver Pritchard, 1952, 1955, 1967a):

1. *Estuário fortemente estratificado ou de «cunha de sal».* Quando a corrente de água do rio domina fortemente a acção da maré, como na foz de um grande rio, a água doce tem tendência a sobrepor-se à água salgada mais pesada, a qual nestas condições forma uma «cunha» que se estende sobre o fundo, ao longo de uma distância considerável rio acima. Devido à força de Coriolis, no hemisfério norte a água doce tem tendência a correr com mais intensidade ao longo da margem direita, para o observador voltado para o mar (e inversamente, claro está, no hemisfério sul). Um estuário assim estratificado, ou com duas camadas, apresentará um perfil de salinidade com uma «haloclinal», ou zona de variação brusca da salinidade da superfície para o fundo. A foz do Rio Mississipi constitui um exemplo deste tipo.

2. *Estuário parcialmente misturado ou moderadamente estratificado.* Quando correntes de entrada de água doce e de maré são aproximadamente iguais, o principal agente da mistura é a turbulência, causada pela periodicidade da acção da maré. O perfil vertical da salinidade é menos variável, pois a maior parte da energia é dissipada na mistura vertical, originando-se assim um conjunto complexo de camadas e massas de água. A Figura 13-2 é um diagrama simplificado deste tipo. A Baía de Chesapeake constitui um bom exemplo.

3. *Estuário completamente misturado ou verticalmente homogéneo.* Quando a acção da maré é fortemente dominante e vigorosa, a água tem tendência a ficar bem misturada, da superfície para o fundo, e a salinidade relativamente elevada (próxima da do oceano). As principais variações na salinidade e temperatura, quando existirem neste tipo, serão mais horizontais do que verticais. Constituem exemplos os estuários originados por barreiras ou outros estuários em costas onde não há grandes rios.

O *estuário hipersalino* é um tipo especial que vale a pena mencionar. Quando a corrente de água doce é pequena, fraca a amplitude da maré, e muito alta a evaporação, a salinidade das baías fechadas pode tornar-se mais elevada que a do mar.

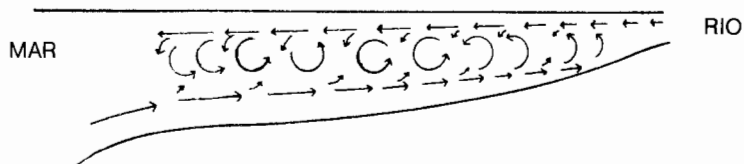


Figura 13-2. Diagrama esquemático da circulação num estuário de águas parcialmente misturadas, mostrando como a mistura de água doce, mais leve, com água do mar, mais pesada, tende a produzir uma «ratoeira de nutrientes», que retém nutrientes e os põe novamente a circular no seio do estuário. Em muitos estuários, os factores biológicos são mais importantes do que os físicos na produção de uma ratoeira de nutrientes.

peelo menos durante algumas estações. Algumas lagoas costeiras do Texas, em particular a Upper Laguna Madra, são exemplos bem estudados (ver H. T. Odum, 1967); neste caso a salinidade pode elevar-se a 60 ‰ (recorde-se que a salinidade do mar é cerca de 35 ‰). Apesar das condições físicas severas, não só estas baías são habitadas por organismos adaptados, como podem ser sistemas biologicamente produtivos.

Torna-se evidente que estes diferentes tipos e gradientes de circulação influenciam grandemente a distribuição de cada espécie, mas uma vez que há populações adaptadas, a produtividade geral não chega a ser afectada por estas diferenças. Adiante voltar-se-á mais pormenorizadamente a este assunto.

Dum ponto de vista inteiramente diferente, o da energética do ecossistema, H. T. Odum e seus colegas (1969) sugeriram a seguinte classificação, que pretende incluir, não só as grandes baías e estreitos de estuário, mas também toda a espécie de sistemas ecológicos costeiros.

1. Os *sistemas fisicamente expostos de ampla latitude* estão sujeitos à rebentação de ondas de elevada energia, fortes correntes de maré, variações severas de temperatura e salinidade, fraco teor em oxigénio durante a noite, ou elevados ritmos de sedimentação. As frentes marítimas rochosas, as rochas das zonas das marés, as praias arenosas, os canais de marés com grandes velocidades, os deltas sedimentares e as lagoas hipersalinas deverão ser incluídos nesta categoria. As costas rochosas e frias do oeste da América do Norte, cobertas por forte rebentação, e as baías hipersalinas e quentes do Texas constituem bons exemplos de sistemas naturalmente expostos, em duas zonas climáticas bem distintas. Os canais artificiais que ligam águas de natureza fisicamente muito diferentes (tal como o Canal de Cape Cod) são também bons exemplos. O novo traçado, ao nível do mar, projectado para o Canal do Panamá criaria um grande sistema do tipo exposto, uma vez que as águas frias de circulação ascendente do Pacífico se alternariam com as águas quentes do Mar das Caraíbas através do canal. Tais sistemas são geralmente caracterizados por baixa diversidade em espécies qualquer que seja o local, visto que poucas espécies possuem a capacidade fisiológica necessária para se adaptarem às extremas oscilações dos factores físicos. No entanto, no interior da área das marés, uma acentuada zonagem de espécies e a substituição sazonal de comunidades dão muitas vezes resultado, pois a adaptação é mais eficazmente conseguida pela substituição de espécies ao longo de um gradiente do que pela adaptação das próprias espécies (recorem-se as discussões sobre a zonagem e análise de gradiente nos Capítulos 5, 7 e 12). Assim, as listas de espécies que se encontram em tais sistemas podem ser muito longas, ainda que a diversidade dos números de espécies em qualquer ocasião ou em qualquer habitat (expressa por um dos índices de diversidade discutidos no Capítulo 6) seja admissivelmente muito baixa. Como foi discutido no **Capítulo 3** (ver página 129), as entradas de energia sob a forma de marés, correntes ou calor, podem ser, tanto uma pressão nítida, como uma contribuição real



para a comunidade biótica, conforme a intensidade e a periodicidade da entrada. Ao contrário dos tipos 3 e 4 indicados adiante, os sistemas organizados em função de elevadas pressões de energia são aqueles em que a energia acessória é mais prejudicial do que útil, e a adaptação é conseguida por um elevado custo metabólico para a comunidade. (Mais uma vez se pergunta: Estará o homem irrevogavelmente apostado em cobrir o mundo inteiro com tais sistemas forçados?).

2. Os *ecossistemas árticos naturais com pressão pelo gelo* são exemplificados com os fiordes glaciários, as zonas de maré sujeitas a gelo no Inverno, e as comunidades que vivem sob o gelo nas costas árticas. As costas e baías do Ártico (e do Antártico) constituem uma classe especial de ecossistemas fisicamente expostos, nos quais a luz (na sua maioria disponível apenas durante a curta estação do Verão) e a baixa temperatura são factores fortemente limitantes, assim como o «aperto» físico do próprio gelo.

Deve notar-se que o impacto de certos tipos de poluição provocada pelo homem pode ser muito diferente em sistemas já adaptados a pressão física, quando comparados com sistemas desprovidos dessa adaptação (tipos 3 e 4 seguintes). Assim, uma descarga térmica de uma central atômica que seria desastrosa para um estuário de água quente, poderia de facto reduzir a pressão, e assim aumentar a produtividade e a diversidade, num estuário ártico; mas apressamo-nos a perguntar que efeito teriam as águas quentes sobre as correntes e os climas?

3. Os *ecossistemas costeiros temperados naturais com programação sazonal* incluem muitos dos estuários e das costas mais bem estudados das zonas temperadas da América do Norte, Europa e Japão. A maioria dos estuários do tipo de vale inundado, de rio de barreiras e de baías (classificação de Pritchard) que se encontram nas latitudes temperadas devem ser incluídos nesta categoria. Nestes ecossistemas são características as pulsações sazonais regulares na produtividade primária e nas actividades reprodutiva e de comportamento dos animais — muitas vezes com época marcada, ou «sazonalmente programada» pelo fotoperíodo ou periodicidade lunar, ou por ambos. As marés, ondas e correntes mais moderadas nas baías fechadas proporcionam contribuições de energia mais do que pressões, ao passo que as comunidades dos estreitos mais fundos e águas exteriores beneficiam muitas vezes de grandes quantidades de matéria orgânica e nutrientes arrastados das zonas baixas férteis. Como será discutido mais adiante, os estuários temperados são naturalmente férteis, mas muito vulneráveis a estragos devido à poluição, dragagens, diques, assoreamentos e outras alterações muito vulgares nas regiões altamente industrializadas. Alguns interessantes e importantes habitats ou «subsistemas» dos estuários temperados incluem poços de maré, pântanos salgados, leitos de «erva de enguia» (*Zostera*), fundos de sargaço, leitos de «soda», recifes de ostras e depósitos de lodo que albergam densas populações de bivalves e vermes marinhos.

4. *Ecosistemas costeiros tropicais de elevada diversidade.* Caracteristicamente, as pressões da temperatura, da salinidade e de outros factores físicos são fracas, de modo que muita da energia de adaptação especial pode ser transferida para a diversidade e o comportamento organizativo, de preferência à «manutenção antitérmica». Como outros ecossistemas tropicais, estes contêm muitas espécies e uma grande diversidade química no seio das espécies. As cores brilhantes estão muitas vezes associadas a ciclos de vida complexos, tipos de comportamento complicados e elevado grau de simbiose interespecífica (isto é, de «vida conjunta»). Mais uma vez, a tecnologia da zona temperada, associada à «monocultura», não está bem adaptada para o uso e o ordenamento destes tipos, tão diferentes, de ecossistemas. Subsistemas específicos incluem: os pântanos de mangais com raízes especiais adaptadas à água salgada e às lamas anaeróbicas (ver Figura 12-14); as comunidades estáveis de plâncton, junto à costa, dominadas por dinoflagelados (muitas vezes fosforecentes) adaptados a forte intensidade luminosa e elevado teor em nutrientes orgânicos; e os prados tropicais submarinos caracterizados por «erva tartaruga» (*Thalassia*) e algas bentónicas. Nas águas baixas, onde a intensidade da luz é forte e a temperatura e a salinidade uniformes, como por exemplo no Pacífico Sul, os recifes de coral formam com frequência ilhas de barreiras «vivas» que fornecem as «semi-cercaduras» para o desenvolvimento dos estuários tropicais. A ecologia dos recifes de coral já foi discutida nas páginas 551-559.

5. *Aparecimento de novos sistemas associados ao homem.* Conquanto seja urgente reduzir a poluição nos estuários e os tratamentos secundários e terciários dos resíduos (ver na página 435 as definições destes termos) se tornem praticamente universais, é provável que os estuários nas áreas urbanas e industriais fiquem sempre sujeitos a alguma carga de poluição. É por isso importante considerar como uma categoria especial os estuários onde se desenvolvam adaptações para os resíduos produzidos pelo homem. Estes devem ser muito cuidadosamente estudados de modo a definir os limites de tolerância e escolher os organismos e mecanismos biológicos que podem ser favorecidos para auxiliar o homem no tratamento dos resíduos. Os estuários têm capacidades variáveis para suportar material «degradável», conforme a dimensão do sistema, os tipos de corrente, os tipos de estuário e a zona climática. Materiais, tais como esgotos domésticos e resíduos da indústria de celulose tratados, resíduos da preparação de peixe e outros alimentos, resíduos de petróleo e restos de dragagens podem ser decompostos e dispersos desde que (1) o sistema não seja também pressionado com venenos (insecticidas, ácidos, etc.) e (2) o ritmo da entrada seja controlado a níveis baixos ou moderados e não esteja sujeito a «choques» repentinos produzidos por descargas maciças periódicas. Assim, níveis baixos de petróleo ou poluição térmica podem ser tolerados por um sistema adaptado, mas um derramamento maciço de petróleo é desastroso (e indesculpável!) especialmente para organismos grandes como os peixes e as aves. De todas as alterações provoca-

das pelo homem, o represamento das águas de estuário — ou seja o corte da «ligação livre com o mar» (um ponto chave da nossa definição de estuário) — é talvez aquela que maiores efeitos produz. Deve-se reconhecer que as águas represadas constituem um tipo de ecossistema completamente diferente, o qual praticamente não possui capacidade natural para o tratamento de resíduos. Mesmo o represamento de águas para a criação de espécies marinhas deve ser muito cuidadosamente planeado, pois é necessário assegurar artificialmente, por meios mecânicos, algum arejamento, controlo de doenças e produção de alimento, anteriormente garantidos pelo sistema de livre circulação. A maricultura, como a agricultura, tem os seus custos escondidos e não é um dom «gratuito» da natureza (recorde-se a discussão deste importante ponto no Capítulo 3).

## 2. BIOTA E PRODUTIVIDADE

As comunidades dos estuários são tipicamente constituídas por um conjunto de espécies endémicas (isto é, espécies exclusivas da zona de estuário) e espécies que neles penetram vindas do mar, mais um pequeno número de espécies com a capacidade osmorreguladora que lhes permite entrar ou sair do meio de água doce. Mesmo o biota dos estuários hipersalinos é de origem marítima e de maneira nenhuma derivado da comunidade de camarão-mosca dos lagos salgados interiores ou das fontes fortemente salinas. As populações de peixe e marisco são bons exemplos de espécies endémicas e marinhas à mistura. Por exemplo, a truta marisca pintalgada (*Cynoscion nubilosus*) está praticamente limitada aos estuários, ao passo que os sáveis americanos (*Brevoortia*, sp.) se encontram nos estuários, principalmente nas fases juvenis. Paralelamente, a maioria das espécies comerciais de ostras e caramujos são essencialmente de estuário, ao passo que vários tipos comercialmente importantes de camarões vivem e desovam no mar enquanto adultos e entram nos estuários como larvas, como se mostra no diagrama do ciclo de vida da Figura 13-3. É muito vulgar, de facto, que o nécton costeiro use os estuários como locais de viveiro, onde os jovens nas fases de crescimento beneficiam de protecção e alimento abundante. Como o homem geralmente captura tais espécies no mar, as relações vitais do ciclo biológico e das trocas energéticas com o estuário nem sempre foram bem apreciadas. Os peixes anádromos, como o salmão e a enguia, também dependem dos estuários onde podem permanecer, por tempo considerável, durante as suas migrações da água salgada para a doce. *A existência de tantos e tão importantes pesqueiros comerciais e desportivos, dependentes dos estuários, é uma das principais razões económicas para a preservação destes habitats.* As partes mais produtivas e por isso mais importantes da zona de viveiro são as zonas inter-

marés e de águas baixas adjacentes, as quais são evidentemente as primeiras a sofrer com os aproveitamentos artificiais mal planeados (Figura 13-6).

Entre os pequenos organismos que constituem a base da cadeia alimentar, a substituição de espécies em gradientes sazonais permite uma adaptação eficaz às variações estacionais dos factores físicos que são característicos dos estuários da zona temperada, como foi descrito no Capítulo 5 (página 173). Em geral, o componente holoplâncton compreende relativamente poucas espécies, ao passo que o meroplâncton (ver na página 536 a definição destes termos) tem tendência a ser mais diversificado, reflectindo a variedade dos habitats bênticos. Os consumidores são, em geral, versáteis quanto ao comportamento alimentar. A ubíqua tainha (*Mugil*), da qual existem várias espécies espalhadas por todo o mundo, pode alimentar-se a vários níveis tróficos (W. E. Odum, 1970a). O perfil de sedimento marinho descrito no capítulo anterior (Figura 12-13) encontra-se especialmente bem desenvolvido nos estuários e é de capital importância no metabolismo dos sistemas. Devido ao elevado teor de matéria orgânica nos sedimentos dos estuários, o ciclo biogeoquímico do enxofre, que se descreveu no Capítulo 4, desempenha um papel importante.

Como se mostrou no Quadro 3-7, os estuários como classe de habitat colocam-se, a par das florestas tropicais e dos recifes de coral, como ecossistemas naturalmente produtivos. *Caracteristicamente, os estuários são em geral mais produtivos do que o mar, por um lado, ou do que as bacias de água doce, por outro.* Os subsídios de energia que contribuem para esta produtividade foram discutidos no Capítulo 3 (ver especialmente a Figura 3-17), ao passo que estes e outros factores já foram de novo considerados neste capítulo. Podemos agora resumir as razões da elevada produtividade como se segue (ver E. P. Odum, 1961; Schelske e Odum, 1961):

1. *Um estuário é uma armadilha de nutrientes* que funciona em parte fisicamente (especialmente nos tipos estratificados, ver Figura 13-2) e em parte biologicamente. Como sucede nos recifes de coral a retenção e a reciclagem rápida dos nutrientes pelos bentos, a formação de agregados e detritos orgânicos e a recuperação de nutrientes dos sedimentos profundos pela actividade microbiana e pelas raízes das plantas que penetram mais fundo, ou pelos animais escavadores, criam uma espécie de sistema «auto-enriquecido» (ver Kuenzler, 1961; Pomeroy *et al.*, 1965, 1969). Como já foi indicado, esta tendência natural para a eutroficação torna os estuários particularmente vulneráveis à poluição, uma vez que os poluentes são «apanhados» tal como acontece com os nutrientes úteis (ver a discussão sobre o DDT, páginas 113, 115, Quadro 3-12).

2. *Os estuários beneficiam de uma diversidade de tipos de produtores «programados» para fotossíntese realmente anual.* Os estuários, em geral, têm todos os três tipos de produtores que dão energia ao nosso mundo, nomeadamente macrófitos (sargaços, espermatófitas marinhas e dos pântanos), micrófitos bênticos e fitoplân-

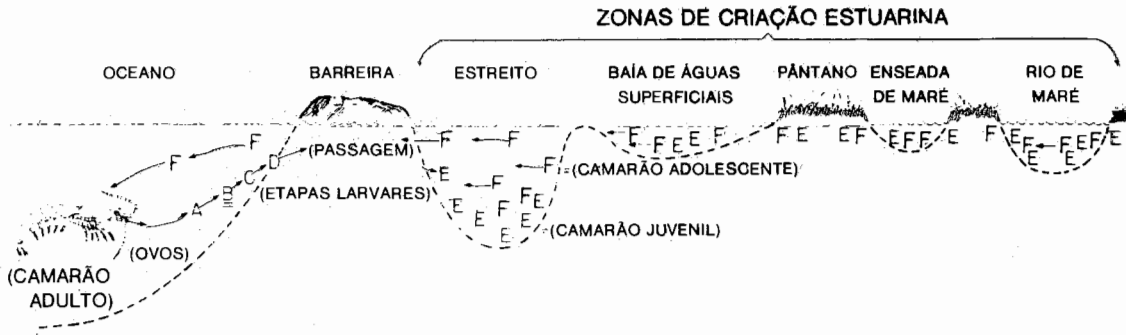


Figura 13-3. Ciclo de vida do camarão que utiliza os estuários como áreas de criação. Os camarões adultos desovam em frente da costa e as fases larvares jovens (A, nauplius; B, protozoa; C, misis; D, posmisis) movem-se da costa para os estuários semifechados, onde as fases juvenil (E) e adolescente (F) encontram o alimento e a proteção de que necessitam para um rápido crescimento nas baías, enseadas ou pântanos de águas superficiais. Os camarões adultos retornam então às águas mais fundas dos estreitos e do oceano adjacente, onde são pescados pelos arrastões comerciais.

ton. A zonagem destas três unidades de produção num estuário da Geórgia é indicada na Figura 13-4. Nesta localidade a planta de sapal, *Spartina alterniflora*, é o principal produtor; os detritos da erva, microbialmente enriquecidos, «alimentam» os consumidores nas correntes e estreitos (ver a descrição das cadeias alimentares de detritos, Capítulo 3). Este papel pode ser desempenhado pela *Zostera* ou pelos sargaços, em águas mais frias, e pela *Thalassia* e gêneros próximos, nas águas quentes. Estes últimos fornecem importantes contribuições para a produtividade das lagoas subtropicais e tropicais (ver H. T. Odum, 1957a, 1967; Wood, Odum e Zieman, 1969). As ervas marinhas, em geral, suportam populações de algas epifíticas

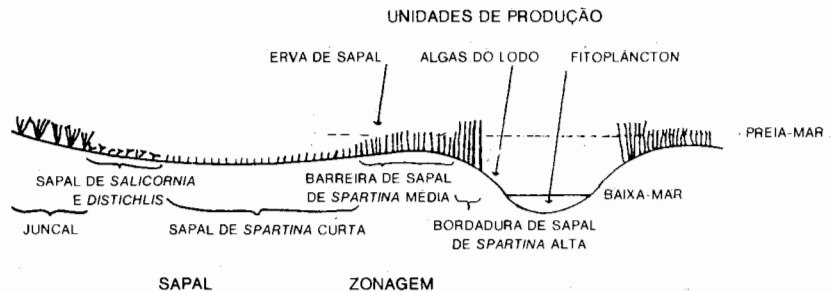


Figura 13-4. Zonagem num sapal salgado, num estuário da Geórgia, mostrando os três tipos distintos de produtores que contribuem para o metabolismo do sistema. Uma grande parte do sapal está coberta por uma única espécie de plantas, *Spartina alterniflora*, que, no entanto, apresenta formas distintas de vida ou ecótipos de acordo com as condições fisiográficas. As zonas de *Spartina* são precisamente tão diferentes, nas respectivas produtividades e nas populações animais associadas, como o são as zonas compostas por espécies diferentes. Funcionalmente, todo o sapal é uma unidade, uma vez que a maioria da erva não é consumida antes de ser fraccionada e transformada em detritos, pela ação das marés e das bactérias, e transportada para todas as partes do estuário.

(*aufwuchs* ou perifiton, ver página 483) e pequena fauna que fornece alimento importante para o peixe de pastoreio e outro nécton. Como se mostra na Figura 13-5, pode-se observar uma «micro-sucessão» nos limbos da erva marinha com a maior biomassa e diversidade nas folhas mais velhas.

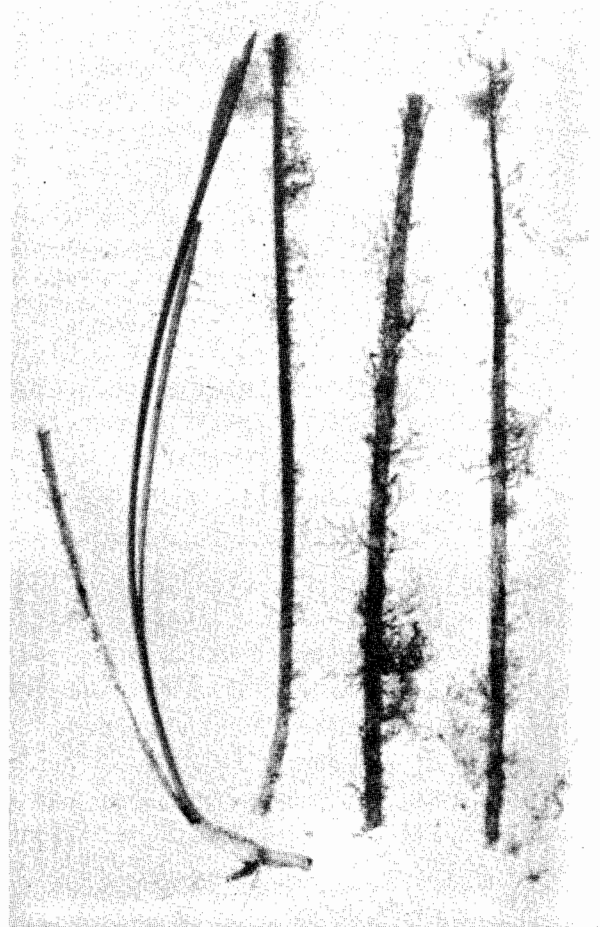
A importância das pequenas algas bênticas, que crescem não só nos macrófitos (Figura 13-5) e animais sésseis mas também sobre o interior de toda a espécie de fundos (areia, rocha, lodo), passa muitas vezes despercebida. Por exemplo, Pomeroy (1959) calculou que as «algas do lodo» nos estuários da Geórgia representavam um terço da produção anual total. No Verão, verificou que a taxa fotossintética era mais elevada durante a maré alta (os organismos eram como que «refrescados pela água»), ao passo que no Inverno era mais elevada quando as margens das correntes estavam expostas na maré baixa e os sedimentos eram aquecidos rapidamente pelo sol. Em consequência, a taxa de produção permanencia relativamente constante durante o ano, o que é mais um bom exemplo da homeostasia funcional, em face das marcadas variações sazonais da luz e da temperatura. Williams (1968), ao estudar as diatomáceas bênticas de estuário, verificou que muitas constroem tubos de sedimento nos quais se movem para cima e para baixo, de acordo com os regimes de luz e temperatura (um exemplo de ajustamento conseguido pelo «comportamento» da planta). Para um diagrama da circulação da energia num estuário de sapal, ver Teal (1962).

3. A importância da *acção das marés na criação de um ecossistema «subsidiado» de nível de água flutuante* já foi documentada. Em geral, quanto maior a amplitude das marés maior o potencial de produção, desde que as correntes resultantes não sejam demasiado abrasivas. O movimento alternativo da água executa uma boa quantidade de «trabalho», removendo resíduos e transportando alimento e nutrientes, de modo que os organismos podem manter uma existência sésseil, a qual não requer um grande gasto de energia metabólica para a excreção e obtenção de alimento. Não se sabe bem a que velocidade as correntes deixam de ser subsídios para se converterem em pressões.

Os estuários estão sujeitos, como outros sistemas eutróficos, a surtos que algumas vezes «fogem da mão» ou se tornam temporariamente «cancerosos». As *marés vermelhas*, grandes surtos de dinoflagelados com pigmentos vermelhos (dos géneros *Gonyaulax* e *Gymnodinium*, entre outros), são exemplos bem conhecidos. Os surtos vermelhos ocorrem, com frequência, em manchas nos estuários sem provocar qualquer inconveniente (Ragotzkie e Pomeroy, 1957), mas nalgumas áreas formam-se periodicamente surtos de proporções monstruosas que se estendem para as águas costeiras, onde podem provocar mortalidade maciça do peixe e outro nécton devido às toxinas produzidas pelos flagelados. De acordo com Provasoli (1963), a neurotoxina segregada pela *Gonyaulax catenella* é um dos venenos mais fortes que se conhece. Tal como na água doce, grandes surtos de algas cianofícias podem também

produzir toxinas. Por outro lado, muitas marés vermelhas não são tóxicas; verificou-se que os surtos de algumas espécies são rapidamente comidos pelo peixe (W. E. Odum, 1968a) e que são nutritivos quando fornecidos a ratos (Patton e outros, 1967). Ainda que as causas das marés vermelhas não sejam bem compreendidas, a

*Figura 13-5.* Uma folha de uma zostera (*Zostera*) cortada em quatro fragmentos para mostrar o desenvolvimento de algas epifíticas nas porções mais velhas (para a direita da figura). Em acrescento aos cordões algais multicelulares visíveis a olho nu, numerosos protozoários e diatomáceas unicelulares, juntamente com pequenos animais metazoários, formam uma microcomunidade quase completa cuja produção bruta iguala ou excede a da parte jovem ou próxima, não colonizada, da planta de zostera; ver E. P. Odum (1966). (Fotografia do Dr. E. J. Kuenzler.)



maioria dos investigadores julgam que se desenvolvem quando condições estáveis da água em áreas férteis originam uma concentração de nutrientes orgânicos e de substâncias de crescimento (que se sabe serem necessários aos dinoflagelados) que foram, talvez, produzidos pelos surtos anteriores de outro fitoplâncton. Ao passo que as marés vermelhas são fenômenos «naturais» que podem ocorrer em vastas áreas costeiras (e algumas vezes no mar alto), suspeita-se que a poluição orgânica possa aumentar a frequência e a intensidade dos surtos tóxicos. Ryther, 1955, Hutner e McLaughlin, 1958, e Wood, 1965, apresentam várias teorias.

Uma ideia corrente sobre os estuários é a de que o afluxo de água de rio, contendo fertilizantes arrastados da terra, fornece uma importante contribuição para a produtividade do estuário. Ainda que possa ser assim nos casos em que os terrenos drenados são muito ricos (como no Delta do Nilo, antes das grandes barragens terem bloqueado a corrente de sedimentos), os rios em geral não «fertilizam» o estuário. De facto, os estuários de foz são, em geral, menos produtivos do que as baías ou lagoas que não possuem grandes influxos, mas têm uma flora bêntica bem desenvolvida. Riley (1967) resumiu as provas de que os nutrientes concentrados e reciclados nos estuários provêm originalmente do mar. Ao mesmo tempo os estuários criam, em geral, maior fertilidade do que podem utilizar ( $P$  excede  $R$ ), do que resulta uma exportação ou *despejo* de nutrientes e detritos orgânicos para o mar, como foi mencionado no capítulo anterior (página 523). Por exemplo, é produzida tanta matéria orgânica nos estuários de sapais da Geórgia e combinada com tanto sedimento, que os nutrientes contidos não podem ser totalmente utilizados no estuário devido à fraca penetração da luz. Quando estes nutrientes alcançam as águas mais límpidas do litoral podem ser utilizados. Como se mostra no Quadro 13-1, as águas costeiras próximas destes férteis estuários podem ser muito mais produtivas do que as águas costeiras nas fozes de grandes rios. A exportação de meroplâncton e de detritos dos estuários pode, particularmente, reforçar a produção secundária das águas costeiras. Em resumo, pode afirmar-se que todas as águas costeiras capazes de suportar pescas intensivas beneficiam, provavelmente, de um destes casos: (1) descargas provenientes das «zonas de produção» de águas baixas, ou (2) circulações ascendentes de águas de fundo ricas em nutrientes, ou (3) os dois casos anteriores em conjunto (ver E. P. Odum, 1968a).

### Quadro 13-1

#### *Produtividade Primária em Carbono-14 de Águas Costeiras de um Estuário Fértil, Comparada com a das Desembocaduras de Dois Grandes Rios \**

ÁREA	PRODUÇÃO PRIMÁRIA <i>g de C/m<sup>2</sup>/ano</i>	ORIGEM DOS DADOS
Água costeira de sapais de um grande estuário na Geórgia; sem rio nas vizinhanças	547	J. P. Thomas, 1966
Água costeira do Rio Mississippi	288 †	W. H. Thomas <i>et al.</i> , 1960
Desembocadura do Rio Columbia	88	Anderson, 1964
Esteiros do Rio Columbia	60	
Corrente ascendente a norte da desembocadura do Rio Columbia	152	

\* Adaptado de E. P. Odum, 1968a.

† Calculada a partir da taxa diária medida de 0,8 g de C/m<sup>2</sup>



### 3. POTENCIAL DE PRODUÇÃO DE ALIMENTO

A elevada produtividade potencial dos estuários não tem sido geralmente apreciada pelo homem, que com frequência os tem classificados como áreas «sem valor», unicamente aproveitáveis como vazadouro de resíduos ou úteis quando drenados ou aterrados e convertidos para uso terrestre. A Figura 13-6 ilustra uma modificação particularmente desafortunada que destrói a zona mais produtiva e cria zonas residenciais vulneráveis às tempestades. Quando se consideram os custos dobrados (isto é, o custo original da construção e o custo subsequente de manutenção e reparação dos danos provocados pelas tempestades, pagos pelo contribuinte) de tais transformações e o elevado potencial do estuário, não modificado, para produção de proteínas e tratamento de resíduos, é evidente que a utilização no estado natural é preferível. Muitos estados estão a aprovar legislação para preservar esta «melhor e principal utilização».

Dois exemplos ilustrarão a potencialidade para a produção de alimento nos estuários que são conservados mais ou menos no seu estado natural. De acordo com Hopkins e Andrews (1970), o bivalve de valor comercial *Rangia cuneata* produz anualmente e por hectare 2900 kg de carne e 13 900 kg de conchas em certos estuários do Texas. Admitindo 2 kcal por grama de peso húmido, esta produção representa cerca de 580 kcal por m<sup>2</sup>, que se compara bem com a produção de peixe em lagoas artificiais mais intensivamente fertilizadas e ordenadas (comparar com o Quadro 3-11), se se tiver em conta, naturalmente, que o leito de bivalves requer uma transferência de energia proveniente das águas adjacentes. A cultura de ostras em jangada, como se pratica no Japão, pode aumentar as produções cinco a dez vezes em relação à obtida em populações livres. No entanto, este tipo de cultura, no qual as ostras são suspensas em cordas pendentes das jangadas, requer uma grande quantidade de mão-de-obra (isto é, adição de energia humana). De acordo com Bardach (1968), uma jangada de 500 metros quadrados, nos melhores estuários para a criação de ostras, pode produzir anualmente quatro toneladas (peso húmido) de carne limpa de ostras. Aparentemente estas jangadas podem ocupar, em baías protegidas, até um quarto da área da superfície aquática sem produzirem auto-poluição, podendo-se obter nesse caso 2000 kcal por m<sup>2</sup> e ano de proteína alimentar. Furukawa (1968), numa revisão da história e técnicas de cultura de ostras japonesas, refere que o método das jangadas substituiu praticamente todos os outros métodos de cultura de bivalves naquele país. A produção de carne de ostras na Baía de Hiroshima cresceu de 20 mil toneladas (peso húmido) em 1950, para 240 mil em 1965, constituindo este último valor uma produção maior do que a colheita total de ostras naturais em todo o Japão.

Antes de se pegar na régua de cálculo e se proceder à estimativa, a partir destes números, da quantidade de carne de ostra que se poderia produzir em todos os estuários do mundo, recorde-se que essas colheitas intensivas locais dependem de muitos hectares (o número exacto não se pode determinar) de águas adjacentes.

As aquiculturas de ostras, portanto, devem ser espaçadas e a sua densidade devidamente regulada para que a capacidade natural de produção, assim como outros usos necessários dos estuários, não sejam destruídos por um «excesso de coisa boa». Desde que se mantenham as perspectivas de produção dentro de limites ecológicos razoáveis, a cultura de ostras e de outros bivalves em jangadas representa uma maneira apropriada de aproveitar a produtividade natural dos estuários. Uma vez que as ostras são sensíveis à poluição, qualquer investimento económico nesta cultura pode ser também um factor dissuasivo da poluição.

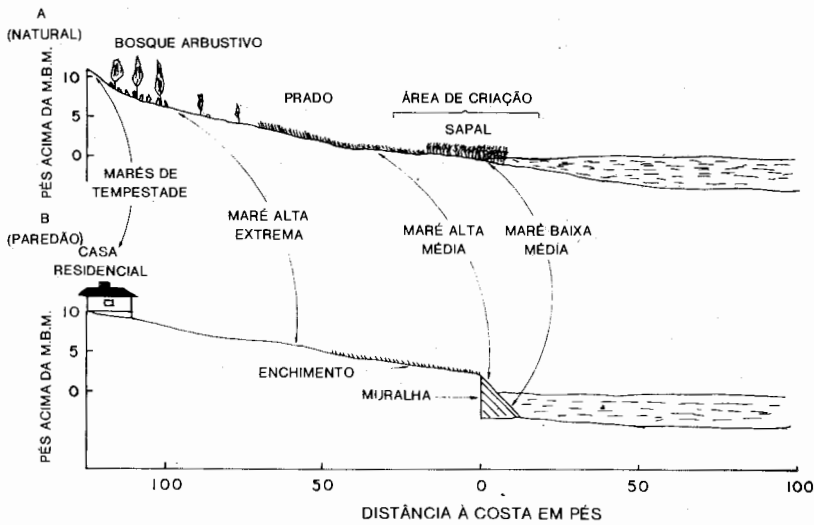


Figura 13-6. A construção de paredões destrói a parte mais importante da «área de criação» do estuário e estimula os empreendimentos de construção de habitação que são vulneráveis aos tufões e outras tempestades. Diagrama reproduzido de Mock (1966), o qual relata que uma amostragem intensiva de 10 meses produziu 2,5 vezes mais camarão castanho e 14 vezes mais camarão branco (as duas principais espécies comerciais), numa área natural no estuário do Texas (A no diagrama) do que aquele que podia ser colhido numa área com muralha do mesmo estuário (B no diagrama). Este é apenas um dos numerosos tipos de modificações empreendidas em nome do «progresso» e do «desenvolvimento» que destroem inadvertidamente recursos naturais muitas vezes com grandes custos para os contribuintes, dado que a maior parte de tais operações não são pagas pelos empresários «privados» mas sim pelo Estado ou pelos fundos regionais provenientes do «sistema político dos fundos para propaganda política destinados a acções nos rios e enseadas» (ver Allen, 1964, e W. E. Odum, 1970b).

A cultura de ostras nos Estados Unidos tem tido os seus altos e baixos. Inicialmente um negócio próspero em muitas áreas, a poluição, as dragagens e os aterros, e a redução dos efectivos de «juvenis» conseguiram arruinar a indústria. Como a população humana mundial tem grandes carências de proteína, o interesse pelo método japonês de cultura de bivalves em jangadas e pela cultura de camarão e peixe em lagoas (também bastante generalizada no Japão e outros países do leste; ver Hickling, 1962) aumen-

tará sem dúvida neste país. Com o objectivo de aproveitar o potencial, deve compreender-se a urgência de dois factores: (1) a destruição física dos estuários deve ser suspensa e a sua aptidão biológica restabelecida pela redução da poluição e (2) deve ser amplamente reconhecido que, não só a cultura de estuário é baseada em princípios inteiramente diferentes dos de terra firme, mas também que se devem ter sempre em consideração outros usos com os quais as práticas de maricultura podem colidir. Assim, em contraste com um campo de milho, um estuário deve ter outros usos além da produção de alimentos (isto é, recreio, navegação, etc.). Recentemente a National Science Foundation lançou um programa de «subsídios destinados ao mar» para universidades com a esperança de que a investigação aplicada orientada fará pela maricultura o que as faculdades com «subsídios para terra» fizeram pela agricultura durante o último século. Uma coisa é certa: a cultura marinha e de estuário não é algo que uma pessoa ou um grupo inexperiente e sem treino possam ser encorajados a praticar.

#### 4. RESUMO

O estuário é um bom exemplo de um sistema duplo que consegue um bom equilíbrio entre as componentes física e biótica e, a partir daí, uma elevada taxa de produtividade biológica. É formado por vários subsistemas básicos ligados entre si pelo fluxo e refluxo da água, regulados pelo ciclo hidrológico (o caudal do rio) e o ciclo de marés, ambos fornecendo «subsídios de energia» para o sistema tomado como um todo. Os principais subsistemas são: (1) as zonas de produção das águas baixas, nas quais a taxa de produção primária excede a taxa de respiração da comunidade; estas incluem recifes, bancos, leitos de sargaços ou de ervas marinhas, tapetes de algas e sapais; este subsistema exporta energia e nutrientes para as águas mais profundas do estuário e a plataforma costeira adjacente; (2) o subsistema sedimentos, nos canais mais fundos, estreitos e lagoas, nos quais a respiração excede a produção e é utilizada a matéria orgânica em partículas e dissolvida proveniente da zona de produção; aqui os nutrientes são regenerados, reciclados e armazenados e produzidas as vitaminas e os reguladores de crescimento; (3) o plâncton e o nécton, que se movem livremente entre os dois subsistemas fixos, produzindo, convertendo e transportando nutrientes e energia, à medida que respondem às periodicidades diurna, das marés e sazonal; este subsistema é capaz de reagir rapidamente à abundância ou à escassez dos recursos disponíveis.

Do ponto de vista humano, os estuários devem ser sempre considerados como um meio ambiente de múltiplo uso, o que significa que se devem estabelecer compromissos entre os usos em conflito, em termos de bem-estar do conjunto (ver pá-

gina 431 e Figura 9-8). Uma vez que num estuário «todos» (homens e organismos) vivem a jusante dos demais, qualquer modificação ou poluição num ponto afecta pontos distantes em ambas as direcções da maré e mesmo no mar adjacente. Consequentemente, *o ecossistema inteiro do estuário deve ser estudado, controlado, ordenado e zonado, e regulados os usos humanos, em termos do conjunto. De outra forma os estuários não escaparão à «tragédia das coisas comuns»* (ver página 392 e Hardin, 1968).

## Capítulo 14 — ECOLOGIA TERRESTRE

---

### 1. O AMBIENTE TERRESTRE

Chega-se agora à terra, geralmente considerada como o mais variável, tanto em termos de tempo como de geografia, dos três ambientes principais. Embora se não pretenda desenvolver este ponto, o contraste dos ecossistemas de água livre, como o oceano com a sua pequena biomassa vegetal, e o ecossistema terrestre, com a grande biomassa deste tipo que lhe é própria, constitui um aspecto que se destacou ao longo da Parte I (ver especialmente o Capítulo 2). Por motivo da estrutura biológica conspícua, fixa, os estudos ecológicos tenderam no meio terrestre a destacar os princípios da organização da população e da comunidade e os processos de desenvolvimento autogénico (isto é, a sucessão ecológica). Estes princípios foram examinados detalhadamente do Capítulo 6 ao 9, e apresentados muitos exemplos terrestres. No Capítulo 3, considerou-se a produtividade dos ecossistemas terrestres, e as características físicas gerais do ambiente terrestre foram traçadas no Capítulo 5, Secção 5. Portanto, este capítulo ocupar-se-á, principalmente, com a composição e a variação geográfica das comunidades terrestres, com notas sobre alguns aspectos metabólicos especialmente característicos dos ecossistemas terrestres. Ao comparar os habitats terrestre e aquático deverão ter-se presentes os seguintes pontos:

1. A humidade, em si, torna-se na terra um factor limitante principal. Os organismos terrestres são constantemente confrontados com o problema da desidratação. A transpiração ou a evaporação da água das superfícies das plantas é um processo de dissipação de energia exclusivo dos ambientes terrestres (ver página 27).

2. As variações térmicas e as temperaturas extremas são mais pronunciadas no ar do que no meio aquático.

3. Por outro lado, a rápida circulação do ar através do Globo origina uma mistura fácil e notavelmente constante dos teores de oxigénio e de dióxido de carbono (pelo menos até o homem entrar em cena!).

4. Embora o solo faculte um suporte sólido, o ar não. Desenvolveram-se esqueletos fortes, tanto nas plantas como nos animais da terra, e nos últimos também meios especiais de locomoção.

5. A terra, ao contrário do oceano, não é contínua; há importantes barreiras geográficas ao movimento livre.

6. A natureza do substrato, embora importante na água (como se indicou nos Capítulos 11 e 12), é especialmente vital nos ambientes terrestres. O solo, não o ar, é a fonte de nutrientes altamente variáveis (nitratos, fosfatos, e assim por diante); constitui um subsistema ecológico com elevado desenvolvimento, como se verá mais adiante (ver Capítulo 5, Secção 4, subdivisão 8; também Capítulo 20).

Em resumo, pode pensar-se no clima (temperatura, humidade, luz, etc.) e no substrato (fisiografia, solo, etc.) como os dois grupos de factores que, conjuntamente com as interacções da população, determinam a natureza das comunidades e dos ecossistemas terrestres.

## **2. BIOTA TERRESTRE E REGIÕES BIOGEOGRÁFICAS**

A evolução na terra modelou o desenvolvimento das categorias taxonómicas superiores dos reinos tanto vegetal como animal. Assim, os organismos mais complexos e mais especializados de todos, ou sejam, as plantas de semente, os insectos e os vertebrados de sangue quente, dominam hoje na terra. Os referidos em último lugar incluem, naturalmente, uma população humana em crescimento que, ano após ano, exerce um maior impacto sobre toda a biosfera, se bem que muito em especial sobre os ecossistemas terrestres. Isto não significa que as formas inferiores (do ponto de vista evolucionário), como sejam as bactérias, os fungos, os protozoários, e assim por diante, estejam ausentes ou não tenham importância; os microrganismos desempenham, em todos os ecossistemas, as mesmas funções vitais.

Embora o homem e seus associados mais próximos (plantas e animais domésticos, ratos, pulgas e bactérias patogénicas!) apresentem sobre a terra uma distribuição muito ampla, cada área continental tende a ter a sua própria flora e fauna. Com frequência, as ilhas diferem grandemente dos continentes. A fascinante matéria que é a biogeografia tem, deste modo, uma especial relevância na evolução das comunidades terrestres. Alfred Russell Wallace, que com Darwin foi autor de um dos primeiros princípios da selecção natural, desde logo se deu conta disto e estabeleceu um dos primeiros sistemas de regiões biogeográficas. Como se ilustra na Figura 14-1, os reinos florísticos, tal como o geógrafo das plantas os considera,

são muito semelhantes às regiões faunísticas cartografadas pelo geógrafo que se dedica aos animais. A principal diferença consiste no reconhecimento da formação da região do Cabo na África do Sul como uma região principal distinta. Embora pequena em área, a União da África do Sul tem uma flora excepcionalmente rica que inclui mais de 1500 gêneros dos quais 500 (30 por cento) são endêmicos, isto é, não se encontram em qualquer outra parte. Muitas dessas espécies únicas

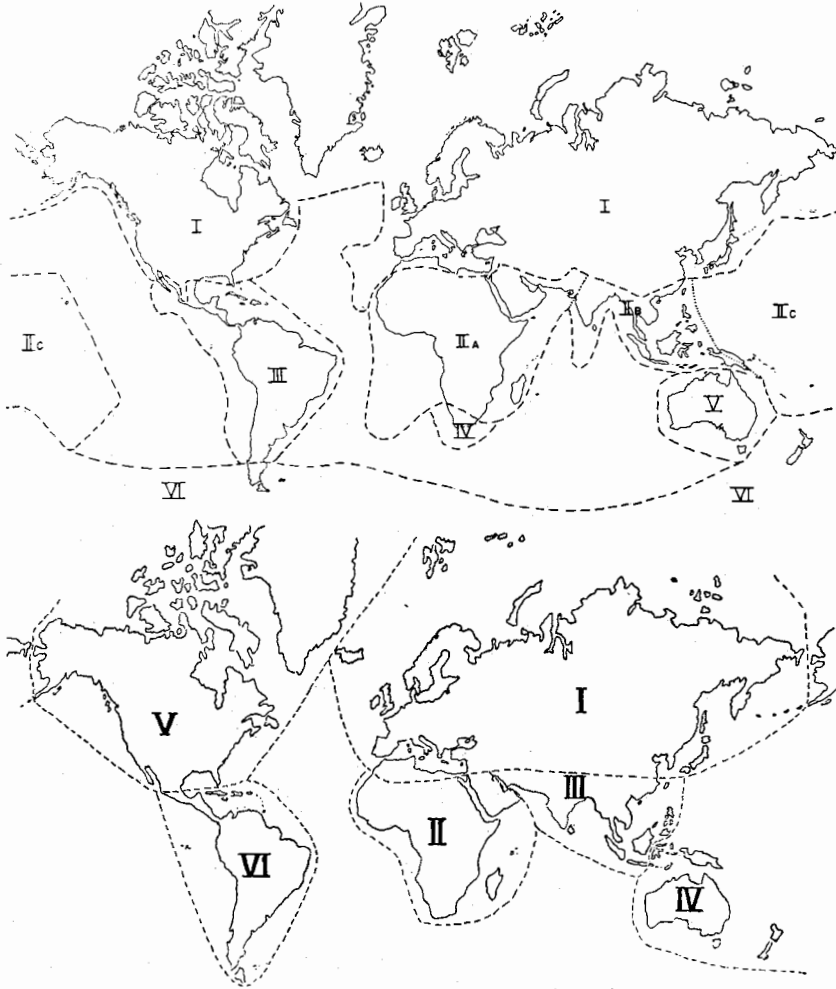


Figura 14-1. As regiões biogeográficas do mundo tal como têm sido delimitadas por estudiosos das plantas com flor (mapa inferior) e por geógrafos especializados na fauna (mapa superior). As regiões ou «reinos» florísticos (segundo Good, 1953) são como se segue (mapa superior): I, Boreal; II, Palearctical com subdivisões (A, Africana, B, Indo-Malásica, e C, Polinésica); III, Neotropical; IV, Sul Africana; V, Australiana; VI Antártica. As regiões zoogeográficas (segundo deBeaufort, 1951) são as seguintes (mapa inferior): I, Paleártica; II, Etiópica (Africana); III, Oriental; IV, Australiana; V, Neoártica; VI, Neotropical. As regiões I e V são reunidas, com frequência, na região Holártica, por motivo da considerável troca de fauna que entre elas ocorreu.

têm sido largamente cultivadas nos jardins europeus. Quando se consideram tanto plantas como animais, a região australiana é, certamente, a mais isolada; segue-se a América do Sul. Ambas estas áreas têm um grande número de espécies endémicas. Madagáscar, que de há muito está separada da África, é por vezes considerada uma região distinta.

Como ficou analisado no Capítulo 8, os organismos que ocupam o mesmo nicho ecológico, em comunidades semelhantes de diferentes regiões biogeográficas, são conhecidos por *equivalentes ecológicos*, embora possam nem sequer estar estreitamente aparentados de um ponto de vista taxonómico. Os cactos (família Cactaceae), por exemplo, que são proeminentes nos desertos do Novo Mundo (especialmente na região neo-tropical), estão por completo ausentes do Velho Mundo, embora nos desertos africanos algumas espécies da família Euphorbiaceae tenham uma aparência exactamente semelhante à dos cactos, tendo desenvolvido uma forma de vida espinhosa e succulenta (armazenadora de água) similar. No reino animal, ocorrem exemplos igualmente surpreendentes. O aspecto a destacar é o de que a descontinuidade do ambiente terrestre se traduz na existência de comunidades semelhantes constituídas com espécies diferentes. Compare-se a Figura 14-1 com o mapa das comunidades, Figura 14-7. Veja-se, para efeito de revisões gerais, os livros de Newbigin (1936) e Dansereau (1957) sobre biogeografia; Cain (1944), Polunin (1960) e Good (1964) sobre geografia das plantas; Hubbs, ed. (1958), Hesse *et al.* (1951) e Udvardy (1969) sobre geografia animal. O pequeno mas poderoso livro de MacArthur e Wilson (1967), atrás citado no Capítulo 9, constitui uma importante contribuição para a biogeografia das ilhas.

Tal como acontece com quase todos os aspectos ecológicos, o homem modifica deliberadamente ou inconscientemente a distribuição geográfica das plantas, animais e micróbios. O homem tenta constantemente levar por diante introduções, sem embargo de muitos «reveses», e sofre perdas económicas enormes por acção de pestes que, como se salientou no Capítulo 7, não são com frequência senão espécies deslocadas. As ilhas e os continentes remotos sofreram uma substituição quase total das suas espécies endémicas por variedades introduzidas. Por exemplo, das aves canoras que se vêem nos locais habitados do Hawaii a maior parte é introduzida. Elton (1958) preparou um excelente resumo sobre «a ecologia das invasões».

### 3. ESTRUTURA GERAL DAS COMUNIDADES TERRESTRES

Os organismos terrestres são tão variados que não é praticável uma classificação simplificada das formas e dos hábitos de vida, à semelhança da série bentos-plâncton-nécton (ver Capítulo 11, Secção 2) geralmente utilizada para os organismos aquáticos. Uma tal classificação para a comunidade terrestre seria útil, embora seja



necessário aguardar estudos posteriores. Ao rever a estrutura biótica das comunidades terrestres é, porém, possível lançar mão da classificação trófica básica. A classificação geral dos nichos alimentares principais, isto é, as séries autótrofos-heterótrofos, é perfeitamente aplicável ao habitat terrestre.

**AUTÓTROFOS.** A característica saliente das comunidades terrestres é, por por certo, a presença e usualmente a predominância de grandes plantas verdes enraizadas, que não só são os principais produtores de alimento como porporcionam também o refúgio para outros organismos, para além do importante papel que igualmente desempenham na manutenção e na modificação da superfície da terra. Se bem que existam algas do solo com importância, nada há na terra que se compare com o fitoplâncton dos ambientes aquáticos. Ao contrário de grande parte deste último, que requer vitaminas e outros nutrientes orgânicos, os produtores básicos da terra são autótrofos estritos, ou obrigatórios, necessitando apenas de luz e de nutrientes minerais. As plantas da terra podem, no entanto, depender por outras vias de organismos para a respectiva nutrição, como se viu no exemplo das micorrizas simbióticas (páginas      e      ). A *vegetação*, que é o termo geralmente utilizado para todas as plantas de uma dada área, constitui um aspecto tão característico que geralmente se classificam e designam as comunidades terrestres mais na sua base do que na do ambiente físico, como convém tantas vezes em situações aquáticas.

Encontra-se representado um grande número de formas de vida que adaptam as plantas terrestres a quase todas as situações concebíveis. Termos como «herbáceo» e «lenhoso» ou a sequência «árvore», «arbusto», «gramínea» e «erva» (incluindo este último termo ervas não gramíneas) são, naturalmente, muito utilizados e proporcionam a base ampla para o reconhecimento das comunidades terrestres principais, descritas mais adiante no presente capítulo. Outros termos referem-se, ainda, a adaptações ao longo de gradientes ambientais, como, por exemplo, «hidrófito» (molhado), «mesófito» (húmido), «xerófito» (seco) e «halófito» (salgado). De um ponto de vista florístico mais detalhado, uma das classificações da forma de vida mais profusamente utilizadas é a que foi proposta originalmente por Raunkiaer (1934). As formas de vida de Raunkiaer baseiam-se na posição da gema, e a correspondente protecção proporcionada durante períodos frios ou secos desfavoráveis. As seis categorias fundamentais, ilustradas na Figura 14-2, são as seguintes:

*Epífitas*, plantas aéreas; sem raízes no solo.

*Fanerófitas*, plantas aéreas; gemas expostas em rebentos erectos. Cinco sub-grupos incluem árvores, arbustos, plantas de caule suculento, plantas de caule herbáceo e lianas (trepadoras).

*Caméfitas*, plantas de superfície; gema à superfície do solo.

*Hemicriptófitas*, plantas de penacho; gema na superfície do solo ou justamente sob ela.

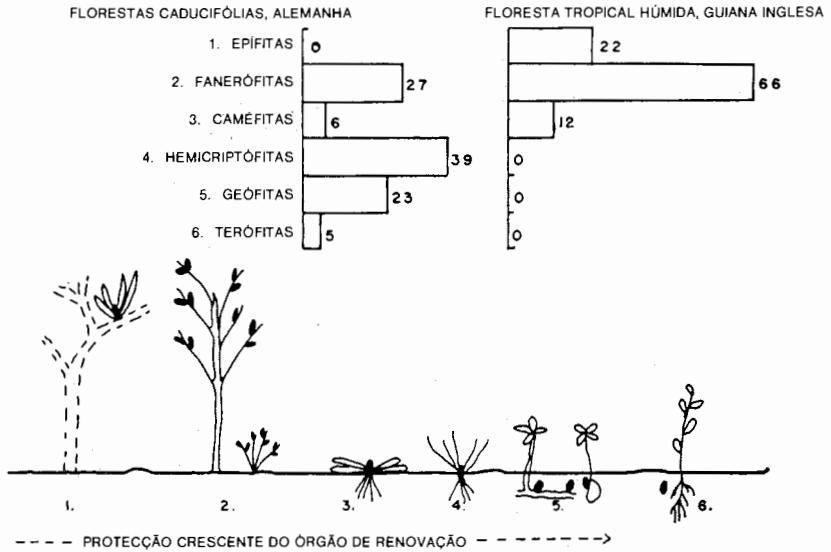


Figura 14-2. As formas de vida das plantas terrestres de Raunkaier. As seis formas de vida estão ilustradas no esboço inferior com os gomos de renovo (ou sementes no n.º 6), figurados como corpos ovais pretos. Os gráficos superiores de barras comparam as florestas temperada e tropical no que respeita à percentagem das espécies da flora que pertence a cada uma das seis formas de vida. Note-se que as formas de vida de floresta tropical húmida (onde não ocorrem períodos frios ou secos desfavoráveis) têm todas elas gomos expostos, ao passo que a floresta setentrional contém uma grande percentagem de formas de vida com órgãos de renovo protegidos. (Gráfico superior reproduzido de Richards, 1952; gráfico inferior reproduzido de Braun-Blanquet, 1932.)

*Criptófitas* ou *Geófitas*, plantas terrestres; gema sob a superfície ou num bolbo ou rizoma.

*Terófitas*, anuais; ciclo de vida completo, desde a semente, num único período vegetativo; sobrevivem às estações desfavoráveis sob a forma de semente.

Em termos gerais, a série representa uma das adaptações crescentes a condições adversas de temperatura e humidade. Como se ilustra na Figura 14-2, a maioria das espécies na floresta tropical húmida são fanerófitas e epífitas, ao passo que as florestas setentrionais contêm uma proporção mais alta de formas de vida «protegidas». A flora nos desertos extremos e nas áreas alpinas será provavelmente composta, na sua maior parte, por plantas anuais. Contudo, no estudo de situações locais será necessário estar precavido contra a suposição de que a proporção das espécies das diferentes categorias constitui um indicador do clima, dado que os factores edáficos e a etapa na sucessão influenciam grandemente a composição quanto a forma de vida (Cain, 1950). O «espectro» da forma de vida de Raunkaier alcança a maior utilidade como instrumento de descrição ecológica quando as categorias são consideradas numa base quantitativa ou de comunidade, isto é, quando são considerados tanto números de indivíduos como números de espécies (ver Cain, 1945; Stern

e Buell, 1951). Em muitos desertos, por exemplo, a maior parte das espécies pode ser anual, embora um pequeno número de arbustos constitua, com frequência, a parte mais importante da vegetação dos pontos de vista da existência permanente e da produção anual de matéria seca. Por outras palavras, o espectro da forma de vida da vegetação (comunidade) e o espectro da forma de vida da flora, não são necessariamente os mesmos. Será conveniente destacar, nesta altura, a diferença entre o termo ecológico «vegetação», que se refere ao coberto vegetal tal como realmente ocorre em dada área, e o termo «flora», que se refere à lista de entidades taxonómicas a encontrar numa dada área. De uma forma bastante curiosa, embora o termo «fauna» seja para os animais paralelo a flora, não há uma utilização paralela geral para a distribuição ecológica dos animais, se bem que tenha sido proposto o termo «faunação» (ver Udvardy, 1969).

(MACRO-)CONSUMIDORES FAGOTRÓFICOS. Em correlação com o grande número de nichos proporcionados pela vegetação, as comunidades terrestres têm uma composição extremamente variada de consumidores animais. Os consumidores primários incluem não só organismos pequenos, como por exemplo insectos, mas igualmente herbívoros muito grandes, como os mamíferos ungulados. Estes últimos constituem um traço único da face terrestre apenas com um pequeno número de paralelos nas comunidades aquáticas (por exemplo, as grandes tartarugas comedoras de plantas). Assim, os «animais de pasto» terrestres estão muito distantes quanto a dimensão e a estrutura dos «animais de pasto» aquáticos, isto é, do zooplâncton. Uma vez que os autótrofos terrestres produzem uma porção de alimento de utilidade nutritiva baixa (celulose, lenhina, etc.), os detritívoros constituem traços muito manifestos das comunidades terrestres (ver Capítulo 3; ver também página ).

A variedade e a abundância de insectos e de outros artrópodos (que enchem todo o nicho concebível) constitui, naturalmente, um outro aspecto importante das comunidades terrestres. O estudo da ecologia dos insectos tem conhecido algumas oscilações interessantes. No século XIX e nos princípios do século XX, deu-se destaque à história natural e à biologia, com início nos importantes estudos sobre a biologia da população, como se viu no Capítulo 7. Com a descoberta do DDT, os laboratórios de entomologia converteram-se sobretudo em laboratórios químicos, e o estudo ecológico dos insectos foi quase completamente esquecido, excepto por aqueles que trabalhavam em culturas de laboratório. Agora, naturalmente, com o reavivar do interesse pelo controlo biológico dos insectos, os departamentos de ecologia estão novamente a ficar bem providos de ecologistas, voltando a estar em voga os estudos de campo. Veja-se o livro de Clark, Geier, Hughes e Morris (1967), para efeitos de uma excelente revisão em matéria de ecologia dos insectos.

Entre os grupos que têm sido estudados muito intensivamente no campo será necessário mencionar as aves, que se encontram praticamente em qualquer

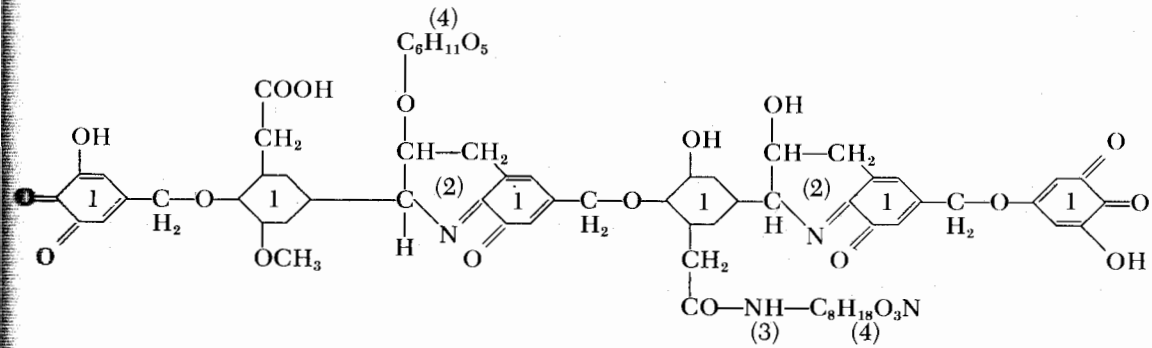
comunidade terrestre e proporcionam material especialmente favorável para estudo ecológico.

**SAPRÓTROFOS OU MICROCONSUMIDORES.** Os organismos que levam a cabo a «mineralização da matéria orgânica» e realizam outras funções valiosas no ambiente terrestre são principalmente, como se apontou no Capítulo 2, as bactérias e os fungos, embora também compreendam os protozoários e outros pequenos animais. As funções básicas dos micróbios especialistas, como sejam as bactérias fixadoras de azoto, os fungos micorrízicos e as bactérias anaeróbias, foram analisados nos Capítulos 2, 4 e 7. Aquilo que se designa com frequência por *microrganismos decompositores* pode considerar-se como um grupo funcional ou ecológico distinto que inclui as quatro entidades taxonómicas seguintes: (1) os fungos, incluindo as leveduras e os bolores; (2) as bactérias heterotróficas, incluindo as que formam esporos e as que os não formam; (3) as actinomicetas, que são bactérias filamentosas, ou de «fio», bactérias que têm alguns aspectos morfológicos dos fungos; e (4) os protozoários do solo, incluindo as amibas, os ciliados e especialmente os flagelados incolores. Estes decompositores podem ser encontrados em todas as comunidades terrestres, embora estejam especialmente concentrados nas camadas superiores do solo (incluindo a folhada). Aqui, a decomposição dos resíduos das plantas, que em tantos ecossistemas terrestres contribue para uma tão grande proporção de respiração da comunidade, envolve uma sequência de organismos que pode ser representada como se segue (ver Kononova, 1961, página 134):

Bolores (fungos) e bactérias não for- madoras de esporos	→	Bactérias formadoras de esporos	→	Mixobactérias de celulose	→	Actinomicetas
--	---	---------------------------------------	---	------------------------------	---	---------------

Os dois primeiros grupos utilizam as substâncias orgânicas mais fáceis de decompor, como açúcares, aminoácidos e proteínas simples. As bactérias da celulose trabalham então sobre os componentes mais resistentes, ao passo que as actinomicetas estão especialmente associados ao *húmus*, o qual, como se descreveu no Capítulo 2, é o produto final muito resistente, castanho-amarelado, escuro, da segunda fase da decomposição designada por *humificação* (a primeira fase foi designada por formação de detritos em partículas). Apresenta-se a seguir um modelo possível da estrutura de uma molécula de ácido húmico para ilustrar as características básicas, como sejam os anéis de benzeno aromáticos ou fenólicos (simbolizados por 1), o azoto cíclico (2), as cadeias laterais de azoto (3) e os resíduos de hidratos de carbono (4) que tornam as substâncias húmicas relativamente difíceis de decompor:

A terceira fase na decomposição, isto é, a *mineralização do húmus*, ocorre muito lentamente nas regiões frias e mais rapidamente nas quentes ou quando o solo se encontra exposto ao ar, como acontece quando se lavra. Como se analisou na



página 44, conhece-se muito pouco sobre os organismos e os processos químicos envolvidos no colapso do húmus, embora se admita que os micróbios e suas enzimas são distintos daqueles que estão envolvidos nas duas primeiras fases da decomposição (para efeitos de um exame adicional, ver Capítulo 19).

Não se compreende bem o papel dos protozoários do solo, embora se saiba que desempenham várias funções importantes, como se analisou no Capítulo 2 (ver especialmente Figura 2-10B). Até mesmo aqueles protozoários (como sejam os ciliados) que se alimentam de bactérias podem acelerar a decomposição, estimulando o crescimento e o metabolismo da sua presa! Ali onde a madeira (lenhina) está envolvida, pode ter lugar uma sequência de organismos um tanto diferente da que atrás se indicou. Parece que os fungos desempenham um papel mais importante no colapso da lenhina.

Tal como se destaca ao longo de todo este livro, nem os números nem a biomassa são bons indicadores daquilo que os organismos estão a fazer ou do ritmo com que o fazem. Os decompositores microbianos podem variar em número dentro do intervalo de  $10^{12}$  a  $10^{15}$  por  $m^2$  e ter uma biomassa talvez da ordem de 10 a 100 gramas (peso seco) por  $m^2$  (ver Quadro 2-2) nos ecossistemas terrestres produtivos (muito inferior, naturalmente, nos desertos e em outros ambientes limitantes). Não só é difícil medir a existência permanente, como também tais medições proporcionam muito pouca informação com significado ecológico; têm muito maior importância as medições da função, como a respiração ou as velocidades da decomposição do substrato, de que se analisam alguns aspectos na secção seguinte deste Capítulo e no Capítulo 19.

A temperatura e a água são especialmente importantes na regulação da actividade dos decompositores; uma vez que estes factores são mais variáveis nos habitats terrestres do que nos aquáticos, é fácil de ver a razão pela qual a decomposição no solo se processa, com frequência, de uma forma esporádica. A maior parte das bactérias e dos fungos necessitam de um microambiente com um teor mais elevado em água do que o requerido pelas raízes das plantas superiores, por exemplo.

Consequentemente, em regiões com períodos prolongados de seca (ou períodos frios prolongados), a produção anual no ecossistema excede com muita frequência a decomposição anual, mesmo em vegetação «clímax». Como se destacou na página 212, em tais situações fogos periódicos actuam como «decompositores», removendo o excesso de acumulação de lenho morto e de folhada. A prevenção completa do fogo em ecossistemas como o chaparral da Califórnia, pode não corresponder ao melhor interesse do homem ou do ecossistema; fogos periódicos leves ajudam os decompositores microbianos na respectiva tarefa e evitam fogos grandes que fazem recuar demasiado a sucessão e destroem a propriedade humana.

Os dois estratos básicos (ver página 11) que todos os ecossistemas completos contêm, o autotrófico e o heterotrófico, encontram-se bem demarcados no ambiente terrestre. «Vegetação» e «solo» são duas palavras quotidianas, comuns, utilizadas para estas duas camadas no ecossistema terrestre. Considere-se, resumidamente, cada uma delas como um subsistema, começando do solo para cima.

#### 4. O SUBSISTEMA SOLO

A fisiografia de um perfil do solo foi descrita e ilustrada no Capítulo 5 (ver especialmente Figuras 5-11, 5-12), pelo que apenas é necessário considerar, nesta altura, a estrutura da comunidade do solo e algo do seu metabolismo. É conveniente considerar os organismos do solo em termos de classe de dimensão, uma vez que as relações dimensão-metabolismo (ver Capítulo 3, Secção 5) determinará a amostragem e outros métodos de estudo. Reconhecem-se normalmente três grupos de dimensão (ver Fenton, 1947):

1. O *microbiota*, que inclui as algas do solo (essencialmente dos tipos verde e azul-verde ou azul), as bactérias, os fungos e os protozoários. Este componente foi revisto na secção precedente, e a sua contribuição para um metabolismo total do solo será analisada mais adiante. Os microbiotas heterotróficos são, em geral, os principais traços de união entre os resíduos vegetais e os animais do solo na cadeia alimentar de detritos.

2. O *mesobiota*, que inclui os nemátodos, pequenos vermes oliquetas (enquitráideos), as larvas mais pequenas de insectos e especialmente aquilo que erradamente se designa por microartrópodes; destes últimos, os ácaros do solo (Acarina) e os colembolos (Collembola) são com frequência as mais abundantes das formas que se mantêm permanentemente no solo. A figura 14-3 representa alguns dos organismos característicos, que são facilmente extraídos do solo por intermédio de um dispositivo conhecido por funil de Berlese, ou pelo funil de Tullgren, semelhante. Nestes instrumentos, os organismos são forçados, no sentido descendente, através de uma amostra de solo (removida do campo sem perturbar a textura nor-

mal, as galerias dos animais, e assim por diante) pelo calor e pela luz até que caiam num frasco com líquido preservativo. À semelhança da rede de plâncton, o funil de Berlese é selectivo no sentido de não amostrar todos os componentes. Os nemátodos, que são usualmente abundantes, apenas são removidos em pequeno número pelo tratamento de luz e calor. Contudo, se o funil estiver cheio de água quente e o solo que contém estiver envolvido numa rede de gase, os nemátodos saem do solo e caem por gravidade para o fundo do funil. Este tipo de instrumento designa-se por funil de Baermann. Uma modalidade em que o calor e a água se aplicam por baixo dá bons resultados no caso dos enquitraeídeos. No Quadro 14-1, apresentam-se os números e as biomassas de três grupos importantes do mesobiota em dois solos diferentes da Dinamarca. Estes dados foram obtidos utilizando o método de extracção mais eficaz para cada componente.

Retira-se do Quadro 14-1 que os microartrópodes e os enquitraeídeos se contam por milhares por  $m^2$ , enquanto que os nemátodos se contam por milhões. Nos solos dinamarqueses, a biomassa dos três grupos não é, porém, tão diferente, variando de 1 a 13 gramas por  $m^2$ . O número de artrópodes do solo extraídos de um «campo velho» (terra agrícola abandonada) de Michigan rondou os 150 mil por  $m^2$ , com um peso vivo estimado em cerca de 1 grama (Hairston e Byers, 1954). Embora o mesobiota seja principalmente constituído por comedores de detritos e de bactérias, uma parte, especialmente entre os ácaros e os insectos, são predadores. Como se ilustra na Figura 3-15E, a razão predador-presa não é entre os artrópodes do solo diferente da que ocorre na vegetação da comunidade acima do solo.

Overgaard-Nielsen (1949, 1949a) observou nos seus estudos que a densidade variava desde cerca de 1 a cerca de 20 milhões por  $m^2$ . Uma grande percentagem de nemátodos alimentava-se manifestamente de bactérias, outra grande percentagem

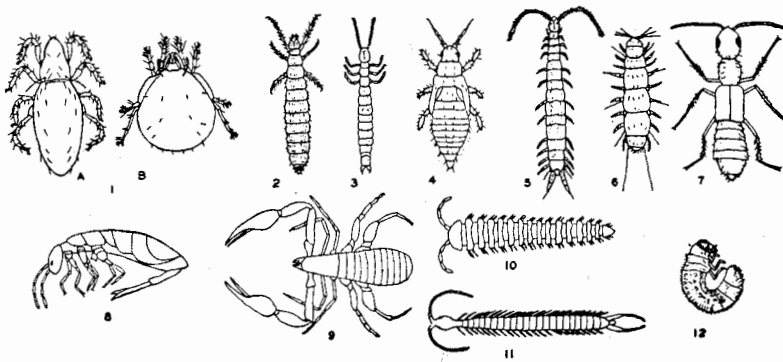


Figura 14-3. Artrópodes representativos do mesobiota da manta morta e do solo, normalmente apreendidos pelo método de amostragem do funil de Berlese: 1. dois ácaros oribatídeos (A, *Eulohmannia*, B, *Pelops*); 2. um proturo (*Microentomon*); 3. um tisanuro (*Japyx*); 4. um tisanóptero; 5. um sínfilo (*Scolopendrella*); 6. um paurópodo (*Pauropus*); 7. um estafilínídeo (*Staphylinidae*); 8. um colembolo (*Entomobrya*); 9. um pseudoescorpião (ou quelonectídeo); 10. um diplópodo; 11. um quilópodo; 12. uma larva de escaravelho. (1, reproduzido de Baker e Wharton, 1952; 2, 3, 4 e 12 reproduzidos de Chu, 1949.)

(até aos 40 por cento) de raízes de plantas e de algas do solo, enquanto que não mais de 2 por cento se alimentava de outros animais. Os nemátodos são mais numerosos no solo mineral (tipo mull) onde a sua massa pode igualar a das minhocas: quando assim for, o seu consumo de oxigénio será, porém, 10 vezes superior ao das minhocas mais conspícuas (Overgaard-Nielsen, 1949a). Nos solos agrícolas, certas espécies de nemátodos podem tornar-se parasitas sérios das raízes das plantas e são difíceis de erradicar do solo infestado. A rotação de culturas é o melhor método de controlo. Em contraste com os nemátodos, os microartrópodes e os enquitraeídeos atingem geralmente as maiores biomassas nos solos florestais e orgânicos, como indicam os dados constantes do Quadro 14-1.

3. O *macrobiota*, que inclui as raízes das plantas, os insectos maiores, as minhocas (Lumbricidae) e outros organismos que podem separar-se facilmente com a mão. Os vertebrados escavadores como as toupeiras, os esquilos e os geomídeos (como a *Geomys bursarius*) também podem ser incluídos neste grupo. Com grande frequência, as raízes das plantas constituem o maior componente da biomassa do solo, embora possam contribuir para a respiração do solo menos do que os decompositores (ver Quadro 14-3), uma vez que o respectivo metabolismo por grama será relativamente baixo. O peso seco das raízes é, em pradaria clímax, da ordem dos 1000 g por m<sup>2</sup> (Weaver, 1954) e nas florestas 3000 g por m<sup>2</sup> ou mais (ver Figura

### Quadro 14-1

*Números e Biomassa (como Peso Vivo) de Três Componentes Importantes do Mesobiota em Dois Solos Contrastantes na Dinamarca \**

HABITAT	ENQUITRAÍDOS		NEMÁTODOS		MICROARTRÓPODOS	
	N.º/m <sup>2</sup> x 1000	Biomassa g/m <sup>2</sup>	N.º/m <sup>2</sup> x 1000	Biomassa g/m <sup>2</sup>	N.º/m <sup>2</sup> x 1000	Biomassa g/m <sup>2</sup>
Solos de pastagem (tipo mull)	11-45	1-3	10 000	13,5	48	2
Solo de charneca com húmus bruto (tipo mor)	50	7	1 500	2	300	4-5

\* Dados de Overgaard-Nielsen, 1955.

3-3B). Estudos utilizando fósforo radioactivo como traçador indicaram que uma parte do sistema radicular das ervas pode estar inactivo em qualquer momento (ver Burton em Comar, 1957). Entre os animais maiores do solo, muitos insectos apenas são habitantes temporários durante a hibernação ou a formação da pupa. As minhocas assemelham-se aos nemátodos quanto a serem mais abundantes nos solos minerais, especialmente nos solos calcários argilosos, onde podem atingir uma densidade



de 300 por m<sup>2</sup>. Todo o macrobiota é muito importante na acção de misturar o solo e de manter uma consistência de «esponja viva».

Os invertebrados macroscópicos, extremamente móveis, que vivem na interface entre a manta morta e o solo podem ser mostradas colocando tábuas à superfície do solo, onde actuam como «armadilhas» para os animais que buscam abrigo sob elas. Tais animais têm sido designados por *criptozoos* (crypto = escondido) (ver Cole, 1946a). Tarpley (1967), num estudo de dois anos num habitat de terra agrícola abandonada, observou que um pé quadrado de «tábua de criptozoos» colheu uma amostra de animais de uma área de 0,5 a 1,0 m<sup>2</sup>, dependendo da densidade da vegetação. Registou 144 espécies que foram atraídas para as tábuas — sendo os mais numerosos os grilos, as baratas, os coleópteros carabídeos e tenebrionídeos e as aranhas. A densidade média foi de 16 por m<sup>2</sup> em 5 campos, e a estimativa anual da respectiva respiração de 6 kcal por m<sup>2</sup> em média, 11 por cento da qual se ficou a dever às espécies predatórias. Um outro método que pode ser utilizado para amostrar este componente consiste em afundar no solo recipientes de metal, deixando as bocas ao nível da superfície.

A demolição mecânica da manta morta vegetal, em formas facilmente decomponíveis pelos micróbios, é uma das principais «tarefas» realizadas pelos animais do solo. Estudos realizados nos Países Baixos (Van der Drift, 1958) mostraram que o diplópode *Glomeris* e numerosos outros animais do solo apenas assimilam de 5 a 10 por cento da folhada morta que ingerem (isto é, peso de fezes = 90 a 95 por cento do alimento ingerido). Verificou-se posteriormente que as fezes eram decompostas mais rapidamente por microrganismos do que as folhas mecanicamente pulverizadas não previamente ingeridas por animais.

A série de diagramas circulares, constantes da Figura 14-4, faculta um bom cenário geral quanto à situação da «biomassa» no solo, incluindo tanto os componentes vivos como os não vivos. Assim, vê-se que os componentes vivos do solo apenas abrangem uma pequena percentagem do seu peso total, se bem que por força dos seus elevados índices de actividade estes componentes, aparentemente diminutos, constituam factores dominantes no funcionamento do ecossistema terrestre tomado no seu conjunto. Que papel desempenha, então, o estrato solo no metabolismo total da comunidade?

**RESPIRAÇÃO DO SOLO.** Têm sido utilizados três métodos para determinar o metabolismo total do solo (ver MacFadyen, 1970):

1. O método da diferença, isto é, subtraindo a energia consumida pelos herbívoros acima do solo da produção primária líquida. Na floresta e nas comunidades dos campos agrícolas abandonados, raramente mais do que 5 a 10 por cento da produção primária líquida anual é objecto de pasto (ver E. P. Odum, 1963a; Bray, 1964), ficando 90 por cento ou mais para ser metabolizado ou armazenado no sub-sistema folhada-solo. Em contraste, cálculos de diferenças indicam que apenas 40

a 60 por cento pode alcançar o solo em pradarias ou pastagens fortemente submetidas a pastoreio (ver Quadro 15-2, página 668).

2. O método da queda da folhada. Em sistemas em equilíbrio, a determinação da quantidade e do valor energético da entrada de detritos (folhada) para o subsistema solo, constitui uma medida da decomposição. Bray e Gorham (1964), ao reverem os dados sobre a queda da folhada nas florestas do Globo, verificaram, como se ilustra na Figura 14-5, que essa queda aumenta com o decréscimo da latitude. As estimativas metabólicas baseadas na queda da folhada não incluem, naturalmente, a respiração das raízes vivas e da microflora que lhes está associada.

3. A medição directa da evolução do  $\text{CO}_2$  proveniente de solos em estado natural deveria proporcionar, naturalmente, um meio de medir a respiração total do solo, incluindo a respiração de todos os três grupos do biota. Percebe-se bem que os métodos iniciais, que envolviam fazer passar uma corrente de ar através do solo, davam estimativas demasiado altas, uma vez que o  $\text{CO}_2$  armazenado ou preso nos

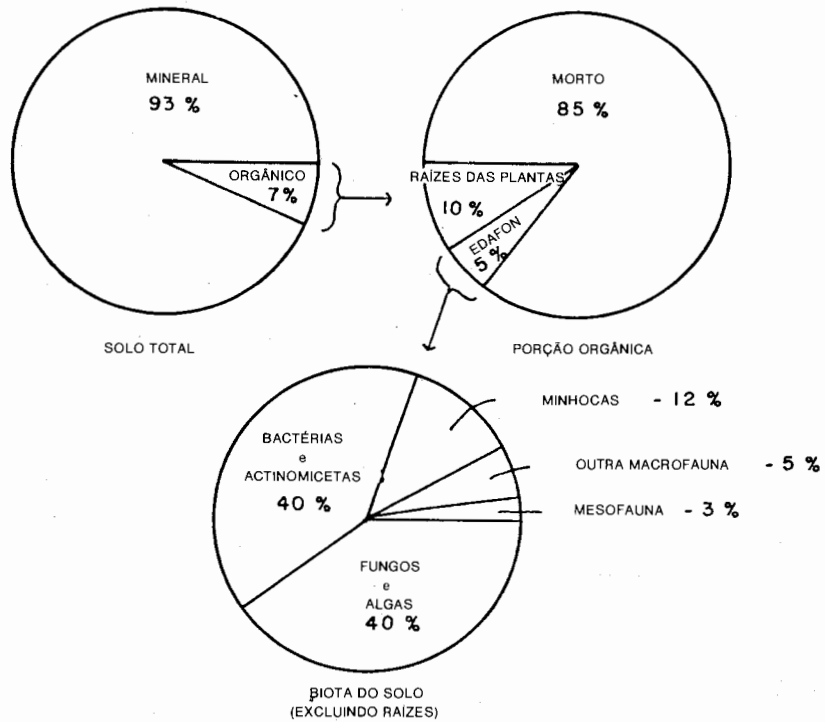


Figura 14-4. Os componentes vivos e não vivos de um solo de pradaria em termos de peso seco da «existência». O edafon inclui todo o biota do solo com exclusão das raízes das plantas superiores. Embora os organismos vivos constituam uma parte pequena do peso total do solo, a actividade e as taxas de renovação correspondentes podem ser bastante altas e, conseqüentemente, a sua importância poderá ser muito maior do que a indicada pelo volume das respectivas existências. (Reproduzido de Tischler, 1955.)

espaços do solo se adicionava à emissão respiratória que ocorria durante o período da medição. Os métodos melhorados envolvem a utilização de caixas ou cilindros de plástico invertidos, que se tapam sumariamente durante a medição efectiva da absorção do  $\text{CO}_2$ . Medidas recentes, como as que se ilustram no Quadro 14-2, concordam relativamente bem com os resultados dos métodos da «diferença» e da «queda da folhada», quando se considera que a respiração das raízes pode estar incluída nas primeiras. As medições de campo da evolução do  $\text{CO}_2$  constituem bons trabalhos práticos para os estudantes de ecologia, uma vez que tudo o que se requer é uma caixa ou cilindro de plástico, um pouco de KOH para absorver o  $\text{CO}_2$  e um aparelho simples de titulação.

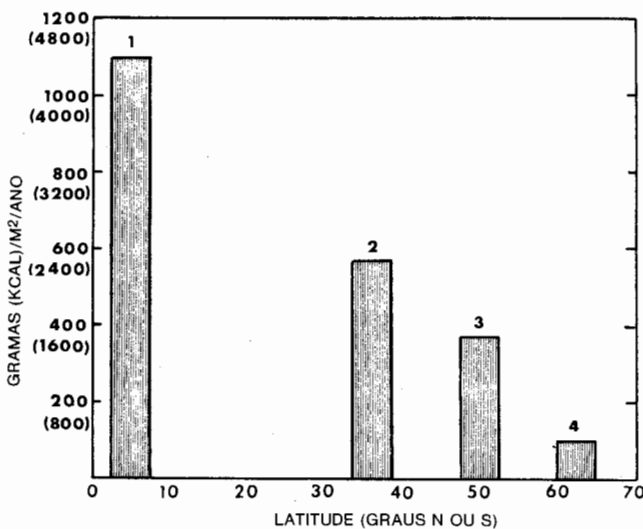


Figura 14-5. Queda anual de folhada nas florestas em relação com a latitude. 1. Florestas equatoriais. 2. Florestas temperadas moderadamente quentes. 3. Florestas temperadas frias. 4. Florestas alpinas e árticas. (Gráfico de barras desenhado a partir de dados compilados por Bray e Gorham, 1964.)

O Quadro 14-3 representa uma tentativa preliminar para determinar quanto da respiração total do solo se deve às raízes e quanto à restante parte do biota. Uma vez que muitos microrganismos são na realidade uma parte integrante dos sistemas radiculares, uma tal distinção não é, na prática, particularmente significativa. O que importa observar é que a maior parte da respiração do solo é devida ao componente constituído pela combinação raiz-microrganismo; a mesofauna e a macrofauna contribuem muito pouco. Bunt (1954), por exemplo, relata que os nemátodos contribuem para a respiração do solo apenas com 1 por cento. Engelmann (1968) observou que a corrente de energia anual total dos artrópodes do solo andava apenas por cerca de 2 kcal por  $\text{m}^2$ , menos do que 0,1 por cento da respiração do solo e da manta morta ilustrada no Quadro 14-3. Isto não significa, contudo, que os animais do solo não tenham importância. Quando são selectivamente envenenados, a decomposição da folhada e a reciclagem de minerais são reduzidas de uma

### Quadro 14-2

*Evolução do Dióxido de Carbono do Solo da Floresta Medido pelo Método da Caixa Invertida. Médias de Solo Mais Folhada para Três Povoamentos (Carvalho, Pinheiro, Bordo) no Tennessee Oriental\**

	FOLHADAS CO <sub>2</sub> /M <sup>2</sup>	GRAMAS DE CO <sub>2</sub> /M <sup>2</sup>	KCAL/M <sup>2</sup> †
Taxa diária – Verão	3,0	6,0	16,0
Taxa diária – Inverno	1,2	2,4	6,4
Taxa anual média	766	1532	4060

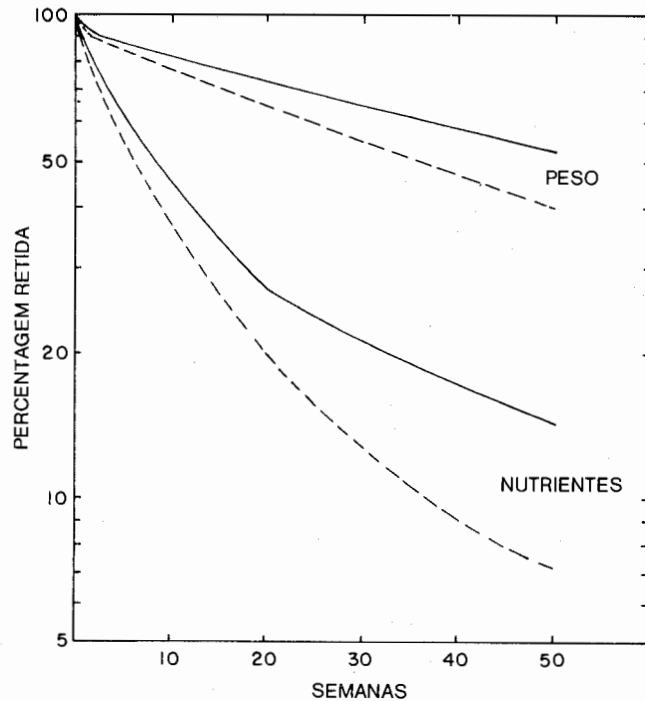
\* Segundo Witkamp, 1966.

† Calculado na base de 1 litro de CO<sub>2</sub> = 5,3 kcal (R. Q. = 0,9).

forma mensurável, como se ilustra na Figura 14-6. Conseqüentemente, o envenenamento deste grupo por insecticidas reveste-se de grande importância (ver Edwards, 1969). Enquanto um pequeno número de animais do solo que se alimentam de detritos, como os caracóis, pode digerir a celulose, a maior parte não pode; estes obtêm uma grande parte da sua energia alimentar digerindo microrganismos ou os produtos das transformações microbianas, provenientes tanto de coprofagia (ver página 46) como de simbioses internos. Overgaard-Nielsen (1962) resume a situação como se segue: «conclui-se que a decomposição primária da celulose é principalmente realizada pela microflora (e possivelmente por caracóis, lesmas, e algumas larvas de dípteros e protozoários), enquanto que a principal importância dos invertebrados do solo e da manta morta se deve procurar nos respectivos efeitos sobre a actividade química da microflora».

A utilização de «sacos de folhada» tornou-se o método popular para estudar a decomposição, a ciclagem mineral e a composição biótica do componente folhada do subsistema solo (ver Crossley e Hoglund, 1962). Colocando amostras de folhada em sacos de nylon ou de fibra de vidro de malha fina, pode determinar-se por pesagem periódica a taxa de decomposição, e medir-se a libertação de minerais caso a folhada esteja marcada com um traçador (ver Figura 14-6); por outro lado, os organismos podem extrair-se comodamente dos sacos. O saco ou bolsa de folhada é, naturalmente, uma outra variante da técnica geral do «cercado», como se examinou no Capítulo 2. Como também se indicou no Capítulo 2, o microcosmo de laboratório ou de campo proporciona meios de «chegar a» situações complexas, pela via da simplificação experimental e da amplificação. Patten e Witkamp (1967) deram notícias de um interessante microcosmo terrestre de laboratório, formado por cinco componentes: folhada, solo, microflora, diplópodes, centopeias e lixiviado (isto é, material dissolvido que se move através do sistema). Foram medidos os fluxos de um traçador radioactivo, e feita a extensão do comportamento de transferência através de

Figura 14-6. Perda em peso e em nutrientes (segundo um traçador de céσιο-134) pela folhada contida em bolsa colocada em parcelas de controlo no chão da floresta (linhas tracejadas) e em parcelas tratadas com naftalina, numa concentração que mata os artrópodes mas que não afecta de forma apreciável as bactérias e os fungos (linhas a cheio). Tanto a taxa de decomposição como a de libertação de minerais foram consideravelmente afrouxadas pelo tratamento. (Segundo Crossley e Witkamp, 1964.)



simulação em computador analógico. Uma das descobertas significativas foi a de que o tempo de renovação, no interior dos compartimentos e no sistema tomado como um todo, tendia a aumentar à medida que se aumentou o número de compartimentos de 2 para 5. Por outras palavras, o aumento de complexidade no subsistema folhada-solo aumentou a retenção mineral.

As referências que se recomendam em matéria de biologia do solo incluem Jackson e Raw, 1966 (uma boa referência introdutória); Gray e Parkinson (eds.), 1968 (para a microbiota); Doeksen e Van der Drift (eds.), 1963 (para os animais do solo); e Burges e Raw (eds.), 1967 (uma boa referência para estudo mais avançado).

**GRUTAS.** As grandes grutas proporcionam ambientes naturais de temperatura constante (possuindo a temperatura média da superfície da região em que se encontram localizadas), como acontece com certos grandes mananciais descritos na Secção 9 do Capítulo 11. Excepto nas vizinhanças da entrada (com frequência designada a «zona de crepúsculo»), a gruta é povoada por heterótrofos, tanto aquáticos como terrestres, que dependem da matéria orgânica arrastada para o seu interior pela água ou trazida por morcegos ou outros animais que, embora alimentando-se no exterior, utilizam a gruta como um lugar de descanso ou de refúgio. Dado que o alimento é no geral muito escasso, as densidades das populações são extremamente baixas. Como nas ilhas (ver MacArthur e Wilson, 1967), a diversidade em espécies parece

### Quadro 14-3

*Estimativas da Respiração Anual da Comunidade Fraccionadas em Componentes Primários (Plantas) e Secundários (Decomposição) em Dois Ecossistemas Terrestres Contrastantes \**

	KCAL/M <sup>2</sup> /ANO	
	<i>Matas de Faia</i>	<i>Pastagem (pastoreada)</i>
Respiração total das plantas	4 000	470
% do total anterior devida às raízes	17%	30%
Respiração das raízes	680	140
Decomposição	1 600	2 620
Respiração do solo-folhada (raízes + decomposição)	2 280	2 760
Respiração da raiz como % da respiração anterior	30%	5%

\* Segundo Macfadyen, 1970.

depender da dimensão, idade e estabilidade da gruta, tudo isto afectando o equilíbrio entre a velocidade de colonização e a velocidade de extinção. As grutas são assim laboratórios naturais para o estudo da evolução, dado que graus variáveis de ligação e de isolamento no conjunto de uma série de grutas proporcionam oportunidades várias para a especiação.

As cadeias alimentares nas grutas parecem-se com as de um pequeno curso de água ensombrado, de área florestada ou do subsistema solo, uma vez que as três fontes principais de alimento para os animais da gruta são: (1) detritos orgânicos em partículas, (2) matéria orgânica absorvida em argilas e (3) bactérias. As bactérias das grutas parecem ser de espécies não cavernícolas. Encontram-se bactérias quimiossintéticas, embora não se saiba até que ponto podem aumentar a energia disponível obtida de materiais importados. Ao contrário do que acontece com os microrganismos, os animais das grutas são com frequência bastante diferentes dos seus parentes da superfície e podem ter adaptações especiais (incluindo as perdas óbvias da vista e do pigmento). Os peixes das grutas, por exemplo, têm uma intensidade metabólica muito baixa, crescem muito lentamente, têm um ciclo de vida longo, e põem poucos ovos com muita gema e muito grandes — tudo adaptações para sobrevivência face a refeições escassas e espaçadas.

Para efeitos de bons resumos do ambiente da gruta e seu biota, veja-se Barr, 1967, Poulson e White, 1969 e Culver, 1970.

## 5. O SUBSISTEMA VEGETAÇÃO

Pelo motivo da biomassa dos produtores, isto é, da vegetação, ser uma característica tão saliente e estável dos ambientes terrestres, a composição da vegetação foi algo que recebeu muita atenção. O estudo quantitativo da estrutura da vegetação tem sido designado por *fitossociologia*, cujo principal objectivo é o de descrever a vegetação, explicar ou prever o seu padrão, e o de a classificar de uma maneira lógica. Esta fase da ecologia descritiva tem sido abordada por um certo número de métodos diferentes. Um deles baseia-se no princípio da sucessão e entronca no trabalho de Warming, Cowles, Clements e outros. Neste caso, acentuam-se as relações quantitativas daquelas poucas espécies que se consideram como dominantes, com base na teoria de que tais espécies controlam em grande parte a comunidade e, deste modo, a ocorrência do grande número de espécies mais raras (ver Capítulo 6). Um outro método, que foi mencionado no Capítulo 6, envolve o estudo da vegetação ao longo de um gradiente e o conceito de «contínuo». Como tem sido acentuado ao longo deste texto, um método funcional baseado na produtividade e na ciclagem de minerais do substrato e de outros componentes está agora a ser objecto de uma atenção muito generalizada. Para efeitos de uma recapitulação ampla deste tipo de abordagem, veja-se Ovington (1962) e Olson (1964). Uma outra abordagem para a fitossociologia ainda não mencionada neste texto é a da escola europeia a que está ligado o nome de Braun-Blanquet (ver a tradução inglesa de 1932 por Fuller e Conard, ou a edição alemã revista, publicada em 1951, da *Pflanzensoziologie* de Braun-Blanquet). O que se segue constitui um breve resumo dos conceitos básicos desta escola de ecologistas da vegetação baseado na revisão de Becking (1957).

O método de Braun-Blanquet é basicamente florístico. É necessário um conhecimento completo da flora, uma vez que se consideram relações numéricas de todas as espécies, das plantas superiores até aos musgos e aos líquenes mais pequenos. O objectivo consiste numa análise concreta em termos da composição florística real existente na altura do estudo; só depois desta composição se encontrar descrita são as comunidades delimitadas e consideradas as relações de sucessão. O método baseia-se, na essência, em duas convicções: (1) a de que existem diferentes combinações de espécies que se repetem na natureza e (2) a de que a composição da vegetação como uma unidade tem um significado maior do que uma lista de componentes, em virtude da interacção complexa entre plantas e habitat. Os métodos de estudo seguem duas etapas. Em primeiro lugar vem a análise de campo, que envolve a selecção de parcelas de amostra ou quadrículas e a enumeração de todas as plantas que nelas se encontram. A curva de espécies-área (ver Oosting, 1956; Vestal, 1949; Goodall, 1952) é largamente utilizada para determinar a dimensão adequada e o número de parcelas de amostra, e a amostragem é usualmente realizada

por estratos (camada de musgo, estrato herbáceo, estrato arbustivo, estrato arbóreo, e assim por diante). A densidade, o coberto (projecção vertical das partes aéreas), a frequência (percentagem das parcelas ocupadas), a sociabilidade (grau de agregação) e outros índices são tabelados para cada espécie. O segundo passo envolve a síntese dos dados para determinar o grau de associação das populações vegetais. Utilizam-se muitas vezes curvas de frequência para determinar a homogeneidade ou a heterogeneidade de um dado núcleo de vegetação. Ao formular unidades abstractas de comunidade ou «associações», dá-se muito destaque a indicadores segundo o conceito de *constância* — isto é, a percentagem de parcelas que contêm as espécies — e, especialmente, segundo o conceito de *fidelidade*, que se define como o grau de limitação de uma espécie a uma situação particular. Uma espécie com uma alta fidelidade é aquela que tem uma forte preferência por uma dada comunidade, ou a ela é limitada; até um certo ponto, pelo menos, podem aplicar-se a este conceito métodos estatísticos concretos (Goodall, 1953). Como já se indicou no Capítulo 5, os indicadores ecológicos deste tipo não costumam ser as espécies abundantes ou dominantes. Em geral, o relevo é dado, deste modo, às numerosas espécies pouco frequentes da comunidade, mais do que ao pequeno número das espécies comuns.

**RAZÃO RAÍZ/RENOVO.** Um aspecto importante e único da estrutura dos ecossistemas terrestres, em que assentam as funções da produtividade e de ciclagem de minerais, consiste na distribuição contínua do tecido da planta, desde o cimo do estrato autotrófico até à base do estrato heterotrófico. A proporção da biomassa dos produtores, da produção ou dos nutrientes abaixo e acima do nível do solo reveste-se, portanto, de interesse e pode ser adequadamente expressa em termos de razões entre raízes e renovos. A razão entre a biomassa das raízes e das vergõntes parece aumentar ao longo da sucessão. Por exemplo, Monk (1966) deu conta de razões entre raízes e vergõntes de 0,10 a 0,20 em plantas anuais de estados jovens de sucessão, 0,20 a 0,50 em herbáceas perenifólias e árvores de crescimento rápido como os pinheiros, e 0,5 a 1,0 ou mais, em árvores clímax de crescimento

#### Quadro 14-4

##### *O Efeito da Temperatura sobre as Razões Raiz/Renovo em Culturas Crescendo Sob Condições Óptimas Quanto a Minerais e Água \**

TEMPERATURA (°C)	TRIGO	ERVILHA	LINHO
10	0,66	0,50	0,28
16	0,33	0,33	0,16
25	0,24	0,28	0,14

\* Segundo Van Doblen, 1962; os seus valores, dados como razões renovos/raízes, foram convertidos em razões raízes/renovos.



lento como carvalhos e cárias. Isto pode constituir uma outra manifestação do aumento da retenção mineral e da estabilidade que ocorre no desenvolvimento do ecossistema (ver Capítulo 9). As razões raiz/renovo também são afectadas pela temperatura, como fica ilustrado pelos dados relativos a plantas cultivadas, constantes do Quadro 14-4. Pode esperar-se que a vegetação setentrional tenha sistemas radiculares proporcionalmente mais amplos (embora menos activos) do que a vegetação meridional. No Quadro 14-5, apresentam-se razões entre raízes e vergôntes para a biomassa, a produção primária líquida e o azoto em árvores florestais. O contraste entre as florestas temperadas e tropicais, igualmente examinado na Secção 6 do Capítulo 4 (página 160), é posto em relevo pela comparação constante do Quadro 14-5B; como se ilustra, na floresta tropical encontra-se na biomassa e acima do solo uma propor-

### Quadro 14-5

#### *Distribuição de Biomassa (B), Produção Líquida (P), e Azoto (N) em Florestas*

A. FLORESTA NOVA (45 ANOS) DE CARVALHO-PINHEIRO. GRAMAS DE PESO SECO DE TECIDO VEGETAL \*

	B	P <sub>l</sub>	Renovação (B/P <sub>l</sub> ) em Anos
Acima do chão	6561	856	7,7
Sob o nível do chão	3631	333	10,0
Razão raiz/renovo	0,55	0,39	—
Folhas	443	382	1,2
Total de tecido lenhoso	9724	783	12,4
Razão folhas/lenho	0,046	0,49	—

B. TEOR EM AZOTO, EM G/M<sup>2</sup>, DE UMA FLORESTA TEMPERADA E DE UMA FLORESTA TROPICAL †

	<i>Floresta de Pinheiro de 55 anos, Inglaterra</i>	<i>Floresta Tropical de Galeria</i>
Folhas	12,4	52,6
Lenho acima do chão ††	18,5	41,2
Raízes	18,4	28,2
Folhada	40,9	3,9
Solo	730,8	85,3
% de N acima do chão	3,0	44,0
% na biomassa	6,0	57,8
Razão raiz/renovo §	0,60	0,30
Razão folhas/lenho	0,34	0,76
Renovação (N na biomassa/fluxo anual)	4,0	?

\* Segundo Whittaker e Woodwell, 1969.

† Segundo Ovington, 1962.

†† Não incluindo folhas.

§ Incluindo folhas.

|| Absorção e libertação anuais, 12 g/m<sup>2</sup>.

ção muito maior de azoto. Considere-se também o Quadro 14-7, que indica que na tundra durante a estação de crescimento a maior parte da respiração da comunidade ocorre sob a superfície do solo. Também se ilustram no Quadro 14-5 as razões entre o tecido foliar e o tecido lenhoso e os tempos de renovação. As folhas são comparáveis ao fitoplâncton dos sistemas aquáticos, na medida em que constituem as unidades fotossintéticas principais. Nos sistemas aquáticos as trocas de nutrientes e de alimento ocorrem por via do meio aquático, ao passo que nos sistemas terrestres uma grande parte desta troca ocorre via «tubagens directas» de tecidos vivos (especialmente nas florestas tropicais). No Quadro 14-6, encontram-se resumidos dados adicionais sobre as relações entre biomassa e produção, incluindo índices de área foliar (ver página 73) para um conjunto de florestas japonesas.

**TRANSPIRAÇÃO.** Como foi atrás referido no Capítulo 2 (página 28), a transpiração, ou a evaporação da água das superfícies das plantas, é uma característica exclusiva dos ecossistemas terrestres, onde tem efeitos importantes na ciclagem de nutrientes e na produtividade. Uma grande parte (50 a 90 por cento) da energia solar dissipada na evaporação da água, a partir das comunidades da pradaria e da floresta, pode ser em forma de transpiração. A perda de água na transpiração pode ser um factor limitante, provocando o emurchecimento, especialmente nos climas secos.

### Quadro 14-6

*Relações Entre Biomassa e Produtividade Primária Líquida (Expressas Ambas em kg/m<sup>2</sup>/ano) em Algumas Florestas Japonesas \**

TIPO DE FLORESTA	BIOMASSA (B)			PRODUÇÃO LÍQUIDA (P)	B/P <sub>l</sub> (RENOVAÇÃO)	ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR (CM <sup>2</sup> /CM <sup>2</sup> )
	Folhas	Total	Folhas em Percentagem do Total			
<b>Coníferas do norte (<i>Abies</i> e <i>Picea</i>)</b>						
Povoamentos maduros (4) †	0,26	26,0	1,0	2,00	13,1	—
Regenerações novas (3)	0,34	8,05	4,2	1,11	7,2	—
<b>Folhosas de folha persistente (temperada)</b>						
Povoamentos maduros (2)	1,22	43,2	2,8	2,16	20,0	10,3
Povoamentos novos (2)	0,72	6,2	11,6	2,80	2,2	13,1
Plantações de acácia (3)	0,71	9,33	7,6	2,94	3,2	—
Floresta secundária de vidoeiro (2)	0,32	8,77	3,6	1,08	8,1	5,2
Plantações de faia e choupo (2)	0,17	2,2	7,7	0,86	2,4	3,0
Povoamento novo de bambú ( <i>Sassa</i> ) (1)	0,46	1,3	3,5	1,6	0,71	5,1

\* Quadro preparado por Dr. Kinji Hogetsu a partir da literatura japonesa até 1966. Ver também Kira e Shidei (1967).

† Entre parêntesis o número de povoamentos a que a média se refere.

em áreas de agricultura intensiva ou onde os solos tenham pequena capacidade de retenção para a água. As plantas do deserto têm adaptações especiais para reduzir a taxa de perda de água (como se analisou na página 194). Por outro lado, a evaporação arrefece as folhas sendo um dos vários processos que contribuem para a ciclagem dos nutrientes. Outros processos incluem o transporte para as raízes de iões através do solo, a transferência de iões através das fronteiras das raízes, o transporte no interior da planta e a lixiviação foliar (Kozlowski, 1964, 1968); vários destes processos requerem um gasto de energia metabólica, que poderá exercer um controlo limitativo sobre o transporte, tanto da água como dos minerais (ver Fried e Broeshart, 1967). Assim, a transpiração não é uma simples função da superfície física exposta; uma floresta não perde necessariamente mais água do que uma pradaria. No Capítulo 3, a transpiração foi analisada como um subsídio de energia numa floresta húmida. Se o ar está muito húmido (próximo dos 100 por cento de humidade relativa), como nas florestas tropicais de nevoeiro, as árvores estão desmedradas e uma boa parte da vegetação é epifítica, presumivelmente por motivo da falta de «sucção transpiratória» (ver H. T. Odum e Pigeon, 1970).

Não obstante as muitas complicações biológicas e físicas, a evapotranspiração total está claramente correlacionada com a taxa de produtividade. Por exemplo, Rosenzweig (1968) verificou que a *evapotranspiração constituía um preditor claramente significativo da produção primária líquida anual acima do solo em comunidades terrestres maduras ou clímax de todos os tipos (desertos, tundras, pradarias e florestas): contudo, a relação não era segura em vegetação instável ou em desenvolvimento*. Este autor apresenta a seguinte equação de regressão (incluindo um intervalo de confiança de 5 por cento para a inclinação e a intersecção):

$$\log_{10} P_n = (1,66 \pm 0,27) \log_{10} AE - (1,66 \pm 0,07)$$

onde  $P_n$  é a produção líquida acima do solo em gramas por metro quadrado, e  $AE$  é a evapotranspiração anual em milímetros. Conhecendo a latitude, as precipitações e as temperaturas médias mensais (registo meteorológico básico), pode estimar-se  $AE$  a partir de tabelas meteorológicas (ver Thornthwaite e Mather, 1957), e deste modo prever com a equação anterior o que uma comunidade natural bem ajustada, madura, estará em condições de produzir. Rosenzweig supõe que a relação entre  $AE$  e  $P_n$  se deve ao facto de  $AE$  medir a disponibilidade simultânea de água e de energia solar, os mais importantes recursos limitantes da intensidade da fotossíntese terrestre. O facto de  $AE$  e  $P_n$  estarem fracamente relacionados em comunidades em desenvolvimento tem lógica, dado que tais comunidades ainda não alcançaram condições de equilíbrio com o seu ambiente de energia e de água.

## 6. OS PERMEANTES DO AMBIENTE TERRESTRE

Correspondendo ao nécton dos ecossistemas aquáticos existem os permeantes ou errantes, termo de V. E. Shelford para designar os animais altamente móveis como sejam as aves, os mamíferos e os insectos voadores. Estes movem-se livremente entre estratos e subsistemas e entre estádios de desenvolvimento e maduros de vegetação, que formam usualmente um mosaico na maioria das paisagens. Em muitos casos, as biológicas encontram-se organizadas de tal forma que uma etapa se passa num estrato ou unidade e uma outra em comunidade ou estrato inteiramente diferente. Os permeantes exploram com frequência, portanto, o melhor de vários mundos. Isto inclui o homem, naturalmente, que tanto desfruta como necessita de uma variedade de habitats, embora mostre, como se salientou ao longo deste texto, uma lamentável tendência para criar um habitat monótono para si próprio, em virtude de um distorcido sistema de valores que coloca um valor económico muito mais alto nos ecossistemas «produtivos», quando cotejados com os «protectores» (ver Secção 3 do Capítulo 9).

A ecologia da população dos vertebrados e dos insectos já foi tratada com alguma extensão nos capítulos anteriores (6 a 9). Apenas é preciso considerar, nesta altura, um par de exemplos que ilustram de que modo os permeantes «encadeiam» ou «ligam» entre si subsistemas ou comunidades diversas.

Como se destacou previamente, os grandes herbívoros mamíferos constituem um traço característico do ambiente terrestre. Muitos deles são ruminantes, possuindo um notável «microsistema» regenerador de nutrientes, o rúmen, no qual microrganismos simbióticos anaeróbios promovem o colapso e enriquecem um material vegetal originalmente com baixo valor nutritivo (ver página 783; também Hungate, 1966). Sob as condições naturais, estes grandes herbívoros são altamente migratórios, movendo-se de uma área para outra sazonalmente em resposta a disponibilidades alimentares ou a pressões de predadores. Para as pradarias e savanas de África trabalhos recentes (Talbot e Talbot, 1963; Wagner, 1968) indicam densidades médias de ungulados da ordem de 30 a 50 kg por ha = 3 a 5 g ou 6 a 10 kcal por m<sup>2</sup>, com «existências permanentes» até 50 kcal por m<sup>2</sup> em áreas particularmente favoráveis (Petrides, 1961). A estimativa da produção secundária é da ordem dos 25 por cento da biomassa, ou de 1,5 a 2,5 kcal por m<sup>2</sup>. Podem existir densidades altas sem a ocorrência de sobrepastoreio, em consequência de comportamento migratório, e porque a diversidade das espécies determina uma utilização equilibrada de todas as espécies e etapas que na vegetação ocorrem. Quando estes animais são «cercados» (isto é, restringido o respectivo comportamento «permeante») ou, quando são substituídos por gado doméstico sedentário, resulta frequentemente um severo sobrepastoreio. Através dos tempos, o homem tem sido *extremamente lento* em reconhecer a necessidade de rotação nas «pastagens». O problema rena-caribu mencionado na

página 106, e porventura o «problema do alce» nos parques nacionais dos Estados Unidos da América, são outros exemplos do fracasso do homem no reconhecimento de padrões de conduta adaptados e da necessidade de os substituir por métodos de ordenamento humano compensatório, quando uma tal conduta é restringida, ou é «excluída por selecção» no processo de domesticação (ver Capítulo 8, Secção 5).

As aves migratórias são, naturalmente, os errantes mais espectaculares. As aves canoras (Parulidae) da América do Norte, por exemplo, ligam literalmente, pelas suas migrações sazonais, as florestas tropicais e as de coníferas do norte. Embora intensivamente estudados, ainda se não compreendem muitos dos aspectos da viagem e da adaptação fisiológica. Tem sido demonstrado, pelo menos experimentalmente, que as aves migratórias são capazes de realizar navegação celeste e a «compasso de luz» (ver a revisão de Marler e Hamilton, 1966; também o Capítulo 16), embora trabalhos recentes indiquem que os «relógios» fisiológicos e factores menos espectaculares, como o vento e outras condições meteorológicas, podem na realidade ser mais importantes na determinação do tempo e da direcção reais dos voos migratórios em massa, que envolvem com frequência um tão grande número de aves que podem ser seguidas facilmente pelo radar. As aves, que na sua migração cobrem grandes distâncias, exibem uma capacidade notável para armazenar gordura, e para a utilizar como único recurso energético para o voo. Recorde-se que um grama de gordura produz 9 calorias, ao passo que um grama de hidrato de carbono produz apenas 4 calorias; assim, a utilização da gordura como combustível de «elevado índice de octanas» faz sentido do ponto de vista «adaptativo». As pequenas aves terrestres que atravessam de um só voo o Golfo do México, antes da viagem armazenam nos respectivos corpos uma quantidade de gordura igual a três vezes o seu peso seco e a seis vezes o valor energético de todos os tecidos não adiposos. Além do mais, a gordura é em grande parte depositada em células adiposas pré-existentes, e utilizada a partir delas, pelo que é necessário adquirir muito pouco tecido novo e depois catabolizá-lo (Odum, Hicks e Rogers, 1964). Assim, a «obesidade» migratória de adaptação difere da obesidade humana não adaptada (que envolve crescimento de tecido), pelo facto de a gordura poder ser rapidamente utilizada com pouco transtorno dos equilíbrios fisiológicos em água, proteína e outros.

Parece que ninguém ainda considerou se a migração das aves terrestres desempenha ou não qualquer papel na ciclagem de nutrientes, como se sabe ocorrer com o transporte pelas aves marinhas de fósforo para a terra (ver página 141), ou com o transporte de nutrientes rio acima pelo salmão migratório. Uma coisa é certa: as aves migratórias transportam precipitações radioactivas e DDT por todo o mundo. Por esta razão, as aves migratórias podem constituir bons monitores do nível geral da contaminação da biosfera.

## 7. DISTRIBUIÇÃO DAS PRINCIPAIS COMUNIDADES TERRESTRES, OS BIOMAS

Os climas regionais interagem com o biota e o substrato regionais para produzir unidades de comunidade amplas, facilmente reconhecíveis, designadas *biomas* (figura 14-7). O bioma é a unidade de comunidade terrestre mais ampla que convém reconhecer. Num dado bioma, a *forma de vida* da vegetação do clímax climático (ver Capítulo 9, Secção, 2) é uniforme. Assim, a vegetação clímax de um bioma de pradaria é a erva, embora as espécies de ervas dominantes possam variar em partes diferentes do bioma. Uma vez que a forma de vida da vegetação reflecte, por um lado, os traços principais do clima e, por outro, determina a natureza estrutural do habitat para os animais, proporciona uma base sólida para uma classificação ecológica natural (Clements e Shelford, 1939). Inversamente, os dados climáticos podem utilizar-se para delimitar as principais formações vegetais (Holdridge, 1947).

O bioma inclui não apenas a vegetação do clímax climático, que constitui a chave para o identificar, mas também os clímaxes edáficos e as etapas de desenvolvimento, que em muitos casos são dominados por outras formas de vida (ver Capítulo 9). Assim, as comunidades de pradaria são etapas temporárias de desenvolvimento no bioma da floresta caducifólia, onde as folhosas arbóreas caducifólias são a forma de vida clímax. Muitos organismos necessitam, tanto da fase climática como das etapas de desenvolvimento da sucessão ou de ecotonos entre elas; numa dada região climática, todas as comunidades, quer sejam clímax ou não, constituem deste modo partes naturais do bioma (ver Figuras 9-4 e 9-6).

Na acepção em que o termo é utilizado pelos ecologistas das plantas, o bioma é idêntico à principal «formação de plantas», excepto pelo facto de o bioma ser uma unidade de comunidade total e não apenas uma unidade de vegetação. Consideram-se tanto os animais como as plantas. Em geral, pode dizer-se que o bioma ocupa uma «zona biótica» principal, quando esta expressão é utilizada para significar uma zona de comunidade e não uma unidade de flora ou de fauna. O bioma tem o mesmo significado que «zona principal de vida» utilizada por ecologistas europeus, embora não seja o mesmo que «zona de vida», tal como é utilizada na América do Norte. Aqui, «zona de vida» refere-se geralmente a uma série de zonas de temperatura, proposta por C. Hart Merriam em 1894 e largamente utilizada por estudiosos de aves e mamíferos. O critério original da temperatura tem sido abandonado, e as zonas de vida de Merriam baseiam-se correntemente na distribuição de organismos. Estas zonas têm-se tornado, portanto, cada vez mais zonas de comunidades, e em muitos casos representam o mesmo que divisões ou subdivisões do bioma, excepto quanto a terminologia. Para efeitos de uma comparação entre biomas e zonas de vida de Merriam, veja-se E. P. Odum (1945).

Estão representados, na Figura 14-7, os biomas do mundo numa forma de semi-diagrama. Os biomas e algumas subdivisões encontram-se representados, mais

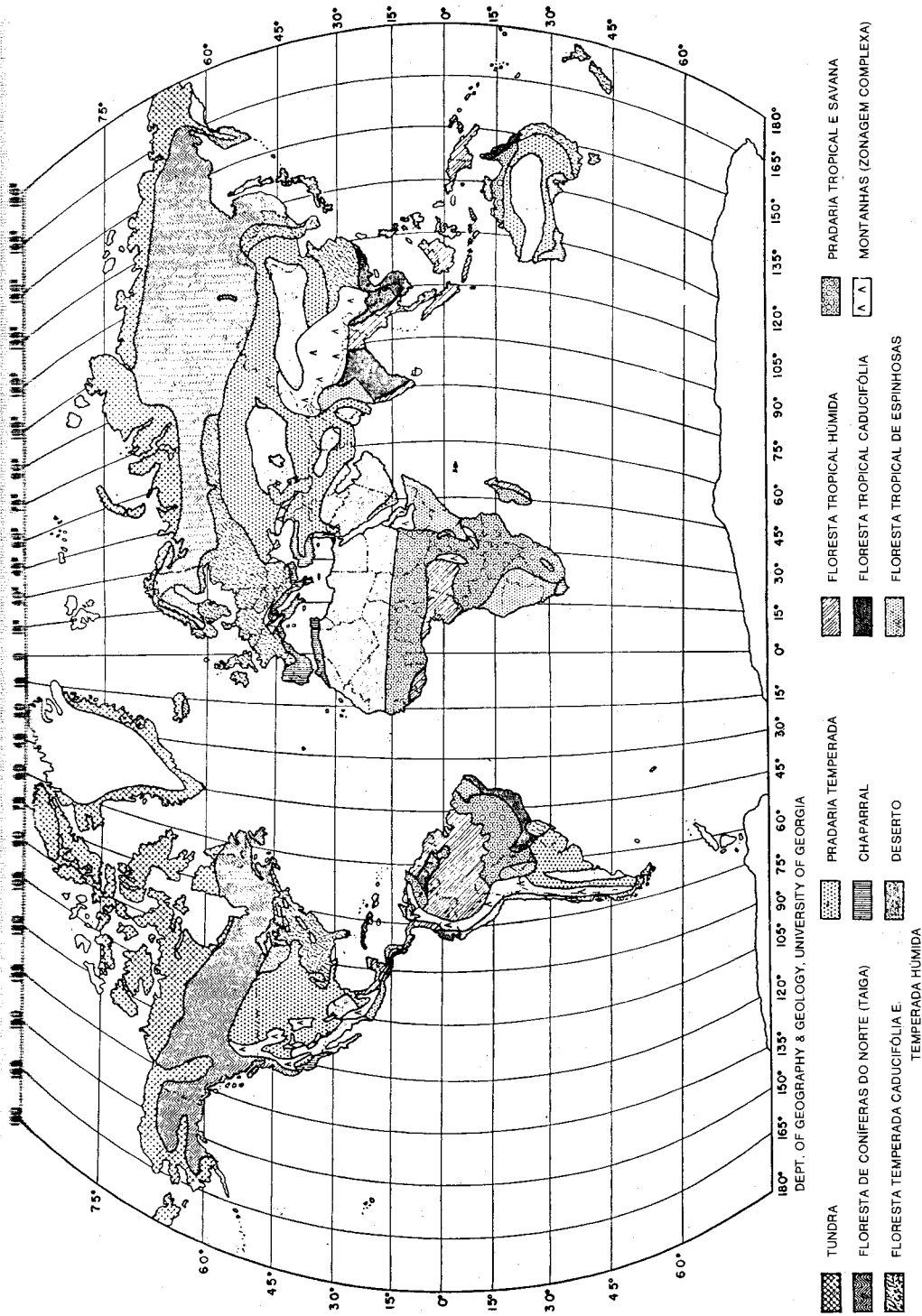


Figura 14-7. Mapa esquemático dos principais biomas mundiais. Observe-se que apenas a tundra e a floresta de coníferas do norte têm uma certa continuidade através da Terra. Outros biomas do mesmo tipo (pradaria temperada ou floresta tropical húmida, por exemplo) estão isolados em regiões biogeográficas distintas, sendo de esperar, portanto, que tenham espécies ecologicamente equivalentes, embora muitas vezes sem parentesco taxonómico. O padrão dos biomas principais assemelha-se, embora não seja idêntico, ao dos grupos principais do solo, tal como se ilustra na Figura 5-14. (Mapa preparado utilizando como base o mapa da vegetação original de Finch e Trewartha, 1949.)

detalhadamente, para a América do Norte e a África nas Figuras 14-8 e 14-9. Seguidamente, serão descritos sumariamente os principais biomas do Globo (em Riley e Young, 1966, encontra-se um atlas ilustrado síntese com descrições resumidas das formações de vegetação e do solo mundiais).

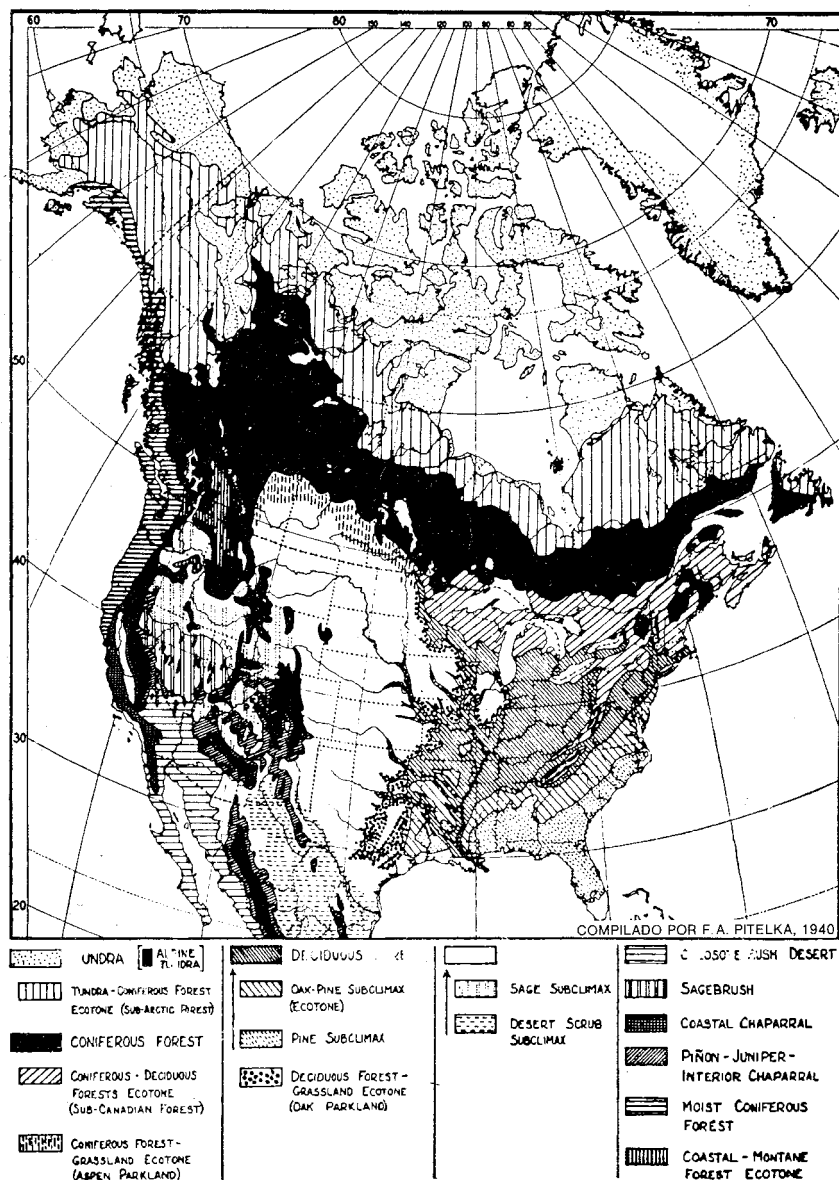


Figura 14-8. Os biomas da América do Norte, com indicação de ecotonos extensos e de certas sub-regiões (zonas). (Segundo Pitelka, 1941.)



## A Tundra

Há duas biomassas de tundra cobrindo áreas do ártico, uma na região Paleártica e outra na região Neártica. Muitas espécies ocorrem em ambas, uma vez que houve uma ligação terrestre entre elas (isto é, têm uma distribuição circumpolar). Em ambos os continentes, a fronteira entre a tundra e a floresta situa-se mais a norte no ocidente, onde o clima é moderado pelos ventos quentes soprando do oeste. As temperaturas baixas e uma estação de crescimento curta (cerca de 60 dias) são os factores limitantes principais. O terreno permanece gelado, excepto num reduzido número de centímetros da sua parte superior durante a estação de crescimento. A camada de solo mais funda permanentemente gelada designa-se por *permafrost*. A tundra é essencialmente uma pradaria húmida ártica (Figura 14-10); a vegetação consiste em líquenes («musgo da rena»), gramíneas, ciperáceas e plantas lenhosas anãs. A «tundra baixa» é caracterizada por um tapete espesso, esponjoso, de vegetação viva e não deteriorada (a decomposição microbiana é muito lenta em virtude das temperaturas baixas), com frequência saturado de água, e salpicado com lagoas quando não está gelado. Especialmente onde há um relevo considerável, a «tundra alta» pode encontrar-se despida exceptuando um crescimento escasso de líquenes e ervas. Um rasgo característico da topografia consiste na ocorrência de áreas poligonais levantadas, que se crê devidas a cunhas de gelo adjacentes. Na Figura 14-10, apresentam-se duas vistas da planície costeira da tundra baixa. Embora a estação de crescimento seja curta, os fotoperíodos longos de Verão possibilitam uma quantidade apreciável de produção primária nos locais favoráveis, como por exemplo a planície costeira perto de Point Barrow, Alasca, como se ilustra no Quadro 14-7. À semelhança do que acontece em outros ecossistemas setentrionais, uma porção grande de nutrientes e da produção primária encontra-se sob a superfície do solo (ver Secção 5 deste capítulo).

Sem embargo dos rigores do ambiente (ver Figura 5-18), muitos animais de sangue quente permanecem activos ao longo do ano. Estão incluídos o caribu (e o seu equivalente ecológico, a rena da Eurásia), o boi almiscarado, a lebre e a raposa do ártico, o lemingue, o lagópode branco e outros. São muito visíveis, durante o curto Verão, aves migratórias e insectos, especialmente (ou assim parece ao visitante) os dípteros picadores (mosquitos, simuliídeos).

As cadeias alimentares da tundra já foram analisadas (ver Capítulo 3, Secção 4). No Capítulo 7, salientou-se que são características das comunidades da tundra oscilações violentas, ou «cíclicas», na densidade das populações de alguns animais. Quando os lemingues culminam em abundância, o efeito do seu pastoreio sobre a vegetação é pronunciado; na região da Figura 14-10, por exemplo, as parcelas de onde os lemingues foram excluídos continham, em Agosto, 36 por cento mais erva do que aquelas que tinham sido fortemente utilizadas durante a Prima-

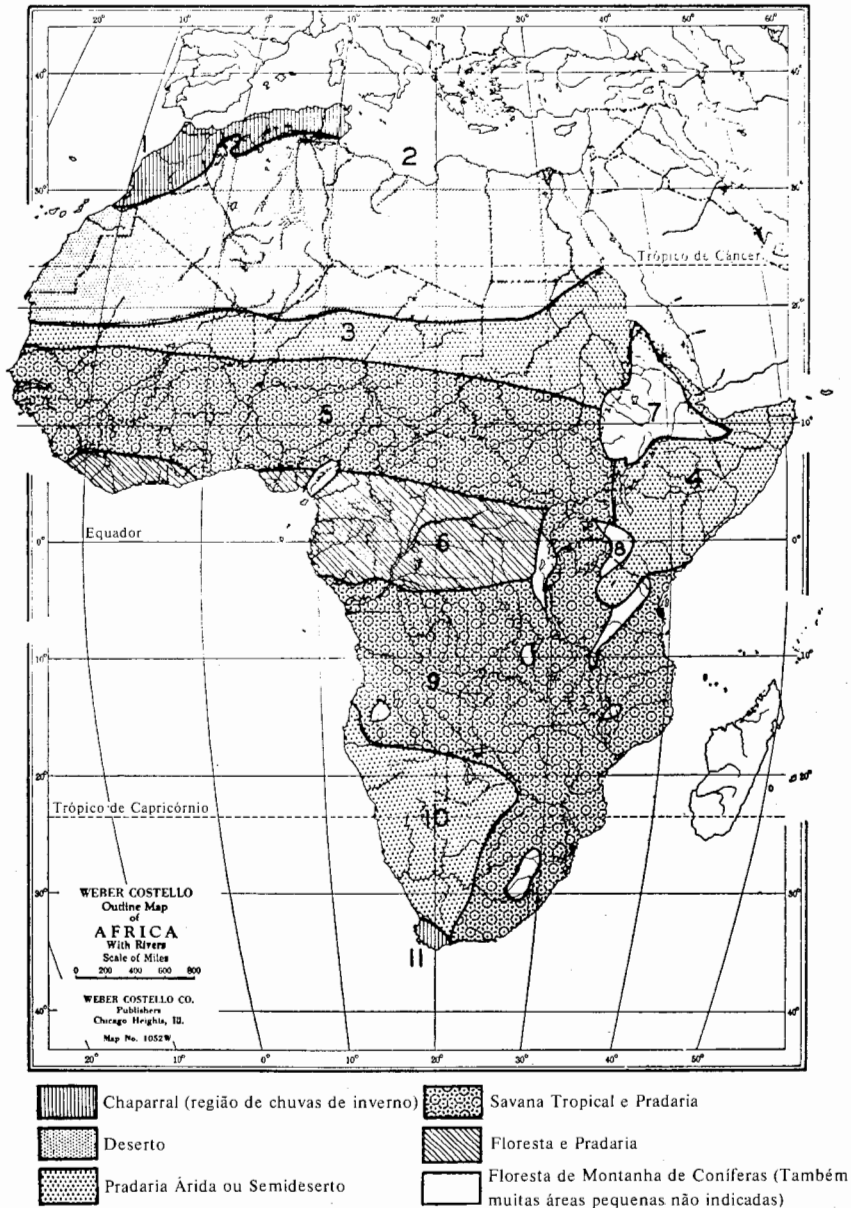


Figura 14-9. As regiões bióticas de África. Os seis biomas principais são indicados pela legenda. Note-se que apenas uma parte relativamente pequena do continente é «selva» (isto é, floresta tropical húmida). A savana tropical e a pradaria, muito extensas, constituem a célebre região da «caça grossa». Algumas das maiores áreas de fauna encontram-se numeradas como se segue: 1. Berbéria; 2. Saará; 3. Zona árida do Sudão; 4. Zona árida da Somália; 5. Savana setentrional; 6. Terras baixas do Congo; 7. Montanhas de Abissínia; 8. Montanhas do Quênia; 9. Savana meridional; 10. Zona árida do sudoeste; 11. Região de «chuvas de Inverno» da Cidade do Cabo. Todas estas áreas de fauna fazem parte da região biogeográfica etiópica ou africana (ver Figura 14-1), excepto a Berbéria, que é Paleártica. (Mapa baseado num mapa-esboço de Moreau, 1952.)

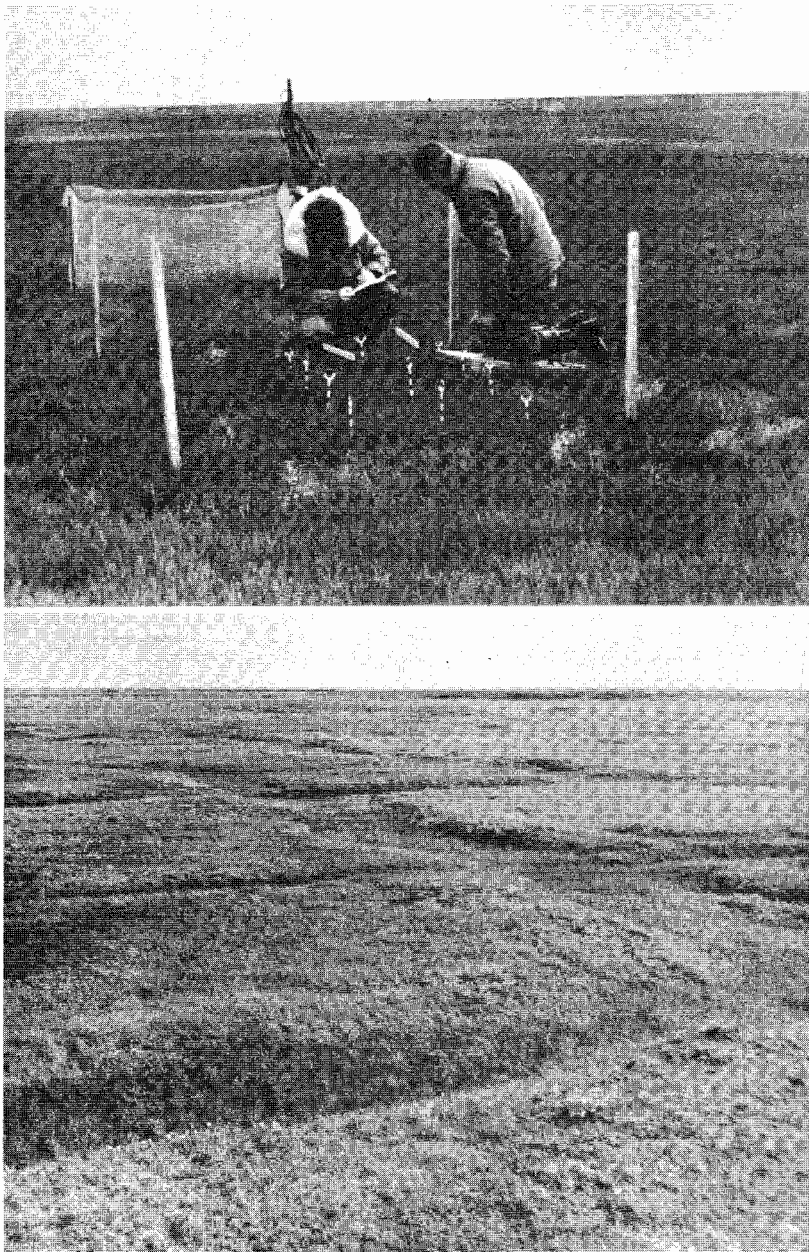


Figura 14-10. Duas imagens de tundra em Julho na planície costeira perto de Arctic Research Laboratory, Point Barrow, Alasca. A fotografia superior mostra um terreno baixo extenso, no extremo de um sistema fluvial, a cerca de duas milhas da costa. A graminea do ártico *Dupontia fischeri* e a ciperácea *Carex aquatalis* são as plantas dominantes; as raízes desenvolvem-se numa camada turfosa de um solo semipantanosos. A área é típica do que pode ser considerado, de uma forma razoável, como o «clímax» da tundra nas *estações* baixas perto da costa. Ilustram-se na figura parcelas de amostra e um cercado para evitar os lemingues. Durante o Verão, quando foi tirada esta fotografia, os lemingues atingem um «pico» no seu ciclo; no final de Agosto, o cercado continha mais 36 por cento de gramineas do que as áreas adjacentes, indicando até que ponto os pequenos roedores quando são abundantes pastam a vegetação.

A fotografia inferior é de uma *estação* a cerca de 10 milhas para o interior mostrando o terreno poligonal característico. As cunhas de gelo subjacentes às valas contribuem para a formação dos polígonos elevados. Os frutos brancos que se observam no primeiro plano são da espécie *Eriophorum scheuchzeri*, «gramínea do algodão». (Fotografias de Royal E. Shanks, E. E. Clebsch e John Korand.)

vera e o Verão. Durante os «auges» dos lemingues, as aves predadoras como as corujas e certas aves da rapina são abundantes, ao passo que poucos predadores criam sequer nos anos em que a presa escasseia (Pitelka, Tomich e Treichel, 1955). Veja-se Schultz (1969) para um breve resumo da tundra como um ecossistema.

Nas altas montanhas da zona temperada ocorrem áreas semelhantes à tundra, usualmente designadas por tundra alpina ou prado alpino. Embora haja com frequência mais neve na tundra alpina em comparação com a ártica, não existe «permafrost», e o regime do fotoperíodo é diferente em virtude da latitude mais meridional. A resposta ecotípica das plantas a ambientes de luz distintos foi examinada no Capítulo 5 (página 173).

### Biomassas de Floresta de Coníferas do Norte

Estendendo-se como cinturões largos através de toda a América do Norte e da Eurásia (Figuras 14-7 e 14-8) encontram-se as vastas regiões setentrionais de florestas sempreverdes ou perenifólias. Mesmo nos trópicos ocorrem extensões nas montanhas. A forma de vida característica é a árvore de folha acicular, especialmente píceas, abetos e pinheiros (Figura 14-11). Existe assim, ao longo de todo o ano, uma sombra densa, do que resulta com frequência um fraco desenvolvimento das camadas arbustivas e herbáceas. Contudo, o coberto contínuo de clorofila, presente ao longo de todo o ano, traduz-se numa intensidade de produção anual relativamente alta, não obstante a baixa temperatura que ocorre durante metade do ano (ver

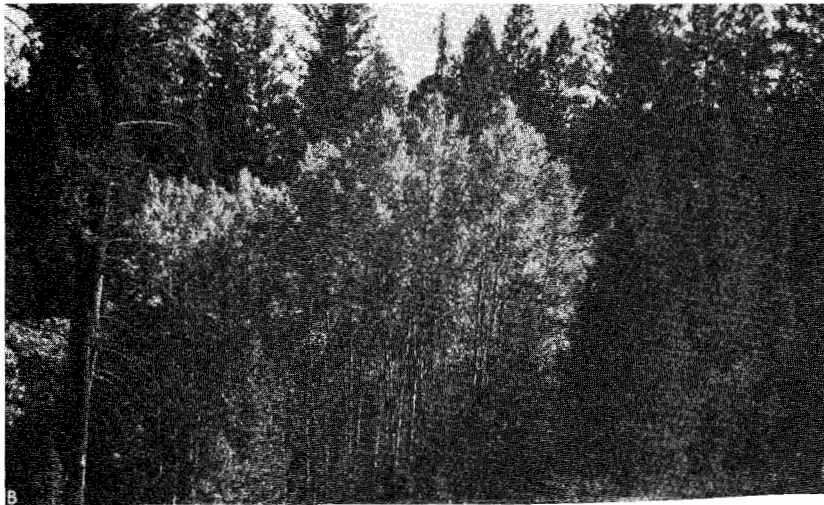
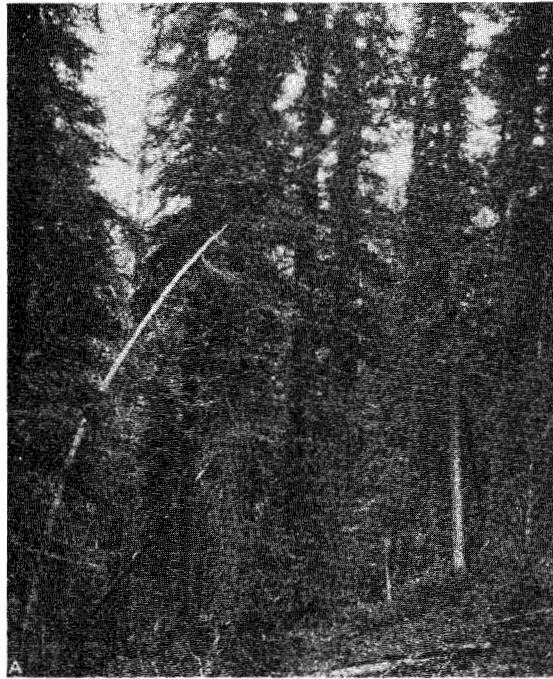
#### Quadro 14-7

##### *Produção Primária da Tundra na Planície Costeira de Point Barrow, Alasca \**

	TAXA DE PRODUÇÃO ANUAL		
		$g/m^2$	$kcal/m^2 \dagger$
Produção bruta ( $P_b$ )		344	1550
Respiração das plantas ( $R$ )	Renovos	27	122
	Raízes	135	608
	Total	162	730
Produção líquida ( $P_l$ )	Renovos	82	370
	Raízes	100	450
	Total	182	820
Razão raiz/renovo	$P_b$	2,1	
	$P_l$	1,2	
	$R$	5,0	

\* Segundo Johnson, 1969, 1970.

† Estimativa na base de 1 grama = 4,5 kcal (ver Quadro 3-1).



*Figura 14-11.* Três tipos de florestas de coníferas. *A.* Uma floresta de altitude de *Picea engelmannii* e de *Abies lasiocarpa* no Colorado. Observe-se a grande quantidade de folhada que se acumula em virtude das baixas temperaturas e dos longos períodos sazonais com manto de neve. *B.* Uma floresta de píceas em Idaho com um dos seus principais estados de desenvolvimento, um choupo, *Populus tremuloides*, espécie folhosa cujas folhas se tornam amarelo-douradas na época da queda (povoamento de cor clara à esquerda e no centro da fotografia).

Capítulo 3 e Quadro 14-6). As florestas de coníferas encontram-se entre as regiões do mundo grandes produtoras de madeira. As agulhas das coníferas decompõem-se muito lentamente, e o solo desenvolve um perfil de podzol altamente característico (ver Figura 5-12). O solo pode conter uma população considerável de organismos pequenos, embora comparativamente um número pequeno de organismos maiores (quando comparado com os solos das florestas de caducifólias ou de pradaria). Muitos dos maiores vertebrados herbívoros, como o alce, a lebre-das-neves e o lagópedo, dependem quanto a alimento, pelo menos em parte, das comunidades que desenvolvem folha larga (Figura 14-11B). As sementes das coníferas proporcionam alimento importante para muitos animais, como sejam esquilos, pintassilgos e cruza-bicos.

À semelhança da tundra, a periodicidade sazonal é pronunciada e as populações tendem a oscilar. Os ciclos da lebre-das-neves, ou lebre variável, e do lince são exemplos clássicos (ver Figura 7-16). As florestas de coníferas estão também sujeitas a ataques por parte dos escolitídeos e de insectos desfolhadores (tentredinídeos, tortricídeos, e assim por diante), especialmente onde os povoamentos apenas têm uma ou duas espécies dominantes; porém, como se salientou no Capítulo 7 (página 305), tais ataques fazem parte do ciclo contínuo de desenvolvimento a que o ecossistema floresta de coníferas está adaptado. Veja-se Shelford e Olson (1935) para efeitos de um relato do bioma da floresta de coníferas da América do Norte.

### **Bioma Temperado Húmido (Mesotermal) de Floresta de Coníferas**

Existem florestas de um tipo distinto ao longo da costa oeste da América do Norte, desde o centro da Califórnia até ao Alasca (ver Figura 14-11C), onde as temperaturas são mais altas, a amplitude estacional é relativamente pequena e a humidade é muito alta. Embora dominadas pela forma de vida das coníferas, estas florestas são, dos pontos de vista florístico e ecológico, completamente diferentes das florestas de coníferas do norte. A queda pluviométrica varia de 75 a 375 cm; nas áreas meridionais o nevoeiro compensa a precipitação mais baixa, de tal forma que a humidade é alta por toda a parte, e a proporção entre a precipitação e a evaporação é extremamente favorável. Oberlander (1956), por exemplo, observou que o nevoeiro pode contribuir com 2 a 3 vezes mais água do que a precipitação anual e que algumas árvores altas, em posição de interceptar o nevoeiro da costa à medida que este avança pela terra dentro, podem captar tanto como 125 cm de «chuva» por gotejo das folhas! Como a água não é usualmente um factor limitante severo, as florestas da região costeira do oeste são com frequência designadas por «florestas temperadas de chuva».



Figura 14-11. C. Um belo exemplo da floresta húmida de coníferas, designada com frequência floresta temperada húmida, na Olympic National Forest, Washington. Observe-se a grande dimensão das árvores, a luxuriante manta viva de fetos e outras plantas herbáceas, e os musgos epifíticos que enfeitam os fustes das árvores. (Fotografias do U. S. Forest Service.)

A tsuga oriental (*Tsuga heterophylla*), a tuia gigante (*Thuja plicata*), o abeto da espécie *Abies grandis*, a pseudotsuga (*Pseudotsuga*), esta nas estações mais secas ou como subclímax nas estações húmidas, são, das árvores dominantes, as quatro maiores na área de Puget Sound, onde a floresta atinge os seus maiores desenvolvimentos. Ao sul, encontram-se as magníficas sequóias sempreverdes (*Sequoia*), e a norte é proeminente a píceia de Sitka (*Picea sitchensis*). Ao contrário do que acontece nas florestas de coníferas mais secas e mais setentrionais, a vegetação dos andares inferiores desenvolve-se bem onde quer que a luz se filtre através dos copados, ao mesmo tempo que são abundantes os musgos e outras plantas menores apreciadoras de humidade. Os musgos epifíticos são os «equivalentes ecológicos» das bromeliáceas epifíticas das florestas tropicais húmidas. Neste bioma, a «biomassa» dos produtores é de facto impressionante, e, como se pode imaginar, a produção de madeira por unidade de área é potencialmente muito grande, caso seja possível manter a regeneração das árvores abatidas e os ciclos de nutrientes. Como em todos os ecossistemas em que uma tão grande percentagem de nutrientes pode estar retida na biomassa, há um grande perigo de que a exploração excessiva possa reduzir a futura produtividade.



Para efeitos de uma revisão florística e ecológica ampla das florestas de coníferas do oeste em geral, veja-se a monografia de Krajina (1969); este autor enumera 11 zonas biogeoclimáticas no gradiente desde a tundra alpina até às florestas costeiras cálidas e húmidas, cada qual suportando tipos distintos de floresta.

### **Biomass de Floresta Caducifólia Temperada**

As comunidades das florestas caducifólias (Figura 14-12) ocupam áreas com quedas pluviométricas abundantes (75 a 150 cm), regularmente distribuídas, e temperaturas moderadas que exibem um padrão sazonal característico. As florestas temperadas caducifólias cobriam originalmente a parte oriental da América do Norte, toda a Europa, uma parte do Japão, Austrália e a ponta da América do Sul (Figura 14-7). Os biomas das florestas caducifólias são, assim, mais isolados uns dos outros do que as tundras ou as florestas de coníferas setentrionais, e a composição em espécies reflectirá, naturalmente, o grau de isolamento. Uma vez que as árvores e os arbustos não têm folhas durante uma parte do ano, é grande o contraste entre Inverno e Verão. Os estratos herbáceo e arbustivo tendem a encontrar-se bem desenvolvidos, assim como o biota do solo. Há um grande número de plantas que produzem frutos polposos e nozes, como as glandes e os frutos das faias. Os animais da floresta original da América do Norte incluíam o veado da Virgínia, o urso, os esquilos cinzento e raposa, a raposa cinzenta, o lince e o peru selvagem. As espécies *Vireo olivaceus*, *Hylocichla mustelina*, *Parus bicolor*, um furnarídeo, e diversos picapaus são aves pequenas características das etapas de clímax. De uma forma bastante interessante, as coníferas, principalmente espécies de pinheiros, constituem fases de desenvolvimento ou subclímaxes em muitas áreas de floresta de caducifólias (ver Figura 9-4, página 419). A vegetação característica de pradaria ou de «campo velho» constitui etapas jovens de desenvolvimento, tendo sido objecto de abundante estudo ecológico.

As regiões das florestas caducifólias são uma das mais importantes regiões bióticas do mundo, dado que a «civilização do homem branco» alcançou nestas áreas o seu maior desenvolvimento. Este bioma está, portanto, grandemente modificado pelo homem e grande parte dele encontra-se substituído por comunidades cultivadas e bordaduras de floresta.

O bioma da floresta caducifólia da América do Norte tem um grande número de subdivisões importantes, com tipos diferentes de floresta clímax. Seguem alguns deles:

- A floresta de faia-bordo da região central do norte;
- A floresta de bordo-tília de Wisconsin e Minnesota;
- A floresta de carvalho-cária das regiões ocidental e meridional;





*Figura 14-12.* Clímaxes climático, edáfico e de fogo no leste dos Estados Unidos da América.  
*A.* Povoamento virgem de uma floresta caducifólia no oeste da Carolina do Norte — um clímax climático.  
*B.* Uma floresta pantanosa de *Nyssa*, um clímax edáfico, enfeitada com a epífita *Tillandsia*, o «musgo espanhol», na planície inundada do Rio Savannah.



Figura 14-12. C. Fração de uma floresta virgem de *Pinus palustris*, climax de fogo, em Millpond Plantation perto de Thomasville, Geórgia. A frequente utilização do fogo controlado tem mantido uma condição aberta, à maneira de parque, e evitado a invasão de árvores folhosas, de madeira dura, sensíveis ao fogo. (A, fotografia do U. S. Forest Service; B, fotografia de E. I. Du Pont de Nemours & Co.; C, fotografia de Roy Komarek, Tall Timbers Research Station.)

A floresta de carvalho-castanheiro das montanhas dos Apalaches (agora principalmente uma floresta de carvalhos com o castanheiro eliminado por doenças de fungos — ver página 357);

A floresta mesofítica do planalto dos Apalaches;

A floresta edáfica de pinheiros da planície costeira do sudeste.

Cada uma delas tem características diferenciais, embora muitos organismos, especialmente os animais maiores, se estendam por duas ou mais destas subdivisões (isto é, são «espécies de ligação»). Como tem sido assinalado (ver páginas 209-213 e 426), a planície costeira do sudeste é peculiar, pelo facto de apenas uma pequena porção da área estar ou ter alguma vez realmente estado ocupada por vegetação do climax climático, dada a imaturidade dos solos e a acção dos fogos. Embora grandes áreas estejam cobertas por pinheiros de climax edáfico (ou disclimax), a maior parte da planície costeira do sudeste é claramente mais uma subdivisão particular do bioma de floresta caducifolia do que um bioma principal distinto. Existem ecotonos

extensos entre a floresta caducifólia e a região de coníferas do norte (a região da *Tsuga canadensis* — *Pinus strobus* — folhosas do norte), e entre a floresta caducifólia e a pradaria (ver Figura 14-8).

Foi reunido em forma de livro um excelente sumário sobre a vegetação das comunidades das florestas caducifólias por E. Lucy Braun (1950).

### **Biomos de Floresta Subtropical Perenifólia de Folha Larga**

Onde a humidade se mantém alta, embora as diferenças térmicas entre o Inverno e o Verão se tornem menos pronunciadas, as florestas caducifólias temperadas dão lugar ao clímax de floresta sempreverde de folha larga. Esta comunidade está bem desenvolvida nos climas marítimos temperados quentes do centro e do sul do Japão (ver Quadro 14-6) e pode encontrar-se nos «hammocks» da Florida, e nas florestas perenifólias de carvalho ao longo das costas do Golfo e do Atlântico Sul (Figura 14-19). Um «hammock» consiste numa área de solos maduros que tiveram alguma protecção, pelo menos relativamente aos fogos, e onde assim foi possível o desenvolvimento de uma comunidade de clímax climático. Uma grande parte da Florida, em comum com a planície costeira do sudeste em geral, não suporta o clímax climático, estando antes coberta com etapas de desenvolvimento e clímaxes edáficos (pinhais, florestas de pântano e sapais, especialmente) por razões já referidas. Assim, Davis (1943) avaliou que na Florida do Sul apenas 140 milhares de acres, em cerca de 10 milhões, se encontram ocupados por florestas de «hammock».

As plantas dominantes da floresta perenifólia de folha larga vão desde o carvalho perenifólio mais setentrional (*Quercus virginiana*), magnólias, loureiros e azevinhos a espécies mais tropicais como o «ficus estrangulador» (*Ficus aurea*), tamarinho silvestre (*Lysiloma*) e uma espécie do género *Bursera*. Com frequência são também proeminentes palmeiras do *Sabal palmetto*. As trepadeiras e as epífitas são características. Este último grupo inclui muitos fetos, as bromeliáceas (família do ananás) e orquídeas que suportam uma fauna característica de pequenos animais. Como em geral acontece nas comunidades tropicais e subtropicais, a dominância nos grupos tróficos é «compartilhada» por um maior número de espécies distintas do que no caso das comunidades setentrionais. Veja-se Kimura (1960) e Kusumoto (1961) para efeitos de uma análise ecológica das florestas sempreverdes de loureiros e de outras folhosas de folha larga do Japão, bem como o excelente resumo de Kira e Shidei (1967).

Um belo exemplo de uma floresta clímax de folha larga tem sido preservado no Royal Palm Hammock, em Paradise Key, no Parque Nacional de Everglades. É interessante salientar que embora haja muitas plantas de origem tropical nesta

floresta, nem uma só espécie de ave ou mamífero terrestre é de origem tropical (há aves aquáticas tropicais na área), aparentemente porque a Florida nunca esteve ligada a sul com comunidades tropicais extensas. Isto ilustra novamente a importância da geografia no estabelecimento da composição das comunidades.

### **Biomias Temperados de Pradaria**

As pradarias (Figura 14-13) cobrem áreas muito amplas e são extremamente importantes do ponto de vista humano. As pradarias proporcionam pastagens naturais para animais de pastoreio, e as principais plantas agrícolas alimentares foram obtidas das gramíneas naturais por selecção artificial. A conversão de pradarias húmidas em terras de culturas herbáceas produtoras de grãos, como no «mid-west» dos Estados Unidos da América, envolve uma alteração básica relativamente pequena na estrutura e na função do ecossistema (é principalmente uma questão de «reconduzir» a sucessão a etapas anuais, como se viu no Capítulo 9), o que poderá constituir uma razão do sucesso humano neste tipo de agricultura. A experiência do homem na utilização das pradarias como pastagens já não é, contudo, tão boa. Muitas das antigas civilizações desenvolveram-se em regiões de pradaria em associação com animais de pastoreio domesticados, porém, é possível que nenhum tipo de bioma haja sido submetido como este a um tal abuso pelo homem. Mesmo hoje, a maioria das pessoas não compreende que as pastagens naturais devem ser tratadas com o mesmo cuidado que as cultivadas, continuando a ser convertidas em desertos inúteis milhares de hectares por exploração excessiva (veja-se a discussão sobre o ordenamento da pastagem, páginas 417-419, e o conceito da «tragédia dos baldios», página 393).

As pradarias ocorrem onde a queda pluviométrica é muito baixa para suportar a forma de vida da floresta, embora mais elevada do que aquela que se traduz em formas de vida de deserto. Isto significa, geralmente, de 25 a 75 cm de precipitação, dependendo da temperatura e da distribuição estacional. Contudo, as pradarias também podem ocorrer em regiões de clima de floresta onde os factores edáficos, como por exemplo uma toalha friática alta ou o fogo, favoreçam as plantas herbáceas em competição com as lenhosas. É hoje opinião geral que as pradarias originais de Ohio, Indiana e Illinois eram «clímaxes de fogo» (ver Capítulo 9). As pradarias temperadas ocorrem geralmente no interior dos continentes (ver Figura 14-7). Os solos das pradarias são fortemente característicos e contêm grandes quantidades de húmus, como foi previamente indicado (ver Figura 5-12).

Na América do Norte, o bioma de pradaria encontra-se subdividido em zonas este-oeste, isto é, pradarias de gramínea alta, de gramínea mista, de gramínea baixa e de gramíneas em tufos; estas são estabelecidas pelo gradiente da queda pluvio-

métrica, que é igualmente um gradiente de produtividade primária decrescente. Seguem-se algumas das espécies perenes mais importantes, classificadas de acordo com a altura das partes aéreas:

*Gramíneas altas* (de 1,5 a 2,5 m) — *Andropogon gerardi*, *Panicum virgatum*, *Sorghastrum nutans*, e nas terras baixas a espécie *Spartina pectinata*.

*Gramíneas médias* (de 0,6 a 1,2 m) — *Andropogon scoparius*, *Stipa spartea*, *Sporobolus heterolepis*, *Agropyron smithii*, *Koeleria cristata*, uma *Oryzopsis*, e muitas outras.

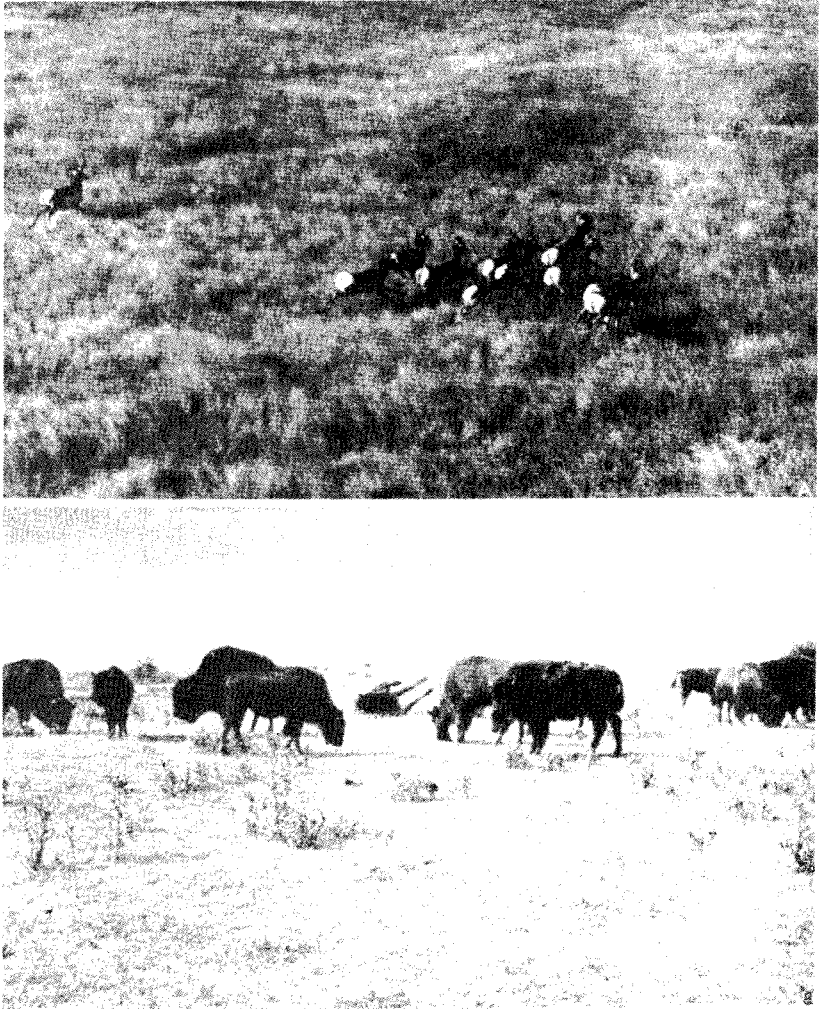
*Gramíneas baixas* (0,15 a 0,45 m) — *Buchloe dactyloides*, *Bouteloua gracilis*, outras *Bouteloua*, uma *Poa* introduzida, e espécies do género *Bromus*.

As raízes da maior parte das espécies penetram profundamente (até 1,8 m) e o peso das raízes das plantas perenes sãs do clímax chega a ser várias vezes superior ao da parte aérea. Weaver e Zink (1946) observaram que eram precisos três anos para que a *Andropogon scoparius* e uma *Bouteloua* desenvolvessem (partindo da semente) a máxima biomassa de raízes (a razão raiz/renovo é mais alta do que na maioria das florestas); depois disso, não houve acréscimo posterior, igualando-se o crescimento e a perda anuais. A forma de crescimento das raízes reveste-se de importância. Algumas das espécies acima citadas — por exemplo *Andropogon gerardi*, *Buchloe dactyloides* e *Agropyron smithii* possuem rizomas subterrâneos e são assim formadoras de gramados. Outras espécies, como por exemplo *Andropogon scoparius*, *Koeleria cristata* e *Stipa spartea*, afilham, são forrageiras, e crescem em tufos. Estas duas formas de vida podem encontrar-se em todas as zonas, embora as gramíneas forrageiras predominem nas regiões mais secas, onde a pradaria dá gradualmente lugar ao deserto.

Nas pradarias, assume importância ecológica especial a origem geográfica das espécies. As espécies dos géneros do norte, como sejam os *Stipa*, *Agropyron* e *Poa*, renovam o crescimento precocemente na Primavera, atingem o máximo de desenvolvimento no fim da Primavera ou princípios do Verão (quando as sementes são produzidas), tornam-se semidormentes no tempo quente, embora retomem o crescimento no Outono e se mantenham verdes não obstante as geadas. Por outro lado, as espécies de estação quente dos géneros do sul, como por exemplo *Andropogon*, *Buchloe* e *Bouteloua*, renovam o crescimento no fim da Primavera, embora cresçam continuamente durante o Verão, atingindo a máxima biomassa no fim do Verão ou Outono, sem que ocorra crescimento posterior durante o último período. Do ponto de vista da produtividade anual do ecossistema tomado no seu conjunto, ao longo de um período de anos, é favorável uma mistura de ervas de estação fria e quente, em especial porque em certos anos a queda pluviométrica poderá ser mais abundante na Primavera ou no Outono e noutros por meados do Verão. A substituição de tais misturas

adaptadas por «monoculturas» conduz à criação de oscilações na produtividade (um outro facto ecológico simples não compreendido até mesmo pelos agricultores).

Outras ervas (compostas, leguminosas, e assim por diante) apenas formam nas pradarias clímax, como regra, uma pequena parte da biomassa produtora, embora se encontrem firmemente presentes. Certas espécies têm interesse especial como indicadores (isto é, têm uma alta «fidelidade»; ver Hanson, 1950). O aumento de



*Figura 14-13.* Pradaria temperada natural no centro da América do Norte com dois herbívoros mamíferos indígenas e duas das gramíneas indígenas dominantes. *A.* Pradaria levemente pastoreada no Red Rock Lakes National Wildlife Refuge, Montana, com uma pequena manada do antílope antilocapra. *B.* Pradaria de gramínea baixa, no Wainwright National Park, Alberta, Canadá, com manada de bisontes. O animal no centro está a espojar-se; as antigas «espojadelas de búfalo» podem frequentemente ser detectadas na pradaria muitos anos depois do bisonte ter sido exterminado.

pastoreio ou a seca, ou ambos, tendem a aumentar a percentagem das não gramíneas, que também são proeminentes nas etapas serais primitivas. A sucessão secundária no bioma de pradaria, e as alterações rítmicas na vegetação durante ciclos húmidos e secos foram descritas em capítulos anteriores (ver páginas 420 e 430). O viajante que atravessa de automóvel o centro dos Estados Unidos da América do Norte deveria ter presente que as ervas não gramíneas proeminentes nas bermas das estradas, como uma *Salsola* de origem russa e os girassóis (*Helianthus*), devem o seu aspecto luxuriante à constante intervenção do homem sobre o solo.

As pradarias de gramíneas altas da América do Norte estão agora substituídas pela agricultura de produção de semente, em especial cerealicultura, ou por pastagens cultivadas, ou foram invadidas por vegetação lenhosa. Difícilmente se encontra a pradaria original ou virgem de gramíneas altas, e até onde foi conservada para estudo (como no Arboretum da Universidade de Wisconsin) precisa ser queimada para preservar o seu carácter de pradaria.

Uma grande proporção dos mamíferos da pradaria são de tipo quer corredor quer escavador. É característica a agregação em colónias ou manadas. Este hábito de vida constitui uma certa protecção no tipo de habitat aberto. Na página 383 enume-

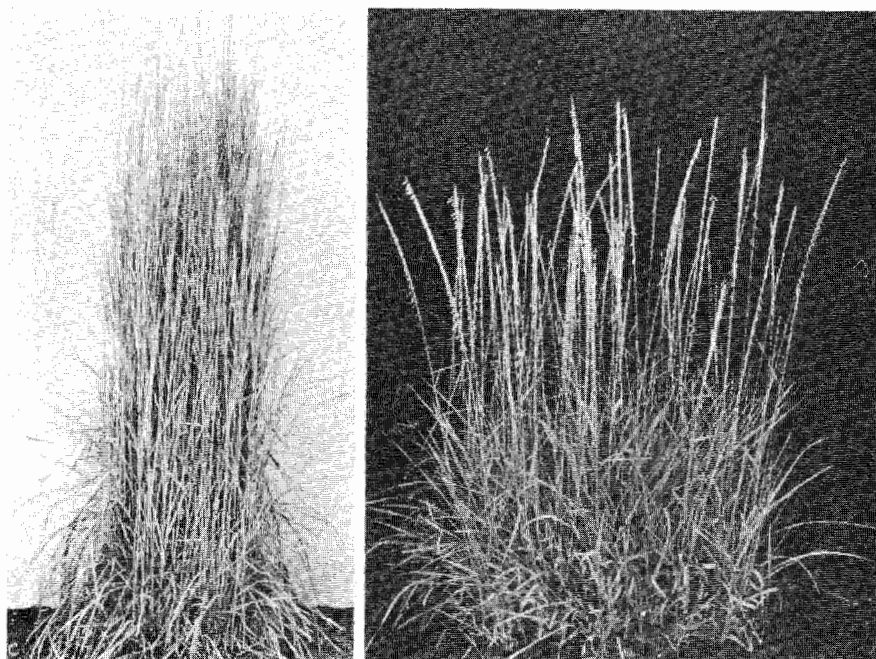


Figura 14-13. C. Duas importantes gramíneas clímax dos biomas de pradaria da América do Norte. À esquerda: a espécie *Andropogon scoparius*, a gramínea indígena mais importante da parte leste do bioma da pradaria. À direita: a espécie *Bouteloua curtipendula*, uma «grama» profusamente distribuída nas áreas de gramíneas mistas e baixas no oeste. (A, fotografia do U. S. Fish and Wildlife Service; B, por E. P. Odum; C, fotografia do U. S. Soil Conservation Service.)



ram-se os principais grandes animais de pastoreio nativos das pradarias em várias regiões biogeográficas, tendo-se referido na secção anterior deste capítulo a importância do comportamento migratório na prevenção do sobrepastoreio. São importantes os roedores escavadores, como por exemplo os esquilos terrestres, os cães da pradaria e os geomídeos. Resulta frequentemente uma «epidemia de roedores» ali onde o homem reduziu as populações dos predadores dos roedores, como sejam os coiotes, as raposas (*Vulpes macrotis*) e os texugos; de igual modo, os roedores aumentam quando a pradaria é sujeita a sobrepastoreio pelo gado ou por outros animais ungulados. O galo-da-pradaria (*Tympanuchus cupido*), espécies dos géneros *Sturnella* e *Calcarius*, a *Eremophila alpestris* e um búteo comedor de roedores, fazem parte das aves características das pradarias da América do Norte; existem nas outras partes do mundo espécies ecologicamente equivalentes.

Os grandes mamíferos de pastoreio, quer nativos quer domesticados, têm tanta importância na determinação da composição florística da comunidade como as condições básicas do clima e do solo, uma vez que algumas espécies de gramíneas e de outras plantas são mais sensíveis à pressão do pastoreio do que outras espécies. Os administradores das áreas de pastagem utilizam nos E.U.A. o termo «decreasers» para as espécies de bom paladar sensíveis ao pastoreio; o seu desaparecimento constitui um indicador de pressão de pastoreio. Bradshaw (1957) demonstrou que em pradarias produzidas pelo homem na Inglaterra, algumas das quais foram submetidas a sobrepastoreio durante séculos, certas espécies de gramíneas desenvolvem ecotipos com uma baixa produtividade intrínseca, mesmo quando transplantadas para

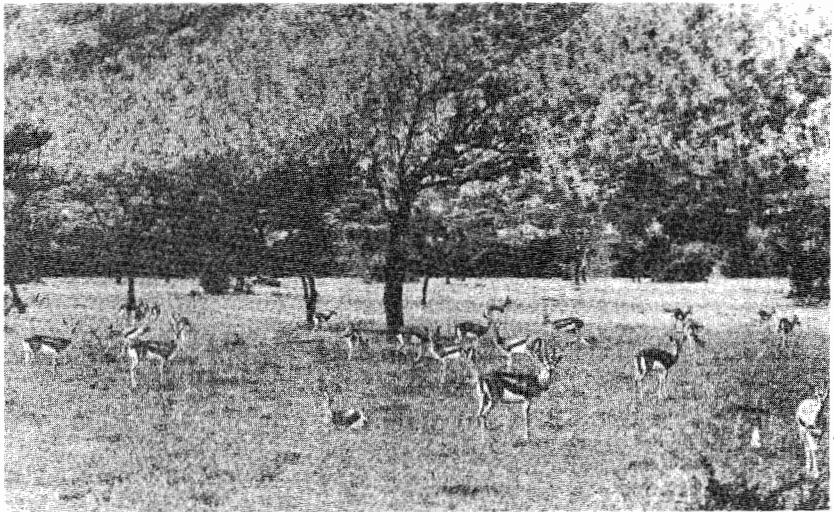


Figura 14-14. Imagem da savana tropical da África. Gramíneas, árvores dispersas, com formas pitorescas, fogos na estação seca, e numerosas espécies de grandes mamíferos herbívoros, são características próprias deste bioma. (Fotografia de Donald I. Ker, Ker & Downey Safaris Ltd., Nairobi, África Oriental).



parques experimentais não pastoreados. Sob uma forte pressão de pastoreio, o crescer lentamente tem para a planta valor de sobrevivência (mesmo quando a humidade e outras condições favoreçam o rápido crescimento), evitando assim o total extermínio pelo animal de pastoreio! Nas regiões alpinas, onde as condições extremas têm o mesmo efeito do pastoreio intenso, foram encontrados ecotipos de baixa produção semelhantes. Nestas áreas a produtividade intrínseca das espécies, e provavelmente de todo o ecossistema, torna-se tanto uma característica de adaptação como qualquer outro aspecto estrutural. De igual modo, os efeitos dos fogos de pradaria e do homem primitivo devem ser considerados na interpretação das condições actuais (ver Sauer, 1950; Malin, 1953). Para efeitos de exame geral do bioma de pradaria na América do Norte, veja-se em Clements e Shelford (1939) o Capítulo 8, Carpenter (1940), Weaver (1954), Weaver e Albertson (1956) e Malin (1956). O bioma pradaria foi seleccionado para ser o primeiro estudo de fundo do IBP (Programa Biológico Internacional), que envolverá equipas interdisciplinares de investigadores e um método de análise de sistemas (ver Van Dyne, 1969; Coupland *et al.*, 1969; e Weigert e Evans, 1967). Para tomar contacto com um modelo matemático e um modelo de simulação em grande escala de um ecossistema de pradaria, vejam-se as Figuras 10-4 e 10-5, páginas 463-464.

### **Biomias de Savana Tropical**

As savanas tropicais (pradarias com árvores dispersas ou grupos de árvores) encontram-se nas regiões quentes com 100 a 150 cm de queda pluviométrica, mas com uma estação seca prolongada, durante a qual os fogos constituem uma parte importante do ambiente. A maior área deste tipo situa-se em África (ver Figura 14-9), embora também existam savanas ou pradarias tropicais de considerável extensão na América do Sul e na Austrália. Uma vez que tanto as árvores como as gramíneas têm de ser resistentes à seca e ao fogo, o número das espécies que compõem a vegetação não é grande, em nítido contraste com as florestas equatoriais adjacentes. As gramíneas pertencem a géneros como *Panicum*, *Pennisetum*, *Andropogon* e *Imperata*, proporcionando o coberto dominante, enquanto que as árvores dispersas são de espécies inteiramente distintas das que se encontram na floresta tropical húmida. Em África, as acácias, os imbondeiros (*Adansonia*), as eufórbias arborescentes e as palmeiras, árvores pitorescas, salpicam a paisagem. Com frequência, uma só espécie tanto de gramínea como de árvore pode ser dominante em extensas áreas.

A população dos mamíferos ungulados da savana africana não tem paralelo, em número e variedade, em qualquer outra parte do Globo (relembrar a Secção 6 deste capítulo). Os antílopes (numerosas espécies), o gnu, a zebra e a girafa

pastam ou comem renovos tenros e são caçados por leões e outros predadores em áreas onde a «caça grossa» não foi substituída pelo homem e seu gado. Os insectos são mais abundantes durante a estação húmida, quando a maior parte das aves nidifica, ao passo que os répteis podem ser mais activos durante a estação seca. Assim, as estações são reguladas muito mais pela chuva do que pela temperatura, como acontece nas pradarias temperadas.

As novas nações da área das savanas de África devem tomar, sem demora, decisões sobre o uso da terra envolvendo as savanas e a sua diversidade de ungulados de pastoreio. Muitos ecologistas crêem que será exequível explorar os antílopes, os hipopótamos e os gnus numa base de produção sustentada, ou porventura em semi-domesticação, em vez de os exterminar e substituir por gado (Petrides, 1956; Darling, 1960; Dasman e Mossman, 1962; Talbot *et al.*, 1965), não apenas por motivo do uso diversificado que fazem da produção primária natural, mas também pelo facto dos animais selvagens serem imunes a muitas doenças e parasitas tropicais, relativamente aos quais o gado é altamente susceptível. Esta é outra boa oportunidade para recordar os princípios discutidos no Capítulo 3. As produções obtidas de uma fazenda dedicada à exploração intensiva de gado serão sempre superiores à que poderá ser obtida explorando populações selvagens, embora o aumento de produção tenha os seus custos ocultos e os seus subsídios de energia sob a forma de controlo das doenças, controlo da vegetação, trabalho humano e combustível. As decisões deverão, assim, basear-se em balanços de custos totais. Não há dúvida de que se deveria dar à administração da vida selvagem uma oportunidade equitativa.

A Figura 14-14 proporciona um cenário da região da savana africana, incluindo os seus três componentes proeminentes, a saber, gramíneas, árvores dispersas e mamíferos herbívoros. Os problemas ecológicos das pradarias tropicais encontram-se examinados em muitos relatórios da UNESCO, e alguns dos aspectos interessantes deste bioma estão descritos por Aubert de la Rue *et al.* (1957).

## **Biomias de Deserto**

Os desertos (Figura 14-15) encontram-se geralmente em regiões com menos de 25 cm de queda pluviométrica, ou por vezes em regiões com mais pluviosidade, embora muito desigualmente distribuída. A escassez da pluviosidade pode ser devida a (1) elevada pressão subtropical, como no Sahara e nos desertos australianos, a (2) posição geográfica em sombras de chuva (ver Figura 5-8), como nos desertos do oeste da América do Norte, ou a (3) elevada altitude, como nos desertos do Tibete, da Bolívia ou de Gobi. A maior parte dos desertos recebem alguma chuva durante o ano e têm pelo menos um coberto esparso de vegetação, a menos que

as condições edáficas do substrato sejam especialmente desfavoráveis. Manifestamente, os únicos desertos absolutos onde pouca ou nenhuma chuva cai são os do centro do Sahara e do norte do Chile.

Walter (1954) mediu a produção líquida numa série de comunidades de desertos e zonas semiáridas africanas que se encontram ao longo de um gradiente de pluviosidade. Como se ilustra na Figura 14-16, a produção anual de matéria seca apresentou-se como uma função linear da pluviosidade, pelo menos até aos 600 mm, ilustrando a severidade com que a humidade actua como um factor limitante especial («dominante»). Note-se que a produtividade anual primária líquida dos verdadeiros desertos é inferior a 2000 kg por hectare, ou a um ritmo diário inferior a 0,5 g ou 2,5 kcal por m<sup>2</sup>.

Quando os desertos são irrigados e a água deixa de constituir um factor limitante, o tipo do solo assume importância principal. Quando a textura e o teor do solo em nutrientes são favoráveis, os desertos irrigados podem ser extremamente produtivos, dada a grande disponibilidade em luz solar (ver Quadro 3-4). Contudo, o custo por unidade de produção de alimento pode ser alto, em virtude do elevado custo do desenvolvimento e da manutenção dos sistemas de rega. É necessário fazer circular pelo sistema grandes volumes de água; de outro modo, os sais podem acumular-se no solo (em consequência do rápido ritmo da evaporação) e tornar-se limitantes. À medida que o ecossistema irrigado «vai envelhecendo», as necessidades crescentes de água podem provocar uma «espiral de inflação», obrigando à construção de mais condutas e custos mais elevados de produção, e a uma maior exploração dos recursos hídricos do subsolo ou da montanha. Os desertos do Velho Mundo encontram-se cheios de ruínas de antigos sistemas de irrigação. Em muitos casos, ninguém sabe a razão pela qual entraram em colapso e por que motivo o «Jardim do Eden» se transformou outra vez literalmente num deserto. Pelo menos estas ruínas deveriam servir para chamar a atenção para o facto de que o deserto irrigado não continuará a florescer indefinidamente, a menos que se preste a devida atenção às leis básicas do ecossistema.

Há três formas de vida vegetal que se encontram adaptadas aos desertos: (1) as plantas anuais, que evitam a seca crescendo apenas quando há humidade adequada (ver páginas 185, 587), (2) as plantas suculentas, como por exemplo os cactos, que armazenam água, e (3) os arbustos do deserto, que têm numerosos ramos resultantes da ramificação de um tronco basal curto e produzem folhas pequenas e espessas que podem cair durante os períodos de seca prolongados. O arbusto do deserto tem muito a mesma aparência através do Globo, mesmo que as espécies possam pertencer a ordens diversas (um outro exemplo notável de equivalência ecológica). Como já se explanou (ver página 194), a adaptação a condições áridas envolve a capacidade de evitar o emurhecimento e permanecer dormente durante longos períodos, muito mais do que um marcado acréscimo na eficiência

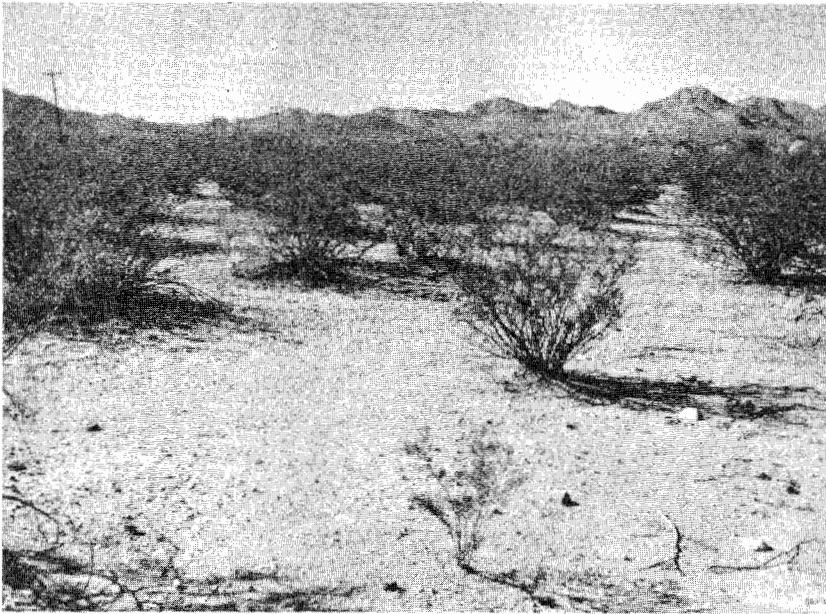
transpiratória (isto é, a razão da matéria orgânica produzida para a água transpirada é nas plantas do deserto um tanto, embora não marcadamente, superior à que se verifica em muitas plantas que não ocorrem nos desertos).

De um ponto de vista ecológico, é conveniente distinguir dois tipos de desertos com base na temperatura, ou seja, os desertos quentes e os desertos frios. Toda a vegetação de deserto tem uma distribuição «espaçada» altamente característica, na qual as plantas individuais se encontram dispersas em pequeno número com grandes áreas nuas entre elas (ver Figura 14-15). Nalguns casos, os antibióticos desempenham um papel na manutenção do afastamento entre as plantas. Como quer que seja, o espaçamento reduz a competição por um recurso escasso; de outra forma, a competição intensa pela água poderia traduzir-se na morte ou no definhamento de todas as plantas (\*).

Na América do Norte, o arbusto *Larrea tridentata* é um dominante muito difundido no deserto quente do sudoeste (Figura 14-15A), e a *Artemisia tridentata* é a planta principal em grandes áreas dos desertos frios mais setentrionais da Great Basin (Figura 14-15C). Uma espécie do género *Franseria* também se encontra largamente difundida nas áreas meridionais, ao passo que a maiores altitudes, onde a humidade é um pouco maior, o cacto gigante saguaro e uma espécie do género *Cercidium* são componentes proeminentes (Figura 14-15B). Para nascente uma quantidade considerável de gramíneas está misturada com arbustos do deserto formando um tipo de pradaria de deserto. Infelizmente, a gramínea sofreu grandemente com a pressão do pastoreio excessivo, a protecção contra o fogo, ou com ambas as coisas. Nos desertos frios, especialmente em solos alcalinos das regiões internas de drenagem, os arbustos de habitat salino da família Chenopodiaceae, como sejam a *Atriplex confertifolia* e espécies dos géneros *Grayia*, *Eurotia* e *Sarcobatus*, ocupam zonas extensas. Na realidade, as quenopódias também se encontram largamente distribuídas nas regiões áridas de outras partes do mundo. As comunidades de artemísia e de atriplex já foram descritas no Capítulo 6. A forma de vida suculenta, incluindo os cactos e as iúcas e agaves arborescentes, atingem o seu maior desenvolvimento nos desertos do México (e na região Neotropical), com algumas espécies deste tipo estendendo-se até aos desertos de arbustos do Arizona e da Califórnia; esta forma de vida não terá, porém, importância nos desertos frios. Em todos os desertos, as herbáceas anuais, gramíneas e outras, podem proporcionar um verdadeiro espectáculo durante curtos períodos húmidos. Nos desertos, o extenso

---

(\*) Será de surpreender se a humanidade não for capaz de aprender uma lição vinda do deserto, onde a relação entre o tamanho da população e os recursos se encontra estritamente traçada. Certamente, uma cultura humana que permite que a sua densidade exceda os recursos até ao ponto do definhamento intelectual ou físico, ou ambos, de todos os indivíduos, demonstra uma fraca adaptação. No deserto o «controlo da natalidade» é uma coisa perfeitamente natural que permite o máximo desenvolvimento dos indivíduos.



*Figura 14-15.* Três tipos de deserto do oeste da América do Norte. *A.* Um deserto «quente» de baixa altitude no sul de Arizona dominado pelo creosote, arbusto do género *Larrea*. Observe-se a forma característica do arbusto do deserto (numerosos ramos inseridos desde o nível do solo) e o espaçamento bastante regular. *B.* Um deserto do Arizona a uma altitude um pouco maior, com diversos tipos de cactos e uma maior variedade de pequenas árvores e arbustos de deserto. Esta é uma das *estações* seleccionadas para estudo interdisciplinar do IBP.

«solo nu» não se encontra necessariamente despojado de plantas. Os musgos, as algas e os líquenes podem encontrar-se presentes, podendo formar nas areias e outros solos finamente divididos uma crosta estabilizante; também as algas azuis (com frequência associadas a líquenes) têm importância como fixadoras de azoto (Shields *et al.*, 1957).

Os animais do deserto encontram-se, tal como as plantas, adaptados de várias maneiras à falta de água. Os répteis e alguns insectos estão «pré-adaptados» por motivo dos integumentos impermeáveis e das excreções secas (ácido úrico e guanina). Os insectos do deserto estão «impermeabilizados» com substâncias que se mantêm impermeáveis a temperaturas elevadas (Edney, 1957). Conquanto a evaporação nas superfícies de respiração não possa ser eliminada, nos insectos é reduzida ao mínimo pela invaginação interna dos estigmas do sistema respiratório. Deverá salientar-se que a produção de água metabólica (a partir do colapso dos hidratos de carbono), com frequência a única água disponível, não constitui em si mesma uma adaptação; é a conservação desta água que constitui um aspecto de adaptação e, como é o caso dos coleópteros tenebrionídeos (um grupo característico do deserto), a capacidade para aumentar a água metabólica a humidades

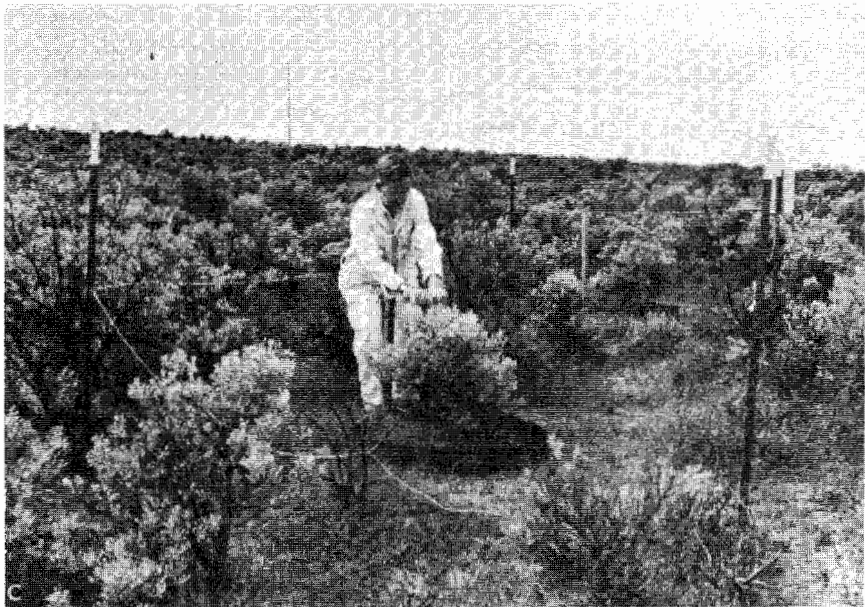


Figura 14-15. C. Um deserto «frio» em Washington oriental, dominado por um arbusto do género *Artemisia*. A fotografia foi tirada na Primavera numa altura de produção primária máxima quando as gramíneas e outras ervas anuais cobrem os espaços entre e à volta dos arbustos. Estava em realização uma experiência com traçador radioactivo destinada a comparar a absorção dos arbustos e das plantas anuais. (A, fotografia de R. R. Humphrey; B, fotografia de R. H. Chew; C, fotografia da Hanford Atomic Products Operation.)

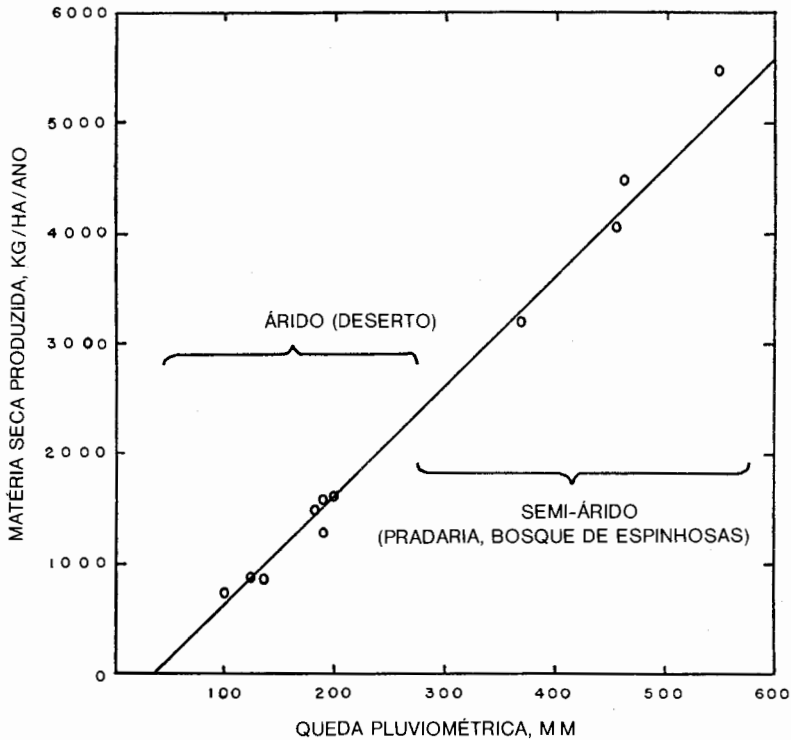


Figura 14-16. A produção anual de matéria seca (em quilogramas por hectare e ano) numa série de zonas de vegetação áridas e semiáridas, localizadas ao longo de um gradiente de queda pluviométrica na África Ocidental. (Segundo Walter, 1954.)

baixas (Edney, 1957). Os mamíferos, por outro lado, não estão muito bem adaptados enquanto grupo (porque excretam ureia, que envolve a perda de muita água), embora certas espécies tenham desenvolvido adaptações secundárias notáveis. Estas últimas incluem roedores da família Heteromyidae, especialmente o rato-canguru (*Dipodomys*) e um rato do género *Perognathus* dos desertos do Novo Mundo e o gerbo (*Dipus*, família Dipodidae) dos desertos do Velho Mundo. Estes animais podem viver indefinidamente de sementes secas e não necessitam de beber água. Permanecem nas madrigueiras durante o dia, e conservam a água excretando urina muito concentrada e não utilizando água para a regulação térmica. Foi observado pelos Schmidt-Nielsen (1949) no deserto que durante o período diurno a humidade relativa era na madrigueira de 30 a 50 por cento, em comparação com os 0 a 15 por cento acima do solo. À noite, a humidade relativa no deserto, quando os animais se encontram à superfície, era aproximadamente a mesma do que a verificada durante o dia nas madrigueiras. Assim, a adaptação aos desertos por esses roedores é tanto de conduta como fisiológica. Outros roedores do deserto, como

os ratos do bosque (*Neotoma*), por exemplo, são incapazes de viver apenas de alimento seco, porém, sobrevivem em partes do deserto comendo cactos suculentos ou outras plantas que armazenam água. Na revisão que fez sobre o metabolismo dos animais do deserto, Schmidt-Nielsen (1964) assinalou que estes animais são de dois tipos, aqueles que, como o rato-canguru ou o gerbo, não utilizam água para a regulação térmica, e aqueles que o fazem, como o camelo. O último precisa de beber, embora possa estar longos períodos de tempo sem água, dado que os tecidos do corpo podem tolerar a elevação da temperatura deste e um grau de desidratação que seria fatal para a maior parte dos animais (os camelos não armazenam água na corcova, como popularmente se supõe!). As aves do deserto parecem pertencer a esta categoria (Bartholomew e Dawson, 1953) e precisam provavelmente pelo menos de uma bebida ocasional, com base no orvalho ou noutras fontes; assim, as aves são mais abundantes onde se encontram disponíveis água ou alimentos suculentos. O homem está, por certo, fisiologicamente muito mal adaptado aos desertos.

A vegetação dos desertos da América do Norte foi bem descrita por Shantz (1942), Billings (1951), Shreve (1951) e muitos outros. Ao percorrer o grande volume de literatura resumida nos relatórios da UNESCO, fica-se impressionado com o facto de quase toda a informação sobre os desertos do mundo ser de natureza puramente descritiva; dispõem-se de menos conhecimentos sobre os «funcionamentos» reais dos ecossistemas do deserto. Uma vez que os decompositores microbianos serão severamente limitados pela secura, existe preocupação em saber se isto é compensado por uma população, que parece grande, de herbívoros roedores, os quais, porventura à semelhança do zooplâncton do mar, desempenham um papel importante na ciclagem de nutrientes. Como em todos os ecossistemas adaptados a condições extremas, uma quantidade relativamente grande da produção líquida passa para os órgãos de armazenamento ou reprodutores, proporcionando assim uma fonte de alimento para os consumidores. Entre os estudos recentes sobre os desertos, que destacam o método funcional, encontram-se os seguintes: Chew e Chew, 1965; Niering *et al.*, 1963.

### **Biomias de Chaparral**

Nas regiões temperadas suaves, com chuva de Inverno abundante embora com Verões secos, a vegetação clímax consiste em árvores e arbustos com folhas espessas, sempreverdes. Sob este título inclui-se tanto o chaparral propriamente dito ou o «chaparral costeiro», no qual predomina a forma de vida arbustiva, como os «bosques de marcada esclerofilia», que contêm árvores dispersas. Na Figura 5-9, apresenta-se um «quadro» do clima de chuva de Inverno. As comunidades de chaparral



são extensas na Califórnia e no México, ao longo das costas do Mar Mediterrâneo e ao longo da costa meridional da Austrália (Figura 14-17). Podem servir como dominantes muitas espécies vegetais, dependendo da região e das condições locais. O fogo constitui um importante factor que tende a perpetuar a dominância arbustiva à custa das árvores. Assim, o chaparral pode ser, pelo menos parcialmente, um «disclímax de fogo», à semelhança do que acontece na floresta de *Pinus palustris* dos estados do sudeste.

Na Califórnia, cerca de dois a dois milhões e meio de hectares de encostas e de vales sinuosos e profundos estão cobertos com chaparral. O «chamiso» (*Adenostoma*) e a «manzanita» (*Arctostaphylos*) são arbustos comuns que formam com frequência moitas densas, sendo geralmente característico um certo número de carvalhos de folha persistente, assim como outros arbustos e árvores. A estação de chuvas ou de crescimento estende-se geralmente de Novembro a Maio. O veado-mula e muitos pássaros habitam no chaparral nesse período, deslocando-se depois no Verão quente e seco para norte, para altitudes mais elevadas. Os vertebrados residentes são geralmente pequenos e de um colorido escuro, numa adaptação à floresta anã; são característicos os pequenos coelhos (*Sylvilagus bachmani*), ratos do bosque, *Eutamias*, lagartos e as aves das espécies *Chamaea fasciata* e *Pipilo fuscus*. A densidade da população das aves de criação e dos insectos é grande, à medida que a estação de crescimento avança, decrescendo depois com o secar da vegetação no fim do Verão. Esta é a estação em que os fogos podem percorrer as encostas com incrível rapidez. A seguir a um fogo, os arbustos do chaparral rebentam vigorosamente com as primeiras chuvas e podem atingir a maior arborescência ao fim de 15 a 20 anos. O papel do fogo no chaparral da Califórnia foi revisto por Sweeney (1956), segundo o qual o fogo estimula a germinação de algumas sementes e é essencial para a persistência na flora de certas espécies herbáceas. A estrutura geral da vegetação foi bem descrita por Cooper (1922), enquanto que um exame breve tanto das plantas como dos animais do bioma chaparral na Califórnia é facultado por Cogswell (1947); ver também Figura 7-5. Em virtude de algumas encostas do chaparral se encontrarem relativamente livres de geada podem ser utilizadas para o cultivo de orquídeas. O maior valor para o homem reside, porém, na protecção das bacias hidrográficas. Caso a comunidade do chaparral não se mantenha numa condição sã, não só as encostas inclinadas debilmente consolidadas se erosionam com facilidade, como chegam às terras baixas densamente povoadas inundações desastrosas. Hellmers, Bonner e Kelleher (1955) observaram que o azoto, assim como a humidade, era um factor limitante; estes autores foram de parecer que a densidade da vegetação do chaparral nas encostas sobranceiras às cidades devia ser incrementada através de fertilização azotada.

O chaparral nas áreas de chuva de Inverno da região mediterrânica é designado localmente por «maqui», porém, na Austrália a vegetação semelhante designa-se

por «mallee scrub». No chaparral australiano, são dominantes árvores e arbustos do gênero *Eucalyptus*. Não é de surpreender que os «eucaliptos» australianos se dêem bem na região do chaparral da Califórnia onde têm sido profusamente introduzidos, substituindo largamente a vegetação lenhosa indígena nas áreas urbanas.



Figura 14-17. A. Uma vista geral de colinas da Califórnia cobertas de chaparral. B. Luta contra um pequeno incêndio nesta vegetação de «tipo fogo». (Fotografias do U. S. Forest Service.)

## O Bioma de Pinheiro Produtor de Pinhão e de Zimbros

As áreas de floresta de pinheiro produtor de pinhão e de zimbros, ou de «coníferas anãs» (Figura 14-18), parecem ocupar uma área suficientemente grande no interior da Great Basin e das regiões do Rio Colorado do Colorado, Utah, Arizona, Novo México, Nevada e da Califórnia centro-ocidental, e possuir um biota suficientemente distinto, para ser considerado um bioma. Em alternativa, este tipo de comunidade pode considerar-se como uma subdivisão do bioma de florestas de coníferas do norte. A humidade é o factor crítico, explicando a queda pluviométrica de 25 a 50 cm irregularmente distribuída o desenvolvimento em forma de parque dos pequenos pinheiros produtores de pinhão (*Pinus edulis* e *P. monophylla*) e dos zimbros (diversas espécies do género *Juniperus*), como se ilustra na Figura 14-18. Esta comunidade ocupa uma faixa larga entre o deserto ou a pradaria e as florestas de coníferas mais densas das maiores altitudes. Os «miolos» do pinhão e as falsas bagas dos zimbros constituem um alimento importante para os animais. O curvídeo *Gymnorhinus cyanocephalus*, o chapim cinzento e a *Psaltriparus minimus* são aves características que residem em permanência, estando as duas primeiras grandemente confinadas a este bioma. Para efeitos de informação adicional sobre as coníferas anãs, ver Woodbury (1947) e Hardy (1945).

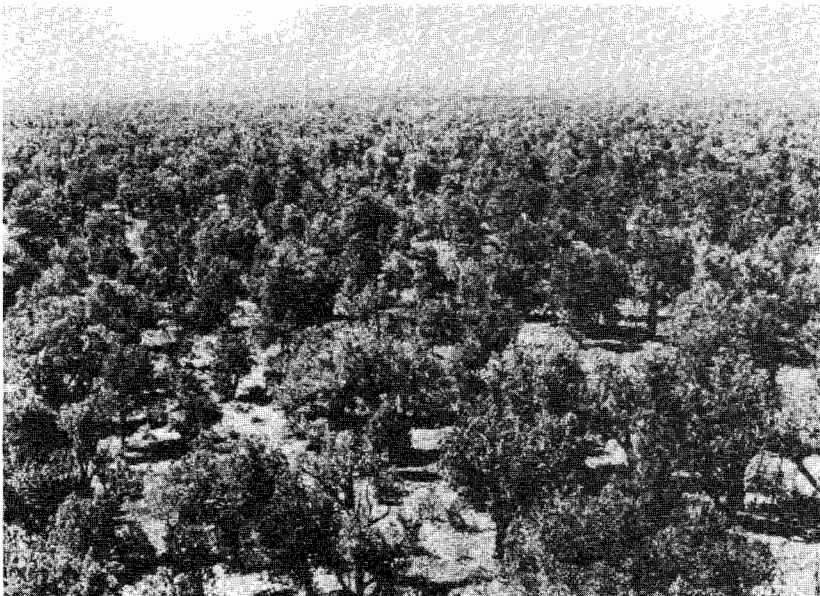


Figura 14-18. O bioma de pinheiro produtor de pinhão e zimbros, ou bioma pigmeu de coníferas, no Arizona. Os pequenos pinheiros «piñon» e zimbros formam um povoamento aberto, semelhante a parque. (Fotografia do U. S. Forest Service.)

## Biomias de Floresta Tropical Húmida

A variedade de vida alcança porventura o seu ponto culminante nas florestas tropicais húmidas sempreverdes ou perenifólias de folha larga que ocupam zonas de altitude baixa junto do equador. A queda pluviométrica excede 200 a 225 cm por ano e é distribuída ao longo deste usualmente com uma ou mais estações relativamente «secas» (12,5 cm ou menos por mês). As florestas tropicais húmidas (ou tropicais de chuva) encontram-se em três áreas principais: (1) as bacias do Amazonas e do Orinoco na América do Sul (a maior massa contínua) e o istmo da América Central, (2) as bacias do Congo, do Níger e do Zambeze da África Central e Ocidental e Madagáscar, e (3) as regiões indo-malaias de Bornéu e da Nova Guiné. Diferem umas das outras quanto às espécies presentes (uma vez que ocupam regiões biogeográficas distintas), embora a estrutura da floresta e a ecologia sejam semelhantes em todas as três áreas. A variação térmica entre Inverno e Verão é inferior à que se verifica entre a noite e o dia. As periodicidades sazonais na reprodução e noutras actividades das plantas e animais encontram-se largamente relacionadas com variações na pluviosidade, ou são reguladas por ritmos intrínsecos. Por exemplo, algumas árvores da família Winteraceae apresentam aparentemente um



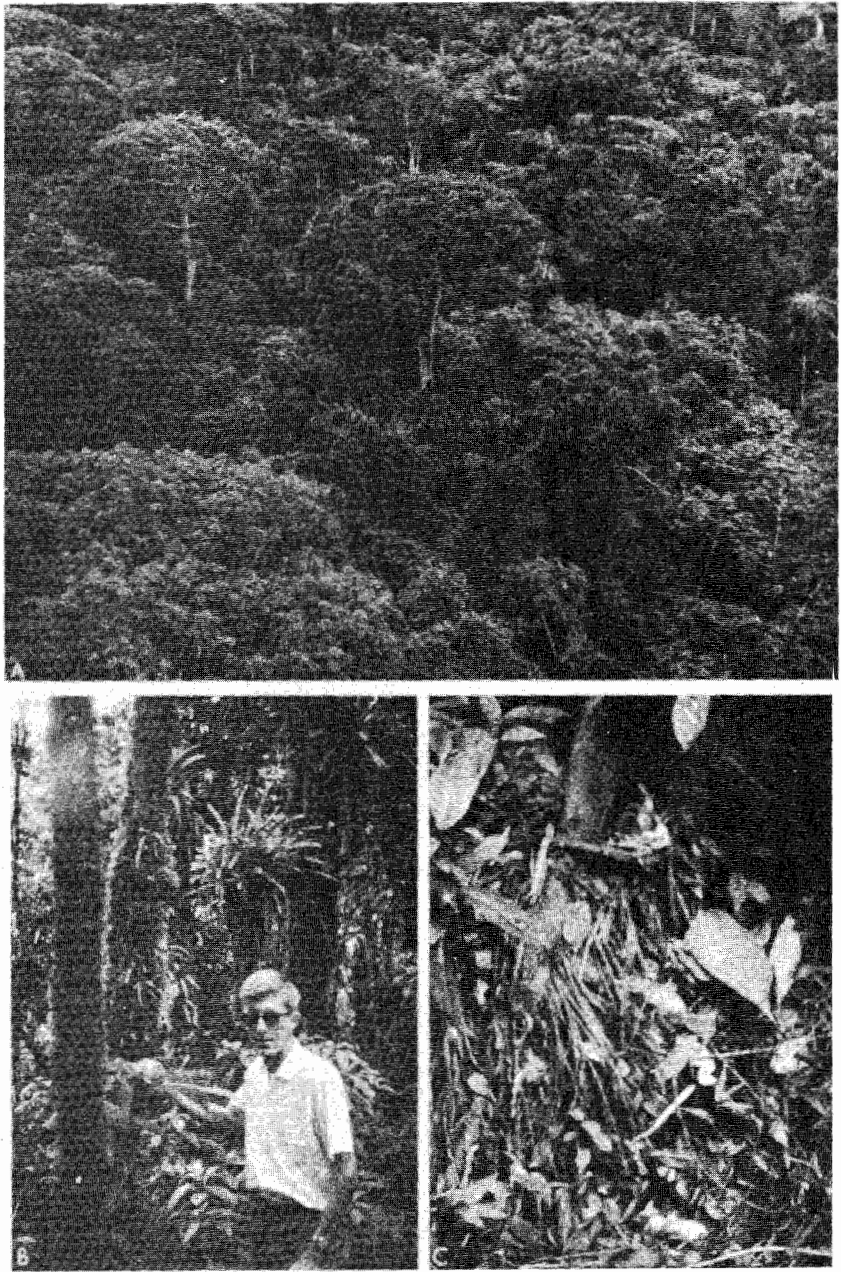
Figura 14-19. Uma floresta de carvalho da espécie *Quercus virginiana*, na Louisiana, com a epífita do género *Tillandsia*, conhecida por musgo espanhol, um exemplo de uma floresta subtropical perenifólia de folha larga. (Fotografia da Standard Oil Co.)

crescimento contínuo, ao passo que outras espécies da mesma família exibem um crescimento descontínuo com a formação de anéis (Studhalter, 1955). As aves da floresta tropical húmida podem também necessitar de períodos de «repouso», uma vez que a reprodução exhibe com frequência periodicidade não relacionada com a estação (Miller, 1955).

A floresta tropical húmida é altamente estratificada. As árvores formam geralmente três estratos: (1) árvores emergentes muito altas, dispersas, que se projectam acima do nível geral do (2) estrato das copas, que forma um tapete «sempreverde» contínuo de 24 a 30 metros de altura e (3) um estrato sobcoberto que se torna denso apenas onde ocorre uma quebra de continuidade no coberto. Como se ilustra na Figura 14-20, os estratos emergente e do copado conferem à floresta de chuva um aspecto de «abóbada» quando observada do ar. Se durante a estação seca a queda pluviométrica é inferior a 5 cm por mês, as árvores emergentes (dominantes) podem perder as folhas nessa estação, resultando aquilo que pode designar-se por uma *floresta tropical húmida semiperenifolia*. As camadas arbustiva e herbácea, contendo com frequência quantidades de fetos e palmeiras, tendem a ser menos maciças por causa da sombra densa, embora respondam rapidamente a qualquer abertura nos estratos superiores do coberto. As árvores grandes têm raízes superficiais e apresentam com frequência bases avantajadas com contrafortes ou «botaréus». Existe uma profusão de plantas trepadoras, especialmente lianas lenhosas e epífitas, que com frequência ocultam o perfil das árvores. Os «ficus estranguladores» e outras trepadeiras arborescentes são especialmente dignas de nota. Na Figura 14-2, ilustra-se a notável diferença na distribuição das formas da vida na floresta tropical húmida, quando comparada com as florestas temperadas. O número de espécies de plantas é muito grande; com frequência, em poucos hectares haverá mais espécies de árvores do que em toda a flora da Europa.

Como se viu no Capítulo 3, parece provável que a produtividade da floresta tropical húmida virgem seja muito grande enquanto ocorre uma ciclagem rápida de nutrientes escassos. A teoria da ciclagem e o contraste com as florestas temperadas ficaram documentados nas páginas 159-161 e 371. A floresta tropical húmida é porventura o único tipo principal de vegetação em que o fogo não constitui um factor; de facto, esta floresta poderá ser definida como «floresta que nunca arde» na sua condição natural ou virgem. O homem, por certo, «abate e incendeia» nos seus esforços para converter a floresta tropical húmida em áreas de agricultura, como se examinou na página 161.

Nas camadas superiores da vegetação vive uma proporção muito maior de animais do que nas florestas temperadas, onde a maior parte da vida se encontra na vizinhança do solo. Na Guiana Britânica, por exemplo, 31 de 59 espécies de mamíferos são arborícolas e 5 são anfíbios, restando apenas 23 que são principalmente habitantes do solo (Haviland, 1927). Para além dos mamíferos arborícolas,



*Figura 14-20.* A floresta tropical húmida. *A.* Vista aérea de uma floresta húmida de terra baixa no Panamá. As árvores altas emergentes (com troncos brancos), que perdem as folhas na estação seca, destacam-se acima do copado geral das árvores folhosas e palmeiras perenifólias de folha larga. *B.* Interior de uma floresta de montanha húmida em Porto Rico mostrando a abundância de epífitas que caracteriza a floresta húmida nas montanhas dos trópicos húmidos. *C.* Vista de perto da base de uma árvore com contrafortes nesta mesma floresta de montanha de Porto Rico mostrando a massa sobre o solo de raízes pequenas que penetram a folhagem (mais do que o solo como nas florestas temperadas). (*A.*, fotografia de George Child, Instituto de Ecologia, Universidade da Geórgia; *B* e *C*, fotografias de E. P. Odum.) (Ver Frontespício para observação de uma figura a infravermelhos da floresta tropical húmida.)



abundam os camaleões, as iguanas, as osgas, as cobras arborícolas, as rãs e as aves. As formigas e os ortópteros, assim como as borboletas, são ecologicamente importantes. A simbiose entre os animais e as epífitas encontra-se muito generalizada. Como acontece com a flora, a fauna da floresta tropical húmida é incrivelmente rica em espécies. Por exemplo, numa área de seis milhas quadradas em Barro Colorado, uma parcela bem estudada de floresta tropical húmida na zona do Canal do Panamá, havia 20 000 espécies de insectos em comparação com apenas poucas centenas em toda a França. Numerosos tipos arcaicos, tanto de animais como de plantas, sobrevivem em numerosos nichos do ambiente que se não altera. Muitos cientistas são de opinião que o ritmo de alteração evolucionária e de especiação é especialmente alto nas regiões de florestas tropicais, que têm sido, portanto, uma fonte de muitas espécies que posteriormente invadiram comunidades mais setentrionais.

Na floresta tropical os frutos e as térmitas constituem alimentos principais para animais. Uma razão da frequente abundância de aves está na condição herbívora de muitas delas, como acontece com os piriQUITOS, os tucanos, os búceros, os cotingas, espécies do género *Trogon*, e as aves-do-paraíso. Uma vez que os «andares superiores» da selva se encontram apinhados, muitos ninhos de pássaros e casulos de insectos são de um tipo suspenso, permitindo-lhes assim escapar de formigas e de outros predadores. Embora haja algumas aves e insectos espectacularmente vistosos ocupando situações mais abertas, a grande massa dos animais da floresta tropical húmida não é conspícua e muitos deles são nocturnos.

↳ Nas áreas montanhosas dos trópicos, encontra-se uma variante da floresta húmida da terra baixa, a floresta húmida-de-montanha, que tem algumas características distintas. Com a elevação de altitude a floresta torna-se progressivamente menos alta, as epífitas ocupam uma proporção cada vez maior da biomassa autótrófica, culminando em florestas de nevoeiro anãs. Foram examinadas, na página 603, razões possíveis para esta alteração na estrutura com a altitude. Uma classificação funcional das florestas tropicais húmidas pode basear-se no *défice de saturação*, dado que este determina a transpiração, que de sua parte determina a biomassa das raízes e a altura das árvores. Acima de 1800 a 3000 metros de altitude, a vegetação florestal nos trópicos não é muito diferente da floresta temperada de coníferas.

Encontra-se ainda uma outra variante na floresta tropical húmida ao longo das margens e das planícies inundadas dos rios, designada por floresta de galeria, ou algumas vezes por floresta ripícola. Golley *et al.* (1969) e McGinnis *et al.* (1969) completaram recentemente estudos extensos sobre a estrutura da biomassa e os balanços minerais e hidrológicos de três tipos de florestas tropicais húmidas panamianas: o tipo de terra baixa (ver Figura 14-20), o tipo de montanha e o tipo de galeria (também florestas de mangue; ver Figura 12-14).

Quando a floresta tropical húmida é removida, desenvolve-se com frequência

uma floresta secundária que inclui espécies de lenho brando, como por exemplo *Musanga* (África), *Cecropia* (América) e *Macoranga* (Malásia). A floresta secundária tem aspecto luxuriante, embora seja muito diferente da floresta virgem, tanto ecológica como floristicamente. O «clímax» é usualmente de retorno muito lento. Como já se indicou, a falta de regeneração pode estar relacionada com as perdas em nutrientes. Há necessidade urgente de preservar estratos de floresta tropical húmida, não só para que sirvam de laboratórios para o estudo da ecologia e da evolução, mas também para que proporcionem uma base em que assentar a melhoria do funesto cadastro do homem em matéria de utilização da terra nas regiões da floresta tropical húmida.

Para efeitos de uma informação adicional sobre a estrutura da floresta tropical húmida veja-se Richards (1952) e Bunning (1956). O livro de Aubert de la Rue, Bourliere, e Harroy (1957) faculta uma ecologia descritiva belamente ilustrada, tanto das plantas como dos animais da floresta tropical húmida e de outros biomas tropicais. A monografia compilada por H. T. Odum e Pigeon (1970) constitui a referência básica sobre a ecologia funcional da floresta tropical húmida.

### **Biomas de Floresta Tropical Caducifólia e de Arbustos**

Onde as condições de humidade são intermédias entre o deserto e a savana, por um lado, e a floresta tropical húmida, por outro, podem encontrar-se florestas tropicais caducifólias e florestas tropicais de arbustos ou espinhosas. Como se ilustra na Figura 14-7, estas florestas cobrem grandes áreas. A imperfeita distribuição de um total razoável de pluviosidade é o factor climático chave. As florestas de espinhosas, que são muitas vezes designadas por «matorral» em África ou na Austrália e por «Caatinga» no Brasil, contêm folhosas de pequena dimensão, de madeira densa, com frequência bizarramente retorcidas e espinhosas; as folhas são pequenas e caem durante a estação seca. Onde a precipitação é maior ou mais regular surge uma floresta caducifólia bem desenvolvida, como por exemplo as florestas de monção da Ásia tropical, muito expandidas. Alternam estações húmidas e secas aproximadamente de igual duração, pelo que o aspecto estacional de «Inverno» e «Verão» é tão notável como na floresta caducifólia temperada.

### **Zonagem nas Montanhas**

A distribuição das comunidades bióticas nas regiões montanhosas é complicada, como seria de esperar tendo em atenção a diversidade de condições físicas. As comunidades principais apresentam-se em geral como bandas irregulares, usual-



mente com ecotonos muito estreitos (ou nenhum, no sentido de uma comunidade de transição com características próprias; ver Capítulo 6). Os mapas de pequena escala, como por exemplo os apresentados nas Figuras 14-7 a 14-9, são inadequados para destacar esta característica. Numa dada montanha, podem estar presentes quatro ou cinco biomas principais com muitas subdivisões zonais (Figura 14-21). Consequentemente, há um contacto muito mais íntimo entre biomas e uma maior troca de biota entre eles do que acontece nas regiões não montanhosas. Por outro lado, nas montanhas estão mais isoladas comunidades similares, dado que as cadeias montanhosas raramente são contínuas. Em geral, muitas espécies que são características de um dado bioma na respectiva fase não montanhosa, também o são nas suas extensões montanhosas em forma de faixa. Como consequência do isolamento e das diferenças topográficas, muitas outras espécies são exclusivas das comunidades de montanha (ver Bliss, 1956, para efeitos de comparação entre a tundra ártica e a alpina).

### **Importância da Abordagem Histórica**

Deverá destacar-se que a classificação dos biomas, tal como ficou esboçada e ilustrada nas páginas anteriores, se baseia nas condições *potenciais* que resultam das forças naturais que presentemente actuam nas diversas partes da Terra. Uma tal classificação proporciona um ponto de referência para avaliar a influência do homem no ambiente. Apenas é possível determinar o melhor uso conhecendo algo das potencialidades naturais e dos factores limitantes. Os novos ecossistemas criados pelo homem, como sejam a agricultura na pradaria, os desertos irrigados, as albufeiras e a agricultura tropical, apenas persistirão por longos períodos de tempo caso se alcancem equilíbrios de materiais e energia entre os componentes físico e biótico. É, portanto, importante preservar amostras de comunidades naturais em cada bioma para comparação com áreas modificadas. Além disso, como já se destacou na Secção 3 do Capítulo 9, uma certa proporção da paisagem deve permanecer como «área natural» para salvaguarda das áreas cultivadas e urbanas altamente modificadas. É, por outro lado, geralmente importante que a história passada de uma área seja cuidadosamente estudada. Malin (1953) salientou ser de evitar «excursões casuais ou à sorte no material histórico para encontrar elementos que pareçam ajustar-se a um quadro de referência preconcebido, ou servir uma finalidade particular». Em ecologia, a pesquisa histórica deve ser conduzida com espírito aberto e sem um objectivo preconcebido, caso se pretenda compreender as comunidades bióticas tal como hoje em dia se encontram. Aquilo que frequentemente surge num exame superficial como vegetação «virgem» intacta, pode na realidade estar

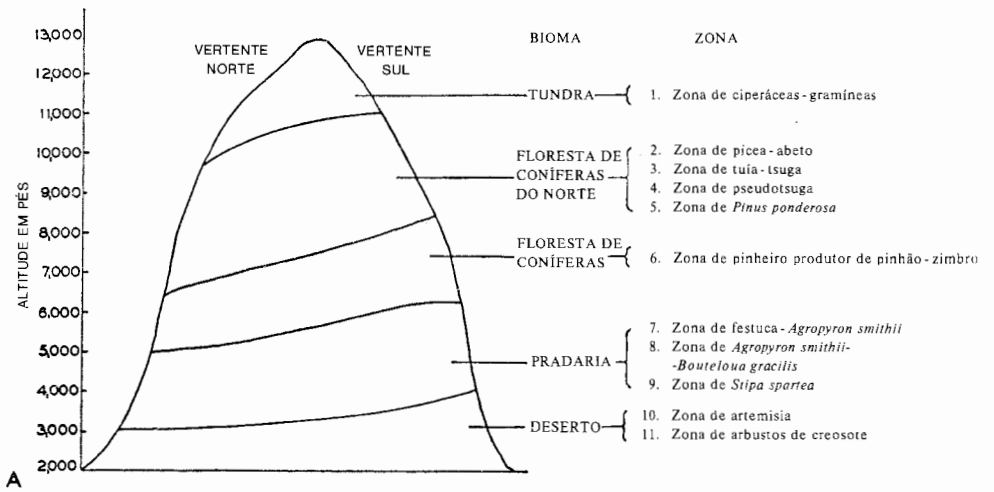
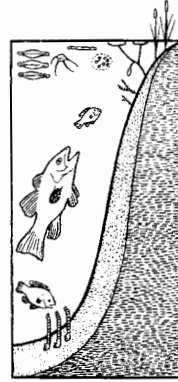


Figura 14-21. A. Zonagem nas montanhas do oeste da América do Norte. O diagrama não se refere a uma montanha determinada, ilustra sim condições gerais a esperar nas «central Rockies» (a chamada região «intermontanhas») de Utah. A zonagem ao norte, sul, este ou oeste desta região poderá variar um tanto. Assim, as zonas do arbusto de creosote (*Larrea*) e de pinheiro produtor de pinhão (piñon-zimbro) estão ausentes nas exposições norte e leste. Para leste ocorre uma zona de montanha de carvalho e *Swietenia macrophylla*, ou para oeste várias zonas no bioma de chaparral, entre a pradaria e a floresta de coníferas do norte. B. Zonagem nas montanhas Blue Ridge orientais da Carolina do Norte. A zona escura de píceas ao longo da cumeeada contrasta com a floresta caducifólia que se encontra mais abaixo. (A, diagrama modificado com base em Woodbury, 1945; dados da zona de Daubenmire, 1946; B, Fotografia do U. S. Forest Service.)

altamente modificada por anterior actividade do homem, ou dos animais por ele domesticados. Por exemplo, o que parece ser «selva» virgem no Panamá, poderá ser de facto floresta secundária cobrindo o que foram um dia áreas inteiramente cultivadas, densamente povoadas. Como o homem volta a «reivindicar» estas selvas, importa saber se algum conhecimento foi colhido dos abusos do passado, ou quantas vezes as civilizações podem levantar-se e afundar-se antes que o ambiente perca a capacidade de recuperar.

## Parte 3



# APLICAÇÕES E TECNOLOGIA

Desde a publicação da segunda edição deste livro de texto, em 1959, deu-se uma alteração impressionante na importância conferida à ecologia aplicada, do nível população ao nível ecossistema (ou da autoecologia à sinecologia, para utilizar a terminologia mais antiga; ver página 8). Embora o ecossistema e o ponto de vista holístico tenham sido destacados mesmo na primeira edição (1953), a maior parte das aplicações de princípios ecológicos, anteriores a 1960, pertenciam ao ordenamento ou controlo de recursos ou espécies determinados, como sejam a água, o solo, a madeira, a pesca, a caça, as culturas, as pragas de insectos, e assim por diante. Agora, para além desses, as aplicações centram-se à volta do ecossistema — a totalidade dos ciclos da água e do ar, a produtividade, as cadeias alimentares, a poluição global, a análise de sistemas, e o controlo e ordenamento do homem tanto como da natureza. A prática, alcançou rapidamente, por assim dizer, a teoria! As razões básicas de uma tal alteração de significado foram analisadas no seu contexto ecológico no Capítulo 9, Secção 3. Pela primeira vez na sua curta história o homem encontra-se face a limitações muito mais fundamentais do que locais. A previsão do Thomas R. Malthus (a primeira edição do seu famoso *Essay on Population* foi publicada em 1798) de que a população aumenta mais depressa do que o abastecimento alimentar adquire uma forma nova e mais sinistra, quando se observa que a «população» (isto é, a população mais a poluição) aumenta a ritmo mais rápido do que aquele a que pode ser produzida e reciclada a totalidade dos recursos necessários, não englobando nestes apenas o alimento. Como consequência disto, tanto o público em geral como o especialista, que antes apenas conheciam uma parte muito pequena do sistema ambiental e dela se ocupavam, passaram a estudantes atentos dos princípios básicos do ecossistema, nos termos esquematizados nas Partes 1 e 2!

A compreensão generalizada de que o «depósito de reserva» e o «espaço vital», funções do próprio ambiente humano, são inter-relacionados, mutuamente restritivos e de capacidade não ilimitada, correspondeu a uma «atitude revolucionária» histórica (E. P. Odum, 1969b e 1970a), que constitui um sinal promissor de que o homem pode estar em condições de «aplicar» os princípios do controlo ecológico em larga escala. Como o formulou, muito bem, o crítico social Lewis Mumford, «a qualidade no controlo da quantidade constitui a maior lição da evolução biológica» e «falsos juízos ideológicos impeliram o homem a promover a expansão quantitativa do conhecimento, do poder e da produtividade, sem inventar nenhum sistema adequado de controlo» (Mumford, 1967). De hoje em diante, então, o tema da ecologia aplicada é fundamentalmente o do desenvolvimento do controlo da retroalimentação negativa necessária, como se analisou na introdução à cibernética no Capítulo 2, páginas 50-51.

Entre a corrente de retórica que assinalou o final dos anos 60 encontram-se cinco artigos que se estimaria pudessem ser lidos por todo o cidadão. Três deles já foram mencionados: *The Historical Roots of Our Ecological Crisis*, de Lynn White (ver página 54), *The Tragedy of the Commons*, de Garrett Hardin (ver página 392) e *The Population Bomb*, de Paul Ehrlich (ver página 86). Os outros dois foram escritos por economistas previdentes: *The Economics of the Coming Spaceship Earth* por K. E. Boulding (1966) e *Growth versus the Quality of Life* por J. Alan Wagar (1970). O consenso encontrado nestes e em outros documentos semelhantes pode ser enunciado como se segue: *A tecnologia, só por si, não pode resolver o dilema população e poluição; é também necessário que se tornem efectivas coacções de ordem moral, económica e legal surgidas da plena e cabal consciencialização pública de que o homem e o ambiente constituem um só todo.* Portanto, a ecologia aplicada do futuro será baseada parcialmente nas ciências naturais e parcialmente nas ciências sociais. Por outras palavras, as duas subculturas — a comunidade «científica» e a comunidade «humanística» — de C. P. Snow (1959), que permaneceram por demasiado tempo separadas (especialmente nas academias, onde se encontram por demais prontas a responsabilizar-se mutuamente pelos males da universidade como pelos da sociedade) devem agora ser integradas! (Poder-se-ia fazer aqui uma analogia com pares de equações diferenciais, tal como se analisou nos Capítulos 7 e 10; não se pode fazer nada com elas, isto é, aplicá-las ou usá-las, até que sejam integradas). Semelhantemente, o sucesso ou o insucesso na aplicação dos princípios da ecologia para benefício do homem, pelo menos para a próxima década, pode depender não tanto da tecnologia e da ciência do ambiente como tais, como da economia, do direito, da planificação e de outras áreas do domínio das humanidades que até agora tiveram um impacto ecológico muito pequeno. Por exemplo, a assimilação de princípios ambientais e de conceitos no âmbito do direito ambiental é, neste preciso momento, mais urgente do que a investigação em matéria de oceanografia, no que

se refere à conservação do mar. Ou o planeamento urbano, segundo linhas ecológicas, como se encontra delineado no belo livro ilustrado *Design with Nature*, de McHarg (1969), é muito mais urgente do que a aplicação de princípios da ecologia da população ao ordenamento da caça.

Uma vez que foram frequentemente citadas aplicações específicas em ligação com os princípios ecológicos traçados na Parte 1 e nos ambientes inventariados na Parte 2, na Parte 3 será apresentado um resumo amplo da ecologia aplicada, juntamente com alguns exemplos do tipo da tecnologia avançada que será necessária no futuro próximo. Os aspectos positivos (isto é, «recursos») e negativos (isto é, «poluição») serão considerados em primeiro lugar, seguidos por uma série de capítulos que resumem as aquisições recentes em tecnologias chave. Estes capítulos, juntamente com o Capítulo 10 («Ecologia dos Sistemas»), introduzem alguns dos *meios* por intermédio dos quais os sistemas tomados no seu conjunto podem ser estudados e monitorizados de tal forma que possam ser estabelecidas coacções de retroalimentação negativa. Como já se salientou, a *motivação* para estas últimas cai fora da tecnologia e da ciência, surgindo do comportamento social, da educação e da política. Por esta razão, o último capítulo deste livro é intitulado «Para uma Ecologia Humana Aplicada». Do ponto de vista do autor, pelo menos, a «ecologia humana» é mais ou menos aquilo de que trata todo este livro. O que é novo quanto a conceito, e até se não encontra ainda desenvolvido em teoria, é o meio de aplicar os princípios ecológicos ao ordenamento da população humana, considerada como uma parte do ecossistema que a contém, a biosfera.

É porventura conveniente fechar esta introdução com uma palavra acerca da preparação, uma vez que será obviamente muito grande a procura de ecologistas aplicados daqui em diante. O crescente interesse do público pela ecologia solicita as instituições de ensino a criar departamentos e currículos especiais (a tomar o comboio, por assim dizer). A nível de escola superior, isto poderá constituir um erro, a menos que sejam bem planeados programas especiais, pelo facto da maior parte das universidades já se encontrarem «sobredespartamentizadas» — já que têm departamentos em demasia, que com frequência ensinam em contradição uns com os outros (uma razão da actual insatisfação dos estudantes relativamente à escola superior). Criar simplesmente outro departamento ou outro programa de licenciatura poderá traduzir-se, a longo prazo, mais em prejuízo do que em benefício. A característica específica e a grande força da ecologia reside no facto de ser uma ciência de síntese que é capaz de integrar, como já se destacou, as ciências e as humanidades. Por esta razão, a preparação deverá ser interdisciplinar; porém, o ecologista deve igualmente preparar-se bem numa especialidade importante. *Consequentemente, são necessários cursos especiais em ecologia e ecologia aplicada a todos os níveis, desde a escola de licenciatura à escola de pós-graduação, muito embora o treino do estudante profissional deva decorrer num sistema aberto, e nunca num sistema*

*fechado*. O melhor conselho que o autor poderá dar ao estudante interessado é o seguinte: (1) Obter uma boa instrução básica em artes e ciências com destaque para os temas quantitativos. (2) Seleccionar uma especialidade principal, em função do seu próprio interesse e talento, e em termos da respectiva importância para os problemas das relações homem-ambiente; uma tal especialidade poderá ser a biologia, a química ou a ciência política, ou uma das matérias mais profissionalizadas, como sejam a ciência florestal, a ciência da educação, a engenharia ou o direito. (3) Inscrever-se num programa de licenciatura interdisciplinar que lhe permita alcançar um grau na especialidade da sua escolha e, ao mesmo tempo, lhe confira a flexibilidade necessária para a inscrição em cursos e seminários de ecologia e outras matérias que ajudarão a aplicar os seus conhecimentos e qualidades *ao ordenamento ao nível do sistema ecológico*. Caso a instituição que frequente não tenha um mecanismo formal de licenciatura interdisciplinar, organize então o estudante um, ele próprio, levando vários professores de departamentos distintos a formar um comité assessor que o ajude a planear, cortando se necessário com os formalismos departamentais, para atender às suas necessidades, deficiências e qualidades. (4) Seleccionar um assunto para tese ecologicamente orientada que, não só o entusiasme como contribuição para o bem-estar humano, mas que também proporcione uma preparação complementar em matéria de síntese. O estudante deve recordar-se de que aquilo que o mundo precisa é de mais e melhores especialistas instruídos sobre o todo ecológico!

## Capítulo 15 — RECURSOS

---

### 1. CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS EM GERAL

A conservação, no seu sentido amplo, sempre foi uma das aplicações mais importantes da ecologia. Infelizmente o termo «conservação» sugere «armazenagem», como se a ideia fosse simplesmente a de um racionamento de abastecimentos estáticos, de tal forma que possa ficar alguma coisa para o futuro. No entender do público em geral o «conservantista» é visualizado, com demasiada frequência, como uma pessoa anti-social que se apresenta contra qualquer tipo de «desenvolvimento». Aquilo contra o que o autêntico defensor da conservação luta é *um desenvolvimento não planeado que atente contra as leis tanto ecológicas como humanas.*

\* O verdadeiro objectivo da conservação é, assim, duplo: (1) o de assegurar a preservação de um ambiente de qualidade que garanta tanto as necessidades estéticas e de recreio como as de produtos e (2) o de assegurar uma produção contínua de plantas, animais e materiais úteis, mediante o estabelecimento de um ciclo equilibrado de colheita e renovação. Assim, um edital de «não pescar» numa lagoa pode não constituir uma conservação tão boa como um plano de ordenamento que permita capturar algumas centenas de quilos de peixe por hectare ano após ano. Por outro lado, se uma lagoa proporciona o abastecimento de uma cidade em água, então certos condicionalismos em matéria de pesca poderão constituir um procedimento de conservação desejável. No Capítulo 9, Secção 3, já foram analisadas com algum detalhe as deficiências da política largamente defendida de «uso-múltiplo» e as vantagens de um plano de «compartimentos» para alcançar o equilíbrio desejado entre a produção e a protecção (\*).

---

(\*) N.T.: A expressão uso-múltiplo é utilizada pelo autor no seu sentido restrito. Em termos amplos, a expressão significará a organização do espaço por unidades de ordenamento que integrem a consociação de funções diversas nas mesmas áreas com a compartimentação de áreas por funções principais distintas.



É usual dividir os recursos naturais em duas categorias: renováveis e não renováveis. Embora seja verdade que os depósitos de carvão, ferro e petróleo não são renováveis no mesmo sentido que as florestas ou os peixes, o caso é que as fontes de azoto, ferro e energia são tão renováveis como os recursos vivos. O homem nunca teria falta de materiais vitais caso se dispusesse a ajustar o tamanho da sua população e o volume da sua procura de recursos ao nível, ou abaixo do nível, que permite o funcionamento dos ciclos biogeoquímicos de uma forma tal que os materiais, bem como os organismos, sejam «reunidos» tão depressa como são «dispersados» (ver Capítulo 4, Secção 1).

Embora a «armazenagem» possa não ser, a longo prazo, um objectivo de uma boa conservação, há circunstâncias em que a total restrição do uso constitui realmente uma conservação adequada. O colocar de parte áreas naturais para estudo e prazer estético constitui disso um exemplo. Com o crescer da população humana, torna-se mais importante que sejam preservadas intactas, para efeitos de estudo e de deleite, amostras adequadas de todas as comunidades naturais principais. Uma vez que o homem constrói a sua civilização e as respectivas cadeias alimentares modificando os ecossistemas naturais (e não criando sistemas completamente novos), é importante que para efeitos de estudo se disponha de amostras de comunidades não alteradas; apenas com tais «controlos» se pode ajuizar convenientemente dos efeitos das modificações provocadas pelo homem, e evitar práticas nocivas. Não ocorre a nenhum cientista de laboratório levar por diante uma experiência sem um controlo adequado, e não obstante o ecologista de campo é chamado, com frequência, a avaliar os efeitos das experiências levadas a cabo pelo homem sem que haja controlo disponível.

Como já se indicou, o deslocamento da «conservação de interesse especial» para a «conservação do ecossistema total» está a contribuir para que seja apreendido pela mente do público em geral o facto de que o homem constitui uma parte de um ambiente complexo que tem de ser estudado, tratado e modificado como um todo e não na base de «projectos» isolados. Para voltar a destacar este aspecto, não é possível ao autor fazer melhor do que citar uma passagem dos escritos do falecido Aldo Leopold. Na América, ele foi o elemento mais destacado entre aqueles que iniciaram a ecologia aplicada. A passagem seguinte, escrita há cerca de 30 anos (Leopold, 1941), expressa muito bem a necessidade geral de uma filosofia e de uma compreensão sãs sobre o princípio do ecossistema.

O homem mecanizado, depois de ter reconstruído a paisagem, está agora a reconstruir as águas. O cidadão prudente que nunca confiaria o seu relógio ou o seu automóvel a um amador remendão submete os seus lagos a drenagens, a abastecimentos, a dragagens, a poluições, a estabilizações, a controlo de mosquitos e de algas ou a controlo a favor do nadador, e à introdução de qualquer peixe capaz de nadar. O mesmo acontece com os rios. São represados pelo homem com açudes e barragens, e deixados depois prosseguir com

drenagens, canalizações e inundações e com depósitos de sedimentos provenientes de um mau cultivo.

A disposição do público para aceitar e pagar por estas intromissões contraditórias com a ordem natural provém, pensa o autor, de três pensamentos ilusórios. Em primeiro lugar, cada uma destas intervenções é considerada como um projecto isolado por motivo de ser levado a cabo por um departamento ou uma profissão separada, bem como executada habilmente, dado o treino dos seus proponentes, cada qual no seu domínio restrito de especialização. O público não sabe que os departamentos e as profissões se podem anular mutuamente, e que a especialização pode anular o entendimento. Em segundo lugar, qualquer mecanismo construído é considerado como sendo superior a um mecanismo natural. O aço e o cimento têm proporcionado muito bem-estar e, portanto, qualquer coisa construída com eles terá de ser boa. Em terceiro lugar, apenas se entende o comportamento orgânico daqueles organismos criados por nós próprios. Sabemos que as máquinas e os governos são organismos; que intrometer-se com uma parte deles pode afectar o conjunto. Ainda se não tomou consciência de que isto é também verdade quando se trata dos solos e da água.

Assim, o homem que se encontra muito avisado para tolerar um remendo apressado na sua constituição política aceita sem pestanejar a emenda mais radical na sua constituição biótica.

Leopold não teria ficado surpreendido com aquilo que começou agora a ser conhecido por *reveses ecológicos* ou «*boomerangs*» *ecológicos*. Pode definir-se o revés ecológico como uma consequência nefasta imprevista de uma modificação ambiental que anula o benefício projectado ou, como acontece com muita frequência, que cria realmente mais problemas do que aqueles que resolve. Quando isto acontece, ocorre uma dupla tragédia, uma vez que não se trata apenas das verbas a despender na reconstituição da paisagem perdida por um mau investimento, mas ainda dos encargos adicionais que têm de ser gastos para corrigir todos os novos problemas criados. A razão pela qual as consequências prejudiciais são «imprevistas» radica tanto nas ideias erróneas do público, como a citação anterior expressou com tanta clareza, como na existência de prévios e inadequados estudos ou avaliações sobre o impacto da tecnologia no ambiente e nas pessoas cujas vidas são sumariamente desbaratadas. Farvar e Milton (1969) e Cahn (1968) descrevem um certo número de reveses ecológicos graves a nível internacional, e estes e outros casos serão documentados num livro em publicação da autoria de Milton (no prelo). A construção de enormes barragens em países tropicais subdesenvolvidos constitui, porventura, um bom exemplo. Uma de tais barragens encontra-se no Rio Zambeze em África. Construída fundamentalmente com o propósito de produção de energia hidroeléctrica, também foi produzindo toda uma série de problemas «imprevisíveis». A captura de peixe não compensou a perda de terras de pastoreio e agrícolas como tinha sido «previsto» pelos promotores do projecto (embora não pelos ecologistas entendidos em lagos, com melhor conhecimento mas não consultados; ver página 501). A grande margem da albufeira aumentou o habitat das moscas tsé-tsé o que determi-

nou um grave surto de doença no gado (e também no homem no caso das barragens do Nilo). O deslocamento de gente e culturas criou a erosão do solo e graves revoltas sociais, à medida que as populações eram deslocadas para terras menos férteis ou para cidades que se não encontravam preparadas para as receber. A «corrente regulada», rio abaixo a partir da barragem, provou provocar mais prejuízo do que a inundação normal, que anteriormente enriquecia sem qualquer encargo as terras marginais de aluvião (ver o conceito de «ecossistema de nível de água oscilante», Capítulo 9, página 430). À medida que a fertilidade dessas terras diminui têm de ser importados fertilizantes dispendiosos, que a população não está em condições de suportar. Decorrerão muitos anos antes do impacto total ser conhecido. Outros tipos de reveses resultantes de pesticidas, e na agricultura industrializada em geral, serão assinalados na Secção 3 e no Capítulo 16.

Embora alguns dos reveses ecológicos mais notáveis tenham sido fomentados nos países subdesenvolvidos pelos tecnocratas dos desenvolvidos, também nos países ricos se assiste a uma preocupação crescente sobre o que neles acontece. Nos Estados Unidos da América, por exemplo, é imperativo que os cidadãos encontrem uma forma de quebrar o círculo vicioso da «política de fundos destinados a melhoramentos com fins de propaganda política», que fomenta uma série aparentemente sem fim de dragagens, de canalizações de rios e de diques, muito para além de qualquer necessidade real. Com grande frequência, as paisagens que já se encontram em boas condições e com utilização eficiente pelo homem são «reorganizadas» com grandes encargos para o contribuinte por razões obsoletas; por exemplo, o «controlo da inundação» ali onde não é necessário, ou a construção de canais interiores para barcos de carga, onde os transportes por caminho de ferro ou em camião estão em regressão por falta de negócios. Já é tempo de, mesmo nas nações poderosas, se tomar consciência de que não é possível incorrer no luxo que consiste em despender o dinheiro dos contribuintes a reconstituir o espaço rural que já se encontra em boas condições, quando um tal dinheiro é desesperadamente necessário para reconstruir cidades e sociedades humanas que se encontram em horrível estado. Tudo isto não significa que o homem deverá suspender a modificação da natureza; significa sim que o estudo cuidadoso e o planeamento devem anteceder as modificações projectadas, por forma a que haja garantia de que estas venham a ser benéficas para o homem, e não apenas para uma sociedade de investimento.

## **2. RECURSOS MINERAIS**

Dedicou-se, até há pouco tempo, pouca atenção à conservação dos recursos minerais, dado que se admitia que eram suficientes para os próximos séculos e que nada poderia ser feito para de qualquer forma os proteger. *É agora manifesto que*

ambas as suposições são profundamente erradas! Cloud (1968, 1969, 1970) fez o inventário das reservas e a análise das perspectivas. Introduziu dois conceitos (no seu documento de 1969) que são úteis na avaliação da situação. O primeiro é o *quociente demográfico*, que será representado por «Q»:

$$Q = \frac{\text{total de recursos disponíveis}}{\text{densidade da população} \times \text{consumo per capita}}$$

À medida que este quociente decresce, o mesmo vai acontecendo com a qualidade da vida moderna; está a baixar a uma velocidade alarmante, uma vez que as reservas disponíveis só podem baixar (ou assim acabará por acontecer) à medida que o consumo aumenta. Mesmo que os recursos disponíveis se pudessem manter a nível constante por reciclagem ou outros meios, a situação não poderia deixar de se deteriorar enquanto a população, e especialmente o consumo per capita, aumentar num ritmo rápido. Assim, nos Estados Unidos da América, o crescimento económico e tecnológico baseado na exploração dos recursos naturais está a aumentar a um ritmo de 10 por cento ao ano (o tempo de duplicação é de cerca de 7 anos!), o crescimento urbano está a crescer a 6 por cento ao ano, ao passo

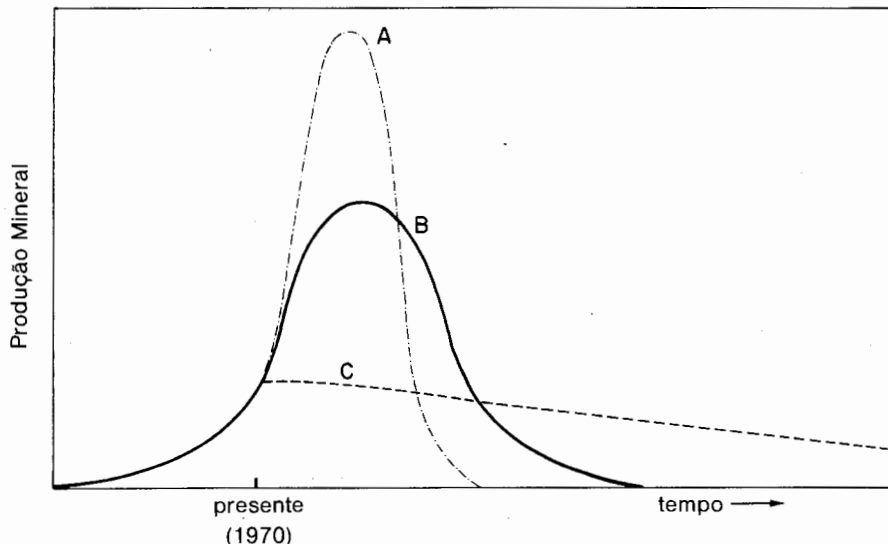


Figura 15-1. Modelos alternativos de esgotamento para os recursos minerais. *A.* Modelo de extração e esgotamento rápidos de minerais (ou outras matérias-primas não renováveis) que terá lugar desde que se insista na prática actual de remoção, uso e desperdício. Alguns metais básicos ficarão «esgotados» antes do ano 2000, caso se mantenha este modelo. *B.* O tempo de esgotamento pode ser prolongado mediante reciclagem parcial e menor esbanjamento na utilização. *C.* Uma reciclagem eficiente, combinada com conservação e substituições apertadas (utilizando quanto possível material alternativo mais abundante), pode estender as curvas de esgotamento indefinidamente. (Diagrama adaptado de Cloud, 1969.)

que o crescimento da população é de apenas 1 por cento. Se o mundo subdesenvolvido, com a sua enorme população, enveredar pelo aumento da utilização per capita de minerais (e dos combustíveis fósseis necessários para extrair e utilizar os recursos minerais) até um ponto próximo do nível dos Estados Unidos da América, desenvolver-se-ão amanhã severas carências. Segundo a projecção para o ano 2000, nos países desenvolvidos a procura per capita de um metal moderadamente escasso como o cobre terá triplicado! O alumínio é citado por Cloud como um exemplo da situação geral, dado que não é, falando do ponto de vista relativo, um metal escasso. Anteriormente a 1945, os Estados Unidos da América produziam a maior parte do minério (bauxita) que utilizavam, porém, por volta de 1960, este país estava a importar esse minério em quantidade três vezes superior à extraída das minas do seu próprio território. É óbvio não ser possível continuar por mais tempo com o luxo que consiste em utilizar os recipientes de alumínio de cerveja ou de refrescos «uma só vez» (nem usos similares «sem reciclagem»); é preciso substituir ou reciclar, ou ambas as coisas. Os países industrializados, em geral, já não são auto-suficientes tanto em minerais como em combustíveis fósseis; dependem mais ou menos da exploração destes recursos naturais feita na parte do Globo não desenvolvida, onde, naturalmente, a reserva é finita, não pode ser aumentada, e, de facto, decrescerá à medida que tais países comecem a utilizá-los para o seu próprio bem-estar.

O outro conceito introduzido por Cloud é o modelo gráfico das *curvas de depleção*, como se ilustra na Figura 15-1. Com a prática corrente de «extrair, utilizar, desprezar», prevê-se um grande incremento e uma grande quebra, como se ilustra na curva A. A escala do tempo é incerta por motivo da carência de dados, mas a «falência» poderá começar neste mesmo século, dado que certos metais chave, como sejam o zinco, o estanho, o chumbo (necessário para o automóvel eléctrico!), o cobre e outros poderão esgotar-se em 20 anos, no que se refere às reservas prontamente exploráveis. De igual forma, os combustíveis como o urânio-235 e o gás natural poderiam igualmente esgotar-se por essa altura. Como se ilustra pela curva B, caso fosse iniciado, desde agora, um programa de conservação mineral envolvendo restrições, substituições (utilizando quanto possível menores quantidades de minerais escassos) e reciclagem parcial, a curva de depleção poderia ser adoçada. Como se ilustra na curva C, uma eficiente reciclagem combinada com uma conservação rigorosa e uma redução na utilização per capita («travagem» pelos países desenvolvidos) poderia prolongar a depleção por muito tempo. É preciso observar que mesmo com uma reciclagem perfeita, ainda assim, a depleção continuaria a ocorrer. Deste modo, se estivéssemos em condições de reciclar 60 milhões de toneladas de ferro cada ano, seria necessário cerca de meio milhão de toneladas de novo ferro para substituir a inevitável perda por fricção, oxidação, e assim por diante.

Os inventários e as projecções referentes aos combustíveis minerais têm uma base sólida e na generalidade são concordantes. Como será observado no próximo capítulo, a poluição será, mais do que o abastecimento, o factor limitante para a energia industrial. Como já ficou indicado, o gás natural e o urânio não tardarão a desaparecer, porém, o petróleo e o carvão manter-se-ão por mais tempo. No entanto, reactores «regeneradores» e possivelmente o desenvolvimento da energia atómica de fusão deverão preencher a lacuna em matéria de energia. Assim, pelo menos nesta altura, os recursos bióticos e minerais são mais críticos do que a energia; pode esperar-se que estas limitações venham realmente impedir que o homem se aventure a aumentar a utilização de energia até ao ponto de queimar literalmente o mundo.

Recomenda-se a leitura do pequeno, embora convincente, livro intitulado *Resources and Man*, publicado em 1969, bem como do relatório resumo de um comité da National Academy of Science (Presidente, Preston Cloud). O relatório previne contra as projecções optimistas de alguns tecnologistas no que respeita: (1) ao mar como um depósito inesgotável de abastecimento e (2) à extracção de metais a partir de minerais pobres mediante a utilização de grandes quantidades de energia atómica barata. Como já foi observado no Capítulo 12 (ver página 521), a maior parte da riqueza mineral (e do alimento explorável) encontra-se localizada próximo da costa e não proporciona mais do que um complemento dos abastecimentos continentais por muito que se esforce a imaginação. A utilização de grandes quantidades de energia atómica para tratar minerais pobres converteria o mundo numa vasta mina de esbulho e criaria dispositivos de depuração perigosos e caros e problemas de poluição que se espera não venha nunca a ser necessário avaliar! O relatório da National Academy termina com 26 recomendações que podem ser condensadas num princípio duplo: *Tanto o controlo da população humana, como um melhor ordenamento dos recursos que inclua a reciclagem são necessários* — AGORA. Os volumes editados por Jarrett (1966) e Ciriacy-Wantrup e Parsons (1967), para não mencionar o volume clássico pioneiro editado por Thomas (1956), constituem outras referências seguras sobre os recursos naturais. Os livros de Watt (1968), Van Dyne, ed. (1969), Patton, ed. (1971, vol. 2) e H. T. Odum (1971), constituem a vanguarda daquilo que será uma importante oferta de livros sobre a aplicação da análise de sistemas (ver Capítulo 10) ao ordenamento de recursos.

### 3. AGRICULTURA E SILVICULTURA

Os princípios envolvendo os factores limitantes (Capítulo 5) e a produtividade (Capítulo 3) proporcionaram no passado as principais aplicações ecológicas na agricultura e na silvicultura embora, por razões já indicadas, *os especialistas de*

agricultura e de silvicultura devem actualmente considerar que as «suas» culturas e florestas têm outras saídas (funções) para além do alimento e da fibra em termos do ecossistema total do homem. A ecologia das culturas foi tratada com um certo cuidado no Capítulo 3, Secção 3. No que respeita à zona temperada, os factores limitantes principais para a produção de alimento têm sido superados, graças aos avanços técnicos quanto a fertilizantes, irrigação, controlo de pragas e doenças e na arquitectura da colheita através de selecção genética (Capítulo 8, Secção 5). Contudo, como se realçou com força no Capítulo 4, Secção 6, e novamente no Capítulo 14, página 402, a agrotecnologia da zona temperada não pode ser aplicada nos trópicos; a prática da agricultura tropical é incrivelmente absurda, sendo necessário, com grande urgência, todo um conjunto de novos conceitos baseados em princípios ecológicos (ver Capítulo 7, página 371).

Como se pôs em relevo no Capítulo 3 (ver especialmente páginas 70-72), o aumento da produção agrícola, isto é a chamada «revolução verde», resultou principalmente da industrialização da agricultura, a qual envolve grandes subsídios de energia de origem fóssil (combustíveis), com um controlo químico sofisticado e variedades de plantas altamente domesticadas. Os modelos de sistemas que comparam as

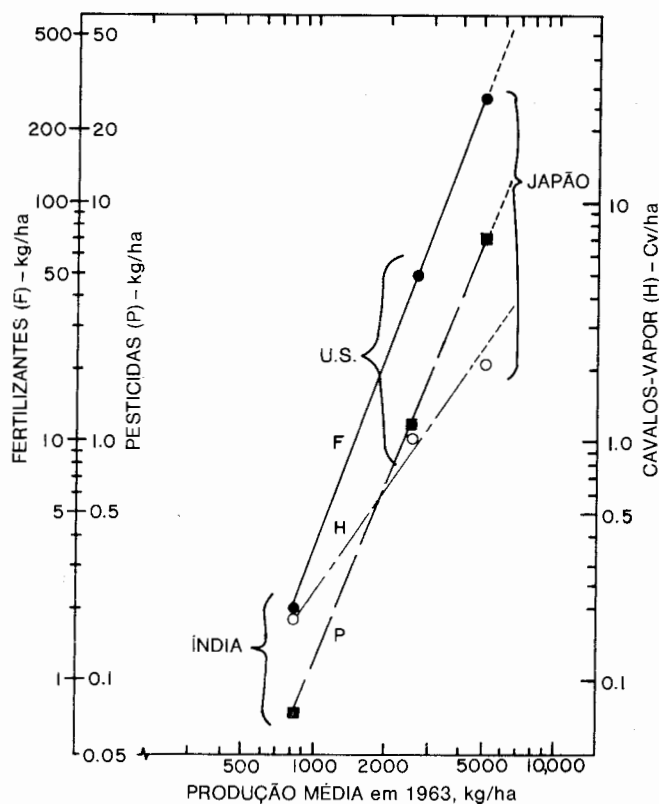


Figura 15-2. Relações entre a produção de culturas alimentares (em quilogramas de peso seco por hectare) e as necessidades em fertilizantes (F), pesticidas (P) e cavalos-vapor (H) utilizados no seu cultivo e na colheita dos produtos. As regressões baseiam-se em dados de três países (Estados Unidos da América, Índia, Japão). Observe-se que o duplicar a produção de alimento requiere uma utilização de fertilizantes, pesticidas e energia animal ou mecânica dez vezes maior. (Gráfico preparado a partir dos dados constantes de: The World Food Problem, Relatório do «President's Science Advisory Committee», Panel on World Food Supply, Casa Branca, 1967; volume III, páginas 141, 143 e 180.)

agriculturas industrial e não industrial foram examinados no Capítulo 10 (ver Figura 10-7C e D). O maximizar a produção, sem ter em atenção outras consequências, está a produzir *reveses, tanto ambientais como sociais*, muito sérios (ver Secção 1, deste capítulo). Os primeiros podem ser ilustrados através do modelo constante da Figura 15-2, no qual se prova que para duplicar o rendimento da cultura é necessário aumentar dez vezes o quantitativo de fertilizantes, de pesticidas e de cavalos-vapor. Assim, a agricultura industrializada (com subsídio de energia de origem fóssil, como por exemplo a praticada no Japão, tem uma produção quatro vezes maior por hectare do que a agricultura baseada na energia do homem e dos animais domésticos (como na Índia) embora seja 100 vezes mais exigente em recursos e em energia. Não é difícil de compreender, assim, a razão pela qual a *agro-indústria é uma das principais causas da poluição do ar e da água*. O engenheiro agrónomo do futuro deverá obviamente preocupar-se mais com a qualidade da paisagem rural, em termos da respectiva capacidade para facultar água e ar puros, tanto como alimento, para as cidades (para não mencionar o recreio e outras necessidades em «qualidade»).

*A revolução verde também apresenta sementes muito venenosas de revolução social*, especialmente nos países subdesenvolvidos que se encontram actualmente superpovoados. Esse revés social, como tem sido recentemente observado na imprensa corrente (\*), é especialmente provável quando ocorre muito depressa, e sem ajustamentos compensatórios nos sistemas sociais e políticos, a passagem de pequenas fazendas para grandes herdades industrializadas. À medida que o trabalho da terra se vai mecanizando, os pequenos agricultores e os trabalhadores rurais são impelidos a trocar o campo pela cidade onde não existe, para eles, nem trabalho nem habitação. O fosso entre o rico e o pobre aprofunda-se. Os países desenvolvidos não são imunes, uma vez que os «guetos» das suas grandes cidades também se enchem com gente que anteriormente tinha, pelo menos, uma existência humana digna, trabalhando no campo ou em pequenos negócios nas vilas rurais. O aspecto doloroso de tudo isto consiste no facto de que, enquanto a fusão de pequenas fazendas em herdades grandes, mecanizadas, aumenta o alimento disponível e a riqueza daqueles poucos que administram essas herdades e as indústrias alimentares, um número muito maior de pessoas são relegadas para barracas de zinco nas cidades, onde são incapazes de comprar alimento. Eis aqui sementes de desespero, de vício de droga, de violência e de colapso social total, uma vez que, como se observou cuidadosamente no Capítulo 8, Secção 9, o homem não difere dos ratos e dos macacos no que se refere à sua necessidade de um ambiente que permita um comportamento social estabilizado. As organizações internacionais e as grandes fundações filantrópicas que têm estado preocupadas com o encher a barriga do homem, sem acompanhar um tal esforço com programas de impacto para o controlo da po-

(\*) Ver *Time*, 13 de Julho de 1970, página 24, e *Foreign Affairs*, Julho de 1970, página 758.



pulação e o reajustamento social, estão a ter dúvidas sobre aquilo mesmo que estão fazendo. Em retrospectiva, pelo menos, o melhoramento da qualidade da pequena herdade e a redução no crescimento da população deveriam *anteceder* uma mudança maciça para a agricultura industrializada. É óbvio que está na ordem do dia a reavaliação da política exterior básica das nações ricas no que se refere às nações pobres.

Ao contrário da agricultura, uma grande parte da produção florestal tem resultado do abate do crescimento acumulado no passado. À medida que esta reserva natural é, por assim dizer, «extraída», a indústria florestal tem de se ajustar à dependência do crescimento anual. Nos Estados Unidos da América o abate nos estados do oeste ainda excede grandemente o crescimento anual, embora no sul e no leste, onde as antigas florestas foram todas derrubadas, o crescimento equilibre aproximadamente a exploração.

Encontra-se ilustrado pela Figura 15-3 o dilema da silvicultura, que põe em contraste a floresta artificial (a produção de árvores ou monocultura) e a floresta que se desenvolve naturalmente. Uma escola de florestais defende que as florestas deverão ser ordenadas como «cultivos de fibras», da mesma forma como hoje se faz com os cereais ou outras culturas alimentares. Neste caso a ideia subjacente é a de que serão «exigidas» produções crescentes de produtos florestais pelo aumento da utilização per capita de fibras, à medida que aumenta a densidade da população humana, e que a única forma de satisfazer tais exigências consiste em «cultivar» árvores ou outras plantas fibrosas. Como já se salientou um certo número de vezes, maximizar para a *produção quantitativa* significa: (1) fornecer subsídios de energia (isto é, industrializar a silvicultura), (2) monocultura com abate de uma só espécie em revoluções curtas (uma vez que uma floresta jovem cresce mais depressa do que uma mais velha; ver Figura 9-2), (3) selecção artificial a favor de variedades grandes produtoras de fibras, o que depende de elevados graus de fertilização e de aplicação de pesticidas (que, por sua parte, aumentam a poluição global e o perigo de eclosão de doenças) e (4) uma provável redução na qualidade. Muitos florestais sustentam que a floresta não deverá ser tratada como uma simples «cultura», dado que tem outras funções importantes como o recreio; a de facultar um habitat para a vida silvestre, a de ser fonte de ar e água, e assim por diante, funções essas que ficam melhor garantidas por povoamentos constituídos por árvores de várias espécies e idades, abatidas numa base contínua, embora de baixa produção (isto é, a «floresta de uso-múltiplo», à semelhança do conceito hoje em dia praticado como regra nas Florestas Nacionais dos Estados Unidos da América).

O ponto importante, que necessita ser amplamente reconhecido, é que o cultivo das árvores num extremo, e a floresta de uso-múltiplo desenvolvida naturalmente no outro, são ecossistemas inteiramente diversos em termos de custo de manutenção e do respectivo impacto sobre as outras necessidades ambientais do

homem. Tal como acontece com outros recursos, a reciclagem do papel e de outros produtos florestais, juntamente com uma conservação rigorosa, poderá reduzir a procura per capita do crescimento anual, sem reduzir necessariamente o consumo individual. Semelhante estratégia razoável (que é aquela que mais tarde ou mais cedo terá de seguir-se) tornaria desnecessário cobrir a paisagem com cultivos de árvores e o grande risco de criar situações de «floração» e de colapso com reveses severos dos tipos analisados anteriormente neste capítulo. Seria desejável restringir as culturas de árvores em terras planas e férteis e em tipos de solos favoráveis a uma boa agricultura em geral; certamente a floresta, com diversidade naturalmente adaptada, constitui o melhor e o mais seguro coberto para as terras declivosas e para grandes extensões de outras em que as condições do solo ou de água não suportam a cultura intensiva de um tipo artificial durante muito tempo.

#### **4. ORDENAMENTO DA VIDA SILVESTRE**

Se bem que a expressão «vida silvestre» pareça ter um sentido amplo, cobrindo toda e qualquer vida não cultivada e não domesticada, tem sido, no passado recente, largamente utilizada para referir a caça e os vertebrados produtores de peles, bem como as plantas e os animais menores que interagem directamente com as espécies venatórias. Mesmo os peixes, que são com frequência «silvestres», têm sido excluídos da vida silvestre e tratados sob outros títulos. A tendência dos anos 70 e posteriores será a de voltar ao conceito mais largo de vida silvestre, dado que um número cada vez maior de pessoas está a ficar interessado nas espécies não venatórias (aves canoras, por exemplo) e uma vez que a preservação do recreio ao ar livre, em geral, depende da preservação da totalidade do ecossistema da vida silvestre.

O ordenamento da vida silvestre constitui um campo da ecologia aplicada que ocupa um alto lugar no interesse público. Nos anos recentes tornou-se uma profissão bem enraizada na América, atraindo muitos jovens que gostam da vida ao ar livre. Estão a ser preparados muitos «técnicos da vida silvestre» nas escolas que têm concessões de terras, algumas das quais criaram unidades de investigação e de ensino especiais em cooperação com os governos estatal e federal. Como em outras áreas da ecologia aplicada, uma tal «segregação» académica da corrente principal das ciências e das humanidades tem dado, como consequência, uma educação demasiado estreita, produzindo algumas vezes, como o exprimiu Leopold, uma perícia que anula o entendimento (ver página 651). Não obstante, o estudo intenso das espécies individuais de caça tem dado uma grande contribuição para a ecologia das populações, como ficou demonstrado pelo grande número de exemplos envolvendo espécies cinegéticas que se encontram citados no Capítulo 7.



*Figura 15-3.* O dilema florestal — até onde levar a monocultura? As duas ilustrações comparam uma plantação de pinheiro (A) e uma floresta de pinheiro de desenvolvimento natural (B). Ambos os povoamentos se encontram em *estações* de «campo velho» (isto é, terra anteriormente agricultada) no sul dos Estados Unidos da América. (Fotografias do U. S. Forest Service.)

O ordenamento da vida silvestre respeita, não apenas à produção de caça em áreas que não são propícias para mais nada, mas também aos «cultivos» de caça que podem igualmente ser feitos em terra mais produtiva, anteriormente utilizada pela agricultura ou pela silvicultura. À medida que a terra vai ficando intensivamente cultivada ou urbanizada, a vida silvestre torna-se, uma vez mais, uma função de «bordaduras» (ver Capítulo 6, Secção 6 para análise do conceito de «efeito de bordadura»). Por exemplo, Hawkins (1940) compara uma paisagem de Wisconsin, tal como surgiu aos primeiros colonizadores em 1838, com a sua aparência um século depois sob cultura intensiva. Os grandes estratos de floresta e de pradaria foram retalhados em numerosos pequenos blocos, interceptados com campos de cultura, estradas e locais de habitação. As aves de caça originais da terra alta, a galinha de poupa do bosque e o galo da pradaria foram completamente substituídos pelo faisão vulgar e pela perdiz cinzenta, espécies que se tinham adaptado às áreas intensamente cultivadas da Europa. Assim, à medida que a paisagem se foi tornando mais «domes-

ticada», também o mesmo aconteceu com a vida silvestre. Sob tais condições, o habitat de espaço vital, a doença e a predação substituíram o alimento como factores limitantes principais. Os princípios que respeitam às relações predador-presa e os conceitos da produção óptima foram largamente revistos no Capítulo 7.

Está-se, assim, em altura de salientar que os esforços feitos para fomentar e incrementar as populações da vida silvestre têm sido dirigidos, no geral, segundo quatro rumos principais: (1) preservação do capital reprodutor, por intermédio de leis de caça que restringem o abate e outras medidas semelhantes, (2) repovoamento artificial, (3) melhoramento do habitat e (4) «cultivo» de caça. Quando a caça começa a ficar escassa, a população pensa e actua geralmente segundo a ordem atrás enumerada, que por vezes é inadequada, uma vez que o terceiro ponto é, com frequência, mais importante do que os dois primeiros. Caso se perca um habitat favorável (como acima se indicou), a protecção e o repovoamento não têm



*Figura 15-3. Continuação.*

interesse. À medida que a densidade da população humana aumenta, o ordenamento da caça e da pesca encontra-se, como tal, face ao mesmo dilema que a silvicultura e a exploração da floresta, isto é, até que ponto pode a procura da caça e da pesca ser satisfeita mediante o ordenamento de áreas naturais e até que ponto será necessário «cultivar» caça e pesca. A derradeira medida no cultivo da vida silvestre envolve a propagação artificial de animais, o repovoamento e o abate ao fim de poucos dias ou semanas de libertação, com o caçador ou o pescador a pagar um custo elevado pelo privilégio de caçar ou de pescar o que equivale a uma população domesticada ou bravia (ver página 391). À semelhança de todo o negócio agrário, a produção de caça e de pesca tem os seus problemas «imprevistos», como a predação, a doença, os problemas de nutrição, a selecção artificial, etc., e requer energia subsidiária em forma de alimento complementar, trabalho, encargos, e assim por diante.

Pode-se fechar apropriadamente este breve resumo com um comentário sobre a introdução de exóticas, isto é, de espécies não nativas da região. Uma vez que, com frequência, espécies introduzidas num novo ambiente ou falham inteiramente ou têm um tal sucesso que se tornam pragas (coelhos na Austrália, por exemplo), todas as introduções merecem ser consideradas com um cuidado extremo. Em geral, caso haja uma espécie conveniente nativa da região, é melhor concentrar a atenção no ordenamento desta espécie do que tentar introduzir outra que a substitua. Se, por outro lado, o ambiente foi tão alterado pelo homem que as formas nativas sejam incapazes de sobreviver (como no caso da paisagem de Wisconsin descrita anteriormente), poderá ser indicado introduzir uma espécie que esteja adaptada ao novo ambiente. Certamente, as introduções deverão ser antecedidas por estudos e provavelmente controladas por regulamentos federais. (Ver Kiel, 1968.)

Vejam-se mais detalhes sobre o ordenamento da vida silvestre na obra clássica de Leopold (1933), no livro de texto de Dasmann (1964) e no manual técnico da Wildlife Society editado por Giles (1969).

## 5. AQUACULTURA

A relação entre a produção primária e a produção de alimento ou de outros produtos bióticos a partir dos sistemas aquáticos foi passada em revista no Capítulo 3 (ver especialmente Quadros 3-7 e 3-11) e ainda nos Capítulos 11 (Secções 6 e 7), 12 (Secção 5) e 13 (Secção 3). O esforço retardado do homem para se tornar um «predador prudente» e as dificuldades de aplicar um modelo teórico de produção óptima à colheita das populações silvestres de peixes e mariscos foram analisadas no Capítulo 7, Secção 18. À medida que as populações silvestres vão sendo exploradas até ao respectivo limite, e reduzidas por uma pesca excessiva, a atenção volta-se naturalmente para a produção de peixe, ou aquacultura, muito em especial, uma vez que uma tal cultura pode constituir um meio muito eficiente para produzir alimento proteico.

A ciência da pesca nos Estados Unidos da América tem-se ocupado, fundamentalmente, com o ordenamento das populações naturais que são submetidas a pesca comercial e especialmente com espécies que proporcionam desporto, uma vez que a pesca desportiva ocupa o primeiro lugar nos desportos de recreio, em termos de número de pessoas que nela participam activamente. Ora, uma vez que os peixes que proporcionam a melhor pesca desportiva são carnívoros, têm de ser produzidos no termo de uma longa cadeia alimentar que limita grandemente a produção capturável por unidade de superfície (comparar os números para a «existência de carnívoros» versus a «existência de herbívoros» constantes do Quadro 3-11). Como se ilustra na Figura 3-11 e na Figura 3-12, são necessários pelo menos quatro elos na cadeia alimentar: fitoplâncton, pequenos crustáceos e insectos consumidores, pequenos carnívoros ou detritívoros (com frequência designados peixe de forragem) e carnívoros grandes ou peixe de desporto. O ordenamento dos peixes de desporto de água doce em certos habitats, como sejam pequenos rios truteiros, envolve o repovoamento anual com peixes criados em viveiros, que o pescador não tarda a apanhar; porém, nas lagoas e nos lagos faz-se uma tentativa efectiva para manter uma população equilibrada que possa proporcionar ao homem uma produção sustentada com entradas regulares de fertilizantes inorgânicos, embora não com abastecimentos nem de alimento nem de peixe (isto é, um sistema auto-reprodutor). As lagoas de pesca desportiva são concebidas por forma a simplificar o ecossistema, isto é, os componentes estão limitados àqueles que se encontram directamente envolvidos numa cadeia alimentar linear que conduza aos produtos desejados. Isto pode ser feito regulando a quantidade e a profundidade da massa de água, a intensidade da fertilização, a composição quanto a espécies e a proporção do volume das populações de peixe (ver Bennett, 1962). Tem especial importância a proporção entre os peixes de forragem (F) e os peixes carnívoros do topo da cadeia (C). De acordo com Swingle (1950), a razão F/C em termos de biomassa deverá ser cerca de 4 (com uma amplitude de 3 a 6). É mais provável que as populações de peixes de desporto nas lagoas ou lagos se tornem «desequilibradas», como consequência de um aumento na razão F/C (o que arrasta consigo uma sobrepopulação e uma grande redução na dimensão média do peixe), mais do que como uma consequência da pesca excessiva com anzol e linha que, ao contrário das redes, apenas captura os indivíduos grandes.

A melhor maneira de manter produções altas, tanto de peixes de desporto como de alimento, consiste em escoar periodicamente, ou baixar, a massa de água, de tal forma que se mantenha o sistema numa fase de crescimento rápido, jovem, como se descreveu no Capítulo 9, Secção 3. A prática de «vazamento» da lagoa é uma arte antiga praticada na Ásia e na Europa durante séculos (ver Neess, 1946; Hickling, 1961) e constitui uma aplicação comprovada dos conceitos ecológicos do «ecossistema de nível de água oscilante» e de «estabilidade de pulsação» (ver página 430).

Como já se salientou, a produtividade dos lagos é inversamente proporcional à profundidade (ver Quadro 11-1), pelo que os lagos fundos, grandes, não se podem comparar com os superficiais, mais pequenos, quanto a produção de peixe por unidade de área (Rawson, 1952). As grandes albufeiras das barragens (lagos artificiais) proporcionam uma pesca abundante durante os primeiros anos depois da respectiva construção (à medida que a energia acumulada na bacia de alimentação é explorada), tornando-se porém geralmente pobres como lagos produtores de peixe, conforme já foi observado (ver página 421). Tem-se insistido nas grandes e caras represas nos rios principais, quando, o caso é que uma série de barragens mais pequenas servindo os mesmos fins seria mais eficiente e mais barato. No Quadro 15-1 comparam-se duas propostas de planos de represas preparadas, independentemente, por diferentes empresas para a mesma região. O plano de múltiplas represas não só custaria um terço do correspondente a uma grande barragem, para igual superfície e quantidade de abastecimento de água ou de potencial de controlo de inundação, como também a pesca desportiva e a maior parte de outras utilizações, exceptuando a produção de energia eléctrica, ficariam melhor servidos por represas pequenas. Provavelmente, no que respeita à produção de energia depender-se-á no futuro largamente do combustível fóssil e da energia atómica, com redução consequente da necessidade de novas barragens hidroeléctricas.

A aquacultura para produção de alimento, como se pratica presentemente no Japão, envolve um ecossistema inteiramente diferente quando comparado com o cultivo de peixe de desporto, baseando-se o primeiro numa cadeia alimentar curta, suportada por entradas pesadas de fertilizantes, alimento, material vivo produzido em viveiro e energia de trabalho. Uma das oportunidades mais promissoras para a piscicultura num país próspero consiste em aproveitar o fluido proveniente do tratamento dos resíduos! A água aquecida proveniente das centrais eléctricas e de certos tipos de resíduos orgânicos domésticos ou industriais, diluídos ou parcialmente tratados através de uma série de tanques, podem proporcionar subsídios de energia para espécies adaptadas de peixes, moluscos, crustáceos e outros organismos que podem proporcionar alimento para o homem ou o animal, ou outros produtos úteis. Isto constitui uma parte do conceito de «parque de administração de resíduos», a analisar no próximo capítulo (ver também Figura 15-5). A piscicultura, assim organizada, poderá transformar a poluição num recurso.

A captura anual de peixe do mar subiu de 18 milhões de toneladas métricas (peso vivo) em 1938 para 55 milhões de toneladas em 1967 (ver estatísticas de pesca da FAO, 1967). Cerca de quatro quintos deste montante provém de três áreas, a saber, o Atlântico norte, o Pacífico oeste e norte, e o Pacífico frente à costa oeste da América do Sul. A recente exploração das anchovas peruanas, segundo se admite a pesca mundial naturalmente mais produtiva (ver página 108), contribui para uma grande parte do incremento na captura verificada nos anos recentes. Apenas um número relativamente

### Quadro 15-1

*Comparação de um Projecto de uma Grande Barragem no Rio Principal com um Projecto Alternativo de Barragens Mais Pequenas a Montante, Propostos para a Mesma Bacia Hidrográfica \**

	PROJECTO DE BARRAGEM NO RIO PRINCIPAL	PROJECTO DE MÚLTIPLAS BARRAGENS A MONTANTE
Número de barragens	1	34
Área da bacia de alimentação (km <sup>2</sup> )	505	492
Volume de armazenamento (10 <sup>3</sup> m <sup>3</sup> )	64 137	72 894
Área de superfície aquática para recreio (ha)	789	850
Superfície de albufeira (ha)	1 477	2 064
Várzeas inundadas (ha)	749	647
Várzeas protegidas (ha)	1 364	3 270
Custo total	\$6 000 000	\$1 983 000

\* Dados de Peterson (1952); em 1970 os custos seriam grandemente inflacionados.

pequeno de espécies contribui para o grosso da captura (ver página 548). Se bem que pareça estranho, apenas metade da captura é utilizada como alimento para o homem; a outra metade destina-se a alimento para as aves de capoeira e gado. Alongar a cadeia alimentar desta forma não faz muito sentido ecológico e apenas será económico enquanto o peixe constituir uma dádiva «gratuita» da natureza, capturada sem gastos em fertilizantes, em controlo de doenças e predadores, ou cultivo. Deste modo, embora a produção de alimento por unidade de área do oceano seja baixa, quando comparada com a criação de animais na área terrestre, representa uma utilização eficiente de recurso natural auto-sustentado. Até que ponto a produção alimentar produzida naturalmente a partir do mar pode ser incrementada constitui uma questão controversa. Alguns cientistas da pesca crêem que a produção atingiu um ponto culminante, ao passo que outros pensam que pode ser incrementada, embora não mais do que três ou quatro vezes (ver Holt, 1969; Ricker, 1969). A maricultura (aquacultura nas águas marinhas ou de estuário) só produziu, até agora, um importante complemento alimentar em poucas áreas, como, por exemplo, o Japão, a Indonésia e a Austrália (ver Bardach, 1969).

Foram analisadas no Capítulo 13, Secção 3, tanto as potencialidades como as limitações dos estuários para o cultivo de camarões, ostras e peixes. O alimento proveniente do mar constituirá um complemento de proteínas à produção de alimento na parte terrestre com importância crescente, embora a maior parte dos oceanos se não prestem a um cultivo intensivo por razões ecológicas já documentadas (ver páginas 77 e 521).



## 6. ORDENAMENTO DAS GRANDES ÁREAS DE PASTAGEM

Como já ficou assinalado quando da análise dos biomas de pradaria (Capítulo 14, página 620), o homem parece ter uma inclinação sinistra para abusar dos recursos das pradarias. Uma sucessão de civilizações deterioradas nas regiões de pradarias do mundo subsiste como prova muda deste facto. Quando um homem cria uma pastagem artificial à força de trabalho árduo e calafrios financeiros, não pensará em destruí-la por má utilização, do mesmo modo que não pensará em queimar a sua casa. Não obstante, como Leopold tão bem expressou (ver Secção 1 deste capítulo), o homem tem dificuldade em compreender a causa e o efeito inatos numa pastagem natural por ele não criada.

Para determinar a capacidade de sustentação de uma pastagem, quanto a animais de pastoreio, têm primordial importância dois aspectos: (1) a produtividade primária e (2) a percentagem de produtividade líquida que pode ser anualmente removida, mantendo-se as plantas herbáceas com reservas suficientes para permitir que a pastagem mantenha a futura produtividade, e especialmente para que suporte a pressão que ocorre nos períodos cíclicos de condições climáticas desfavoráveis (secas, etc.). Dado que a produtividade primária é mais ou menos uma função linear da queda pluviométrica (ver Figura 14-16), e sabendo-se que menos de metade da produção líquida anual deverá ser consumida pelo gado, está-se em condições de calcular quantos quilos de carne poderão ser produzidos (utilizando as eficiências de transferência ecológica; ver página 117) para uma dada queda pluviométrica, e ajustar, em conformidade, o número de animais. Contudo, isto não funciona assim tão facilmente, tendo em atenção que a distribuição sazonal da queda pluviométrica, a qualidade da forragem (especialmente a razão proteína-hidrato de carbono), a palatabilidade, a estação de crescimento, e assim por diante, complicam em conjunto a questão. Estudos utilizando fístulas do esófago e técnicas de microdigestão (ver Cook, 1964; Van Dyne e Meyer, 1964) mostram que o gado bovino é selectivo naquilo que come. Por estas razões, os administradores das pastagens verificaram que os indicadores da comunidade ou do ecossistema (ver Capítulo 5, Secção 6) proporcionam os meios mais práticos de determinar se uma pastagem está ou não a ser devidamente utilizada (Humphrey, 1949). São especialmente úteis as plantas designadas por «reductoras» cujo desaparecimento da pastagem (ver página 624) proporciona «sinais de advertência temporã» de sobrepastoreio. Caso se não atenda a estes sinais ocorre a invasão por «ervas daninhas» (anuais) de mau paladar e arbustos de deserto (artemisia, «*Prosopis*», etc.). Caso o sobrepastoreio continue, o resultado será essencialmente um deserto criado pelo homem. Uma vez estabelecida a vegetação de deserto, pode ser difícil substituí-la. Os roedores e os gafanhotos aumentam com o sobrepastoreio. Um controlo desnecessário de predadores pode agravar o problema dos roedores. As tentativas para reabilitar as pradarias apenas através do controlo dos roedores ou dos insectos

constituem um bom exemplo daquilo que Leopold designaria por «projecto de ordenamento isolado», que ignora a causa fundamental do problema.

O papel do fogo no ordenamento da pastagem foi analisado no Capítulo 5 (página 215); a interacção completa do fogo e do pastoreio ainda se encontra longe de estar compreendida. A possibilidade de aumentar a diversidade dos animais de pastoreio e as possibilidades de ordenar a caça nas pradarias africanas foram analisadas no Capítulo 14 (página 626).

Os estudos do pastoreio a longo prazo proporcionam o método experimental mais importante para o ordenamento da pastagem. Infelizmente, a maior parte dos estudos das estações experimentais não demoraram o tempo suficiente para cobrir os ciclos naturais nas condições atmosféricas. O Quadro 15-2 apresenta o resumo de um estudo relativamente prolongado que compara três intensidades de pastoreio. Os dados apresentados mostram que enquanto uma carga pesada produz um ganho económico a curto prazo (mais carne), a qualidade tanto do gado como da pastagem se degrada. Portanto, (1) o grau de existência máximo (população de bovinos) não é o óptimo para a manutenção da qualidade do gado e da pastagem e (2) a vantagem, a curto prazo, trazida pela carga excessiva obtém-se a expensas de danos, a longo prazo, para o ambiente. Na realidade, a intensidade de utilização leve, em que cerca de um terço da produção líquida é removido pelo pastoreio, constitui a utilização óptima, dado que a qualidade, tanto da pastagem como do animal, é melhorada e fica grandemente reduzida a probabilidade de danos severos durante as secas periódicas.

O efeito do pisoteio, devido aos animais de pastoreio, na compactação do solo também pode ter importância. Quando um número excessivo de animais fica confinado numa dada extensão por demasiado tempo, o solo pode tornar-se «compactado» e a produtividade ficar reduzida, mesmo depois de abandonado pelos animais. Fundamentalmente, a parte regeneradora-consumidora do ecossistema é impedida pelo deficiente arejamento do solo, e este por seu turno inibe o mecanismo de produção. Lavrar ou ripar com subsoladoras tem provado ser útil em pequenas pastagens, se bem que um tal método ficasse muito dispendioso para grandes extensões de terras de pastagem. Como o autor já pôs em destaque muitas vezes, é preciso considerar todo o ecossistema, não apenas os produtores. Expôs-se no Capítulo 14, Secção 6, a relação entre o comportamento migratório natural dos ungulados selvagens e o conceito de ordenamento de rotação do apascentamento.

Dado que as pradarias evoluíram ao longo de amplos períodos de tempo, durante os quais foram sujeitas a utilização variável por animais e pelo homem, o aspecto histórico da pastagem tem grande importância. As condições desfavoráveis podem não ser sempre o resultado da história recente do pastoreio. É preciso considerar a história do fogo e outros aspectos (Malin, 1953; Sauer, 1950). Para efeito de análises adicionais sobre os diversos aspectos do ordenamento da pastagem, vejam-se os livros de Stoddart e Smith (1955), Humphrey (1962), o simpósio editado por Crisp

**Quadro 15-2**  
*Modelo de Intensidade de Pastoreio \**

	INTENSIDADE DE PASTOREIO		
	<i>Leve</i> (1 vaca/ /8,4 ha)	<i>Moderada</i> (1 vaca/ /6 ha)	<i>Forte</i> (1 vaca/ /3,6 ha)
Existência média de vacas no final do período de cria (kg/ha)	360	454	726
Peso médio e individual das vacas no final da estação de cria (kg)	455	427	414
Peso médio dos bezerros produzido, no momento do desmame (kg)	173	165	161
Utilização da forragem; percentagem da vegetação acima do solo pastoreada durante a estação de cria	37%	46%	63%
Condições da pastagem no termo do período de 9 anos †	Melhorada	Não alterada	Deteriorada

\* Dados baseados num estudo de 9 anos em Cottonwood, Dakota do Sul, referido por Johnson *et al.* (1951).

† Baseadas na abundância relativa de plantas «indicadoras de regressão», isto é, de espécies procuradas pelo gado que tendem a decrescer com o aumento da pressão do pastoreio.

(1964) e as revisões da autoria de Costello (1957), Dyksterhuis (1958), Williams (1966) e Lewis (1969).

O modelo da intensidade de pastoreio constante do Quadro 15-2 tem aplicação mais ampla caso se escreva «homem» em vez de «boi» e «ambiente» em vez de «pastagem». O modelo ilustrará então: (1) que o grau máximo de existência (população humana) não é óptimo para a manutenção da qualidade do homem e do ambiente e (2) que o benefício, a curto prazo, obtido através da sobrepopulação dá-se à custa de prejuízos, a longo prazo, para o ambiente. Em boa verdade os «verdes pastos» dos salmos bíblicos simbolizam a responsabilidade moral do homem para com o seu ambiente.

## 7. DESSALINIZAÇÃO E MODIFICAÇÃO METEOROLÓGICA

A produção artificial em grande escala de água a partir do mar e a regulação artificial da produção de água pela atmosfera constituem duas modificações de recursos propostas, cujas potencialidades tanto para bem como para mal são perturbadoras! É possível prever para a humanidade muitos benefícios em consequência de tais alterações de recursos, embora também seja possível antecipar possibilidades muito reais de terríveis reveses ecológicos! Em face da gravidade das consequências de modificações

ambientais muito menos amplas, como já se observou neste e noutros capítulos, o ecologista propende a concluir que o homem não está ainda preparado para consertar o ciclo hidrológico global (tal como se ilustra por grandes linhas na Figura 4-8B) dado que (1) ainda não tem a capacidade de controlar alterações à escala global e (2) ainda não alcançou um conhecimento detalhado sobre a interação entre a corrente de energia e o ciclo biogeoquímico para realizar previsões precisas.

Existe um perigo muito pequeno na dessalinização em pequena escala da água do oceano para utilização como água potável em áreas urbanas costeiras densamente povoadas, muito embora se disponha com frequência de alternativas mais simples e menos dispendiosas, como por exemplo reciclar a água dos esgotos por um tratamento terciário completo (ver Capítulo 16). É coisa um tanto diferente promover a dessalinização em grande escala para utilização industrial e agrícola. Para começar outro sério problema de poluição é criado pelo grande gasto de energia necessário e pela acumulação de sal. Todas as análises de benefícios-custos que o autor viu (por exemplo, Clawson, Landsberg e Alexander, 1969) indicam que o custo de dessalinizar a água do mar, mesmo com a utilização da chamada energia atômica barata, é de uma ordem de grandeza maior que o valor da água em agricultura. A dessalinização para o uso agrícola não ajudaria o Médio Oriente, por exemplo, pelo menos enquanto a explosão da população e outros problemas sociais não forem primeiramente resolvidos. O valor de uma tal água dessalinizada para utilização industrial é também questionável até que a água reciclada possa reduzir a procura de abastecimento bruto.

Novamente, todos os relatórios globais preparados por grupos interdisciplinares de cientistas e tecnologistas reconhecidos (ver, por exemplo, o relatório da Ecological Society, 1966, e Cooper e Jolly, 1969), assim como por numerosos autores competentes (Waggoner, 1966; Sargent, 1967; MacDonald, 1968), recomendam, com insistência, uma *precaução extrema* na condução de experiências de modificação meteorológica *que neste momento visem qualquer tipo de ganho prático*; é necessário dispor primeiramente de numerosas análises de investigação orientada e de experiências. Em muitos casos, têm-se obtido resultados opostos aos que se esperavam. Por exemplo, embora uma sementeira de partículas nas nuvens tenha aumentado algumas vezes a queda pluviométrica, Lovasich e seus colegas (1969) deram notícia de que numa série de experiências a queda pluviométrica de Verão diminuiu mais do que aumentou. Manifestamente, a sementeira de partículas provocou uma cobertura de neblina ou de chuviscos que impediu, durante a tarde, o processo de acumulação de energia necessária para provocar tempestades, que constituíam normalmente a principal fonte da chuva de Verão.

Embora, como já foi assinalado nos Capítulos 2 (página 50) e 4 (página 152), o homem já tenha modificado inadvertidamente o clima, à escala tanto local como global, as experiências controladas de modificação das condições do tempo podem ter uma melhor justificação como um meio de obter o conhecimento necessário

para evitar os efeitos prejudiciais das modificações das condições do tempo que já estão em curso!

Dado que a maioria das pessoas vive agora nas cidades, é importante observar que as cidades não só poluem o ar, mas também modificam o clima. De acordo com Lowry (1967), as cidades são «armadilhas de calor» devido à absorção da radiação solar pelas superfícies verticais e à produção de calor pelas máquinas. Numa região de latitude média, as temperaturas do ar nas cidades são de 0,5 a 1,5 °C mais elevadas e a humidade 6 por cento mais baixa do que no espaço rural circundante. Devido à poluição por partículas, na cidade a nebulosidade é 10 por cento maior, o nevoeiro 30 a 100 por cento mais frequente (valor mais elevado no Inverno), a precipitação 10 por cento mais elevada, a insolação 15 por cento menor e a radiação ultra-violeta de 5 a 30% menos intensa.

## 8. USO DO SOLO

Quando a população humana de uma dada área é pequena, a má utilização do solo poderá apenas afectar as pessoas que por ela são responsáveis. Porém, à medida que a população aumenta, todos sofrem quando a terra é utilizada inadequadamente, dado que todos pagam eventualmente para a sua reabilitação ou, como costuma agora acontecer, todos sofrem uma perda permanente de recursos. Por exemplo, se as pradarias em regiões de baixa queda pluviométrica forem lavradas e semeadas com trigo (mau uso do solo), mais cedo ou mais tarde o resultado será uma «bacia de pó» ou um deserto temporário. A recuperação é dispendiosa, e todos como contribuintes terão de pagar. Caso a cobertura herbácea seja mantida e pastoreada moderadamente (bom uso do solo), não dará aso a que se desenvolva uma bacia de formação de poeira. Semelhantemente, se a falta de restrições locais de zonagem permite a construção de casas e fábricas em planícies sujeitas a inundações (mau uso do solo), então é inevitável a perda de um tal investimento (ou poderá este ser evitado apenas através de estruturas de controlo da inundação muito dispendiosas). Se, pelo contrário, as planícies inundáveis são utilizadas para recreio, silvicultura ou agricultura (boas utilizações do solo), aos impostos será acrescentado valor e não subtraído. O uso do solo é assim um empreendimento de toda a gente, e *a aplicação de princípios ecológicos ao planeamento do uso do solo é, no presente, indubitavelmente a aplicação mais importante da ciência do ambiente.*

Até hoje, a boa planificação da utilização do solo apenas acontece depois do homem ter primeiro danificado severamente a paisagem. É que, como disse Leopold: o homem não parece capaz de perceber um sistema que não tenha sido por ele criado e; portanto, parece ter necessidade de destruir parcialmente e de reconstruir, antes de serem compreendidas as limitações ao uso. Nos Estados Unidos da América, por exemplo, o primeiro planeamento do uso da terra bem sucedido seguiu-se a uma época de

destruição generalizada do solo resultante de sistemas de monocultura mal concebidos e de exploração do terreno que eram inapropriados para cultivos em linha. Da miséria criada pela erosão dos solos e pelas bacias produtoras de poeira, nasceu o movimento de conservação do solo que no presente constitui um exemplo extraordinário de um programa de conservação, dado que envolve a cooperação de gente do local, as suas universidades estaduais e os respectivos governos estadual e federal. Foram criados ao longo das fronteiras naturais distritos de conservação do solo, como seja uma grande bacia hidrográfica, e o programa de planeamento do solo e de educação passou para a população local com a ajuda técnica de universidades, a que foram concedidas terras, e de um departamento do governo federal (o U. S. Soil Conservation Service) criado por acção do Congresso. O sucesso do movimento de conservação do solo como um todo, e o alto prestígio que goza junto do público, deve-se, em grau não pequeno, à importância dada ao todo, isto é, à granja no seu conjunto e a toda a bacia hidrográfica. No desenvolvimento do programa preparam-se mapas de uso do solo, como se ilustra de uma maneira muito simplificada na Figura 15-4. A classificação do uso é baseada em características ecológicas naturais, como sejam o solo, o declive e as comunidades bióticas naturais, e os oito tipos de terras, apresentados na Figura 15-4, são cuidadosamente atribuídos a utilizações determinadas que podem ser mantidas sem perda de produtividade. Assim, os tipos I e II de terras compreendem áreas planas com bons solos agrícolas que podem ser cultivados continuamente, apenas com simples precauções como a rotação de culturas e o cultivo por faixas, ao passo que os tipos III e IV de solos (declives mais rápidos) requerem maiores restrições se cultivadas, por exemplo, pousios periódicos, culturas perenes ou pastagens em rotação. Os tipos V a VII não são adequados ao cultivo e deverão ser utilizados para pastagens permanentes, culturas arbóreas, ou mantidas no seu estado natural (para floresta desenvolvida naturalmente e vida silvestre, por exemplo). O tipo VIII (inclinações rápidas, solo delgado) apenas é produtivo, no seu estado natural, como habitat de caça, animais produtores de peles, produtos florestais, ou pelo seu valor de recreio como paisagem, protecção da bacia hidrográfica, ou outros usos; estas últimas utilizações são com frequência mais importantes do que qualquer «cultura» que a terra possa produzir. Na maioria dos casos, os pauis e os pântanos deverão provavelmente ser, nos dias de hoje, classificados como terras do tipo VIII, dado que o respectivo valor como reservas de água e habitats de vida silvestre excede os que têm como terra de cultura recuperada, uma vez que o aumento das produções pode agora ser obtido nas terras de cultura existentes. Veja-se Graham (1944) para efeitos de uma revisão sobre o planeamento do uso do espaço rural.

Não obstante os sucessos do passado, a profissão de conservador do solo tendeu a «adormecer sobre os seus louros» e não está a acompanhar os tempos. Por exemplo, está agora a ser dedicado um demasiado esforço para criar mais terra

de cultura, canalizando cursos de água, drenando paus e pântanos, e assim por diante, com grandes despesas públicas, enquanto nada está a ser feito para salvar da destruição por um desenvolvimento urbano mal planeado as excelentes terras de cultura existentes. A preparação de profissionais de ordenamento do solo nas universidades estatais está muito obsoleta e carece de uma considerável expansão e pós-graduação, em termos de ciência quantitativa, ciência social, ecologia da poluição e ecologia humana. Por outras palavras, o movimento de conservação do solo, em particular, e a ciência do ordenamento do solo, em geral, precisa ir mais longe do que a sua orientação actual, demasiado retringida à cultura agrícola, à pastagem, ou à silvicultura, para considerar o complexo da paisagem urbana e rural, onde agora se colocam os problemas mais prementes (ver E. P. Odum, 1969a).

Como já se viu, o planeamento de utilização da terra para as áreas urbanas é presentemente uma necessidade crítica; é a qualidade deteriorada do ambiente

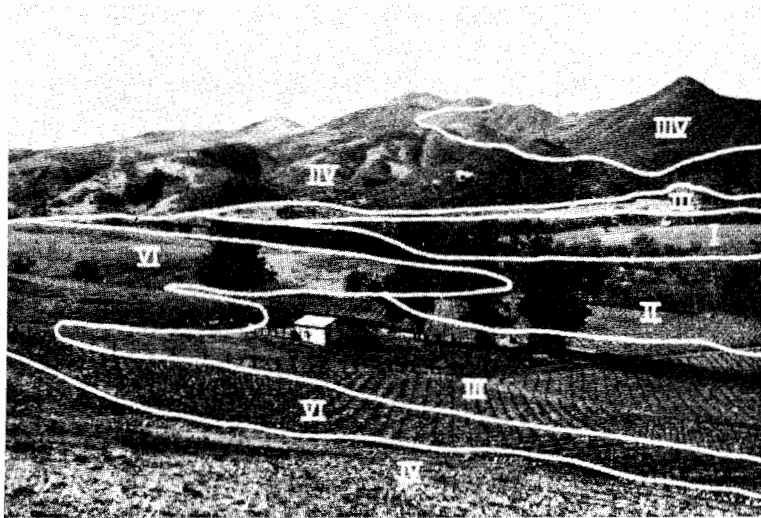


Figura 15-4. Classificação do uso do solo. Ver texto para efeitos de explicação. (Fotografia do U. S. Soil Conservation Service.)

urbano e suburbano, muito mais do que os campos de algodão em processo de erosão, que ameaçam o sistema social e económico tomado no seu conjunto. Preparar e executar bons planos de uso do solo é infinitamente mais difícil nas áreas urbanas do que nas áreas cultivadas ou nas bacias hidrográficas rurais, por motivo dos problemas humanos sociais envolvidos e, especialmente, dada a imensa diferença em matéria de valor económico que agora se atribui a utilizações distintas. As áreas de cultivo são geralmente avaliadas e compradas ou vendidas como um todo (com todos os tipos de solos considerados como partes integrantes e valiosas) em contras-

te com a terra urbana, onde a propriedade comercial é avaliada por um valor muitas vezes superior ao da terra do espaço livre, mesmo que a prazo ambas sejam igualmente importantes na manutenção de uma cidade de qualidade. Assim sendo, o planeamento bem sucedido do uso da terra urbana (uma coisa que até agora não foi conseguida em parte alguma) requererá bases legais, económicas e políticas mais fortes do que as necessárias para levar por diante as reformas relativas à conservação do solo.

O Quadro 15-3 põe em contraste as consequências da utilização do solo, planeada e não planeada, numa área com 18 000 hectares, próxima de uma grande cidade do leste que tem no presente aproximadamente 20 000 pessoas, mas que está projectada para crescer até às 110 000 ou porventura para 150 000, por volta do ano

### Quadro 15-3

#### *Comparação do Desenvolvimento Não Planeado (Incontrolado) e Planeado (Uso Óptimo do Solo) de uma Área Urbano-Suburbana em Rápido Crescimento\**

	ANO DE 1970, POPULAÇÃO 20 000 HAB.	PROJECCÃO DA POPULAÇÃO PARA O ANO 2000: 110 000 HAB.	
		<i>Desenvolvimento não Planeado (Incontrolado)</i>	<i>Plano para o Uso Óptimo</i>
Área desenvolvida	13 000 acres	38 000 acres	30 000 acres
Residencial	7 500	26 000	21 300
Comercial	500	700	630
Industrial	70	300	70
Institucional	2 500	5 500	3 000
Estradas	2 500	5 500	5 000
Espaço Livre («área não desenvolvida»)	32 000	7 000 †	15 000
Parques de eliminação de resíduos	0	0	1 000 ††
Parques de recreio	500	2 000	5 000
Agricultura e silvicultura	11 500	0	2 000 §
Áreas naturais	20 000	5 000	7 000
Total de acres	45 000	45 000	45 000
Percentagem de espaço livre	71 %	16 %	33 %

\* Dados adaptados de um plano para a área urbana de Maryland preparado por Wallace-McHarg Associates, 2121 Walnut Street, Philadelphia, complementado com novos conceitos de planos de espaços livres, por E. P. Odum.

† O desenvolvimento incontrolado previsto para uma densidade de população de 150 000 reduziria o espaço livre a zero!

†† Terrenos envolventes ou vizinhos das estações de esgotos industriais e municipais onde podem ser localizadas extensas lagoas de tratamento de resíduos, ou outros serviços de redução da poluição, para efeitos de tratamento terciário, eficiente e a baixo custo, de todos os resíduos.

§ Poderia incluir não só hortas mas também quintas e florestas de demonstração, como laboratórios didácticos para escolas e universidades.

|| Incluindo todas as encostas declivosas, ravinas, áreas de inundação, paus e lagos existentes em 1963, juntamente com amostras das áreas de floresta madura e terras marginais para a agricultura existentes, recuperadas para uso como área natural.



2000. Como se ilustra na coluna 3, o planeamento judicioso do desenvolvimento residencial e outros pode preservar um terço da área como espaço livre, incluindo espaço adequado para tratamentos terciários seminaturais não dispendiosos e eficientes, tanto para os resíduos industriais como domésticos, em lagoas e terraplanagens bem planeadas localizadas num parque amplo, ao ar livre, com dispositivo de tratamento de resíduos (o conceito de parques com dispositivo de tratamento de resíduos será considerado mais detalhadamente no próximo capítulo). Como se ilustra na Figura 15-5, um desenvolvimento planeado dessa natureza pode ser alcançado mediante (1) desenvolvimento em enxame de habitações residenciais à volta dos centros das vilas ou cidades, com cada unidade separada por largas faixas verdes e (2) mantendo os vales dos cursos de água, os declives rápidos, os lagos, pauis e áreas de recarga aquífera, e as áreas de tratamento de resíduos, livres de casas, construções e outras utilizações de elevada densidade. Sem uma tal planificação, poderia muito bem ocorrer que por volta do ano 2000 não existisse qualquer espaço livre, caso em que se teria o mesmo tipo de calamidade urbana, poluição crónica e desordem social que hoje se observa nas cidades mais velhas não planeadas. Assim, as cidades planeadas são agora tão necessárias como as áreas cultivadas planeadas, embora a projecção dos modelos, do Quadro 15-3 e da Figura 15-5, para o mundo real da economia haja de requerer alguma coisa de muito mais forte do que os conceitos de zonagem dos dias de hoje, bem como um novo tipo de planeador urbano que seja em parte ecologista e em parte tecnocrata. Os lucros a curto prazo que se podem obter através da exploração da área urbana são tão grandes que é difícil para as pessoas antever os reveses socioecológicos e os excessos que acompanham o crescimento não controlado (ver Capítulo 9, Secção 3). A sociedade precisa de encontrar, rapidamente, um meio de aplicar os princípios cibernéticos à máquina urbana.

Poderá acontecer perfeitamente que o *Design with Nature* (McHarg, 1969) possa vir a constituir o livro mais importante publicado nos anos 60. Este belo volume ilustrado mostra como a paisagem natural pode proporcionar as directrizes para o desenvolvimento urbano de qualidade. Pela primeira vez, num único livro, de leitura fácil, é apresentado um caso documentado de planeamento urbano total de uso do solo, partindo do princípio de que o desenvolvimento incontrolado (parafraseando McHarg), alastrando indiscriminadamente, oblitera a paisagem com congestionamento e poluição e destrói irrevogavelmente tudo o que é belo e memorável, por muito bem projectados que estejam os locais de habitação e as próprias residências individuais.

Voltando agora à totalidade da paisagem urbana e rural, é evidente que (1) uma área natural de espaço livre constitui uma parte necessária do ambiente total do homem e (2) o planeamento do uso da terra pode constituir o meio mais efectivo de evitar a sobrepopulação da própria espécie humana, proporcionando algo

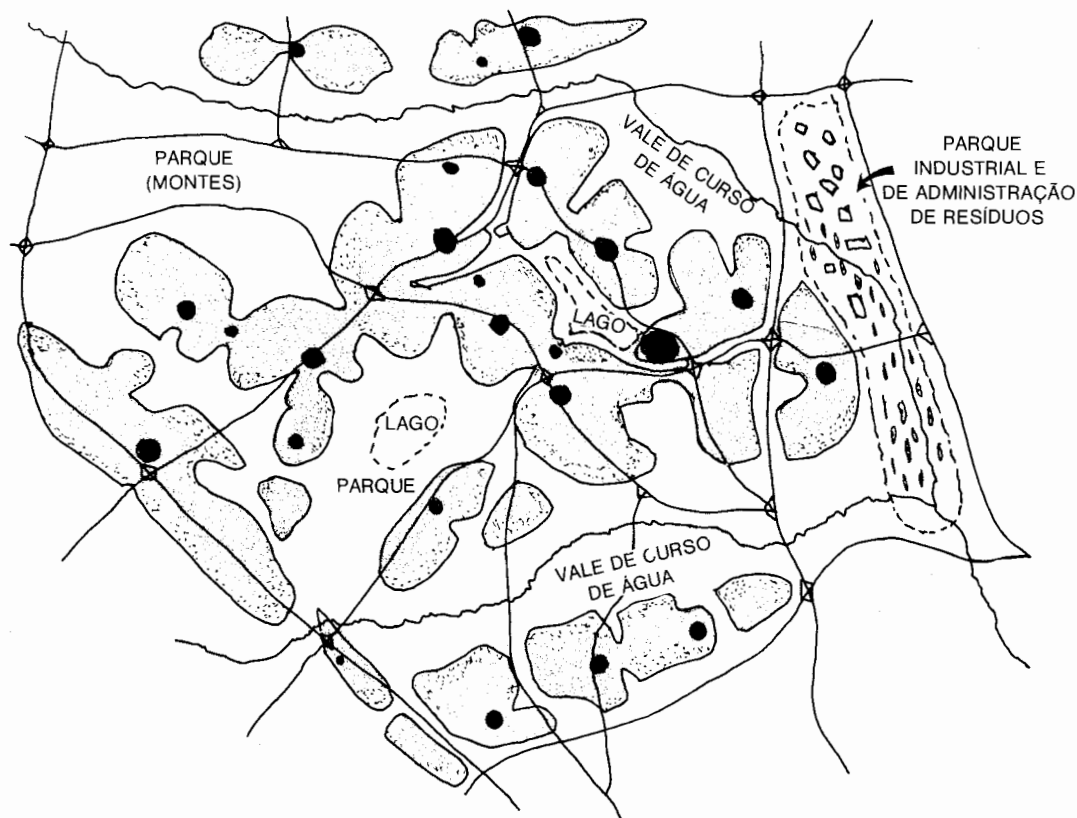
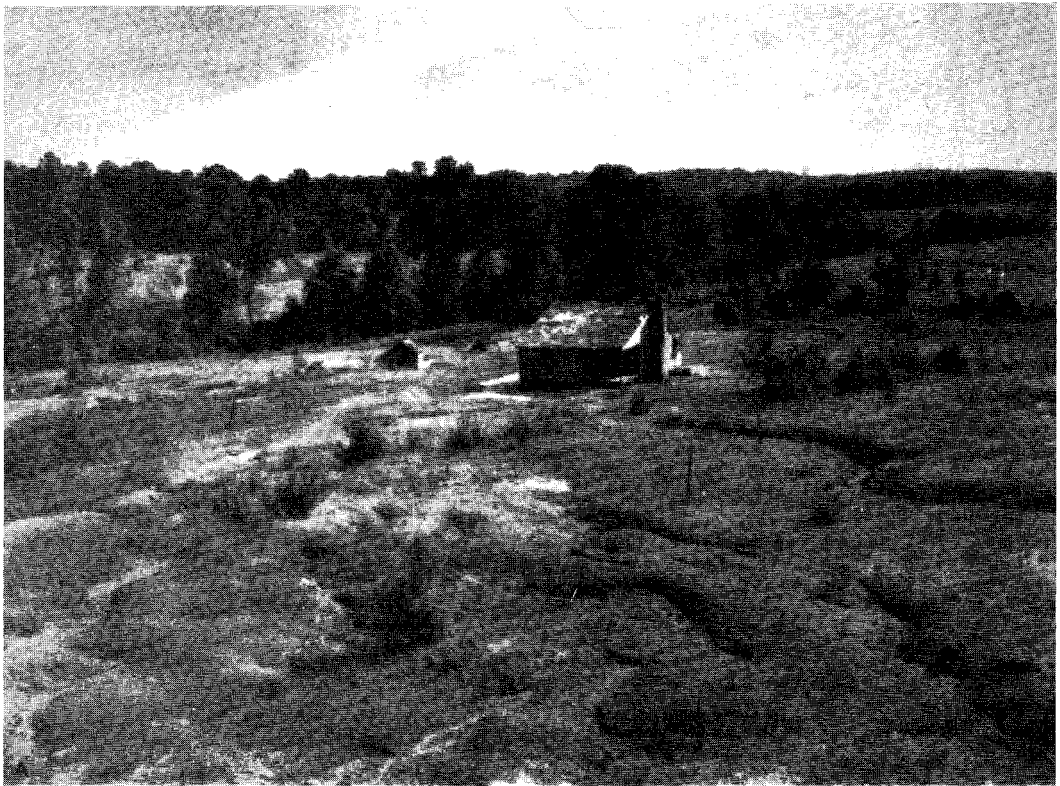


Figura 15-5. Um desenvolvimento urbano planejado para 110 000 pessoas, em 18 000 ha, que preserva a qualidade ambiental, a beleza natural, e proporciona espaço amplo para recreio e controle da poluição. Uma grande parcela do «espaço livre» (áreas do diagrama não sombreadas) é preservada (1) mediante o desenvolvimento de agregados de construção residencial (indicam-se duas densidades) à volta dos centros, cidades e vilas (círculos negros), separados por largas faixas verdes ou parques, e (2) deixando livres os vales dos cursos de água, os lagos e áreas de valor paisagístico. As unidades industriais estão situadas num parque muito grande de administração de resíduos (à direita no diagrama) com espaço para unidades de tratamento de resíduos, lagoas de oxidação, aterros, e outros meios de degradar, recuperar, conter, ou reciclar resíduos e água. (Reproduzido de Wallace, McHarg, Roberts e Todd Associates bulletin «Plan for the Valleys», página 59, com adição do parque de administração de resíduos.)

semelhante ao controlo «territorial» (ver páginas 335-338), Aqui está aquilo com que se vão enfrentar os Estados Unidos da América no próximos 50 anos. Em 1970, a densidade média da população dos E.U.A. (e, de uma forma curiosa, também do mundo) é de *uma pessoa por quatro hectares de área terrestre livre de gelo*. Mesmo com a esperada redução nos índices de natalidade a população dos E.U.A. *duplicará nos próximos 30 a 50 anos, deixando os americanos apenas com dois hectares para cada homem, mulher ou criança*. Embora seja apenas preciso um oitavo de hectare para produzir

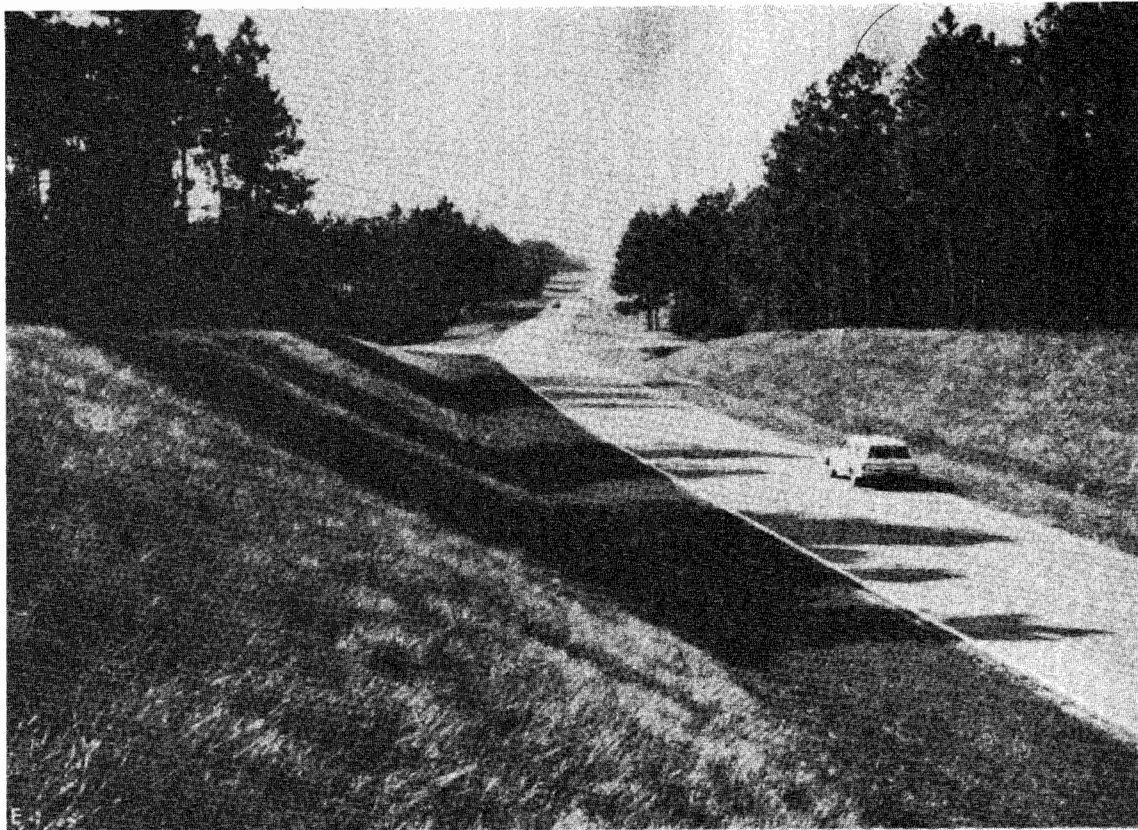


*Figura 15-6.* Utilização do solo – boa, má e descertada. *A.* Deficiente utilização agrícola do solo, traduzida por severa erosão, casas abandonadas e pobreza. (Fotografia de U. S. Forest Service.) *B.* Boa utilização agrícola do solo: cultura em faixas de milho e forragem, em terra de tipo II (ver Figura 15-4). (USDA - Soil Conservation Service.)



*Figura 15-6. C. Destruição e desperdício desnecessários numa operação de exploração de madeira. (Fotografia do Soil Conservation Service.) D. As árvores do andar inferior, os arbustos, o solo, a beleza natural e a capacidade de retenção de água preservadas após uma operação de extracção bem conduzida. (Fotografia do U. S. Forest Service.)*



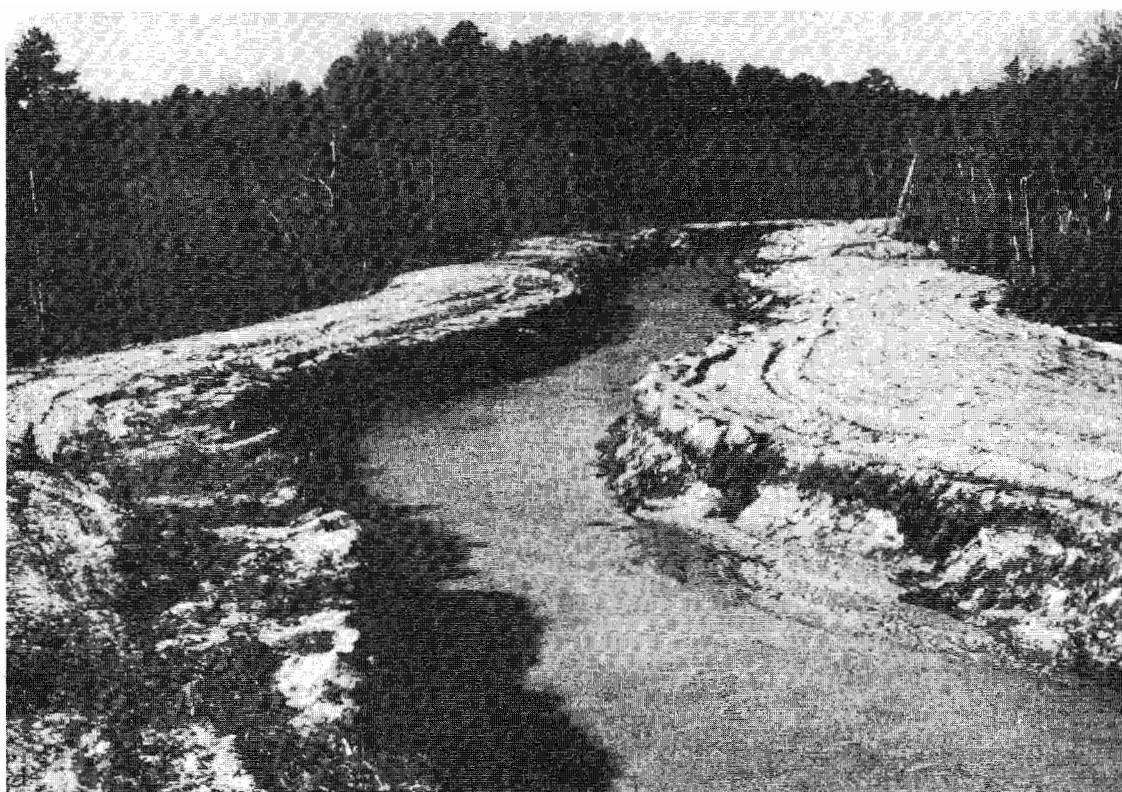


*Figura 15-6. E. Bermas de estrada semeadas segundo esquema bem concebido de uma comunidade «semi-natural» de duas espécies de gramínea e uma de trevo, que apenas requiere fertilização e manutenção moderadas. (USDA - Soil Conservation Service.) F. Reabilitação de caminhos de extração de madeira e trilhos de arrasto com uma mistura de trevo-gramínea semelhante à ilustrada em E; as vias de extração não protegidas contribuem frequentemente para a maior parte da erosão que ocorre após a remoção de madeira. (Fotografia do U. S. Forest Service.)*

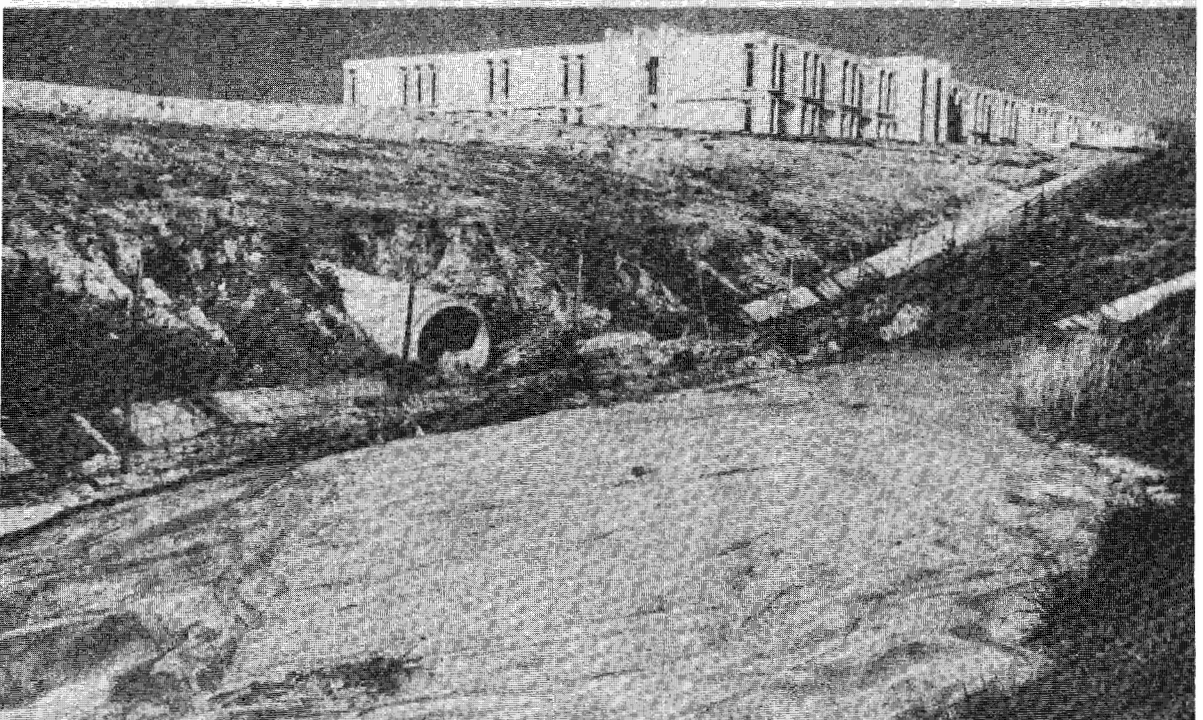
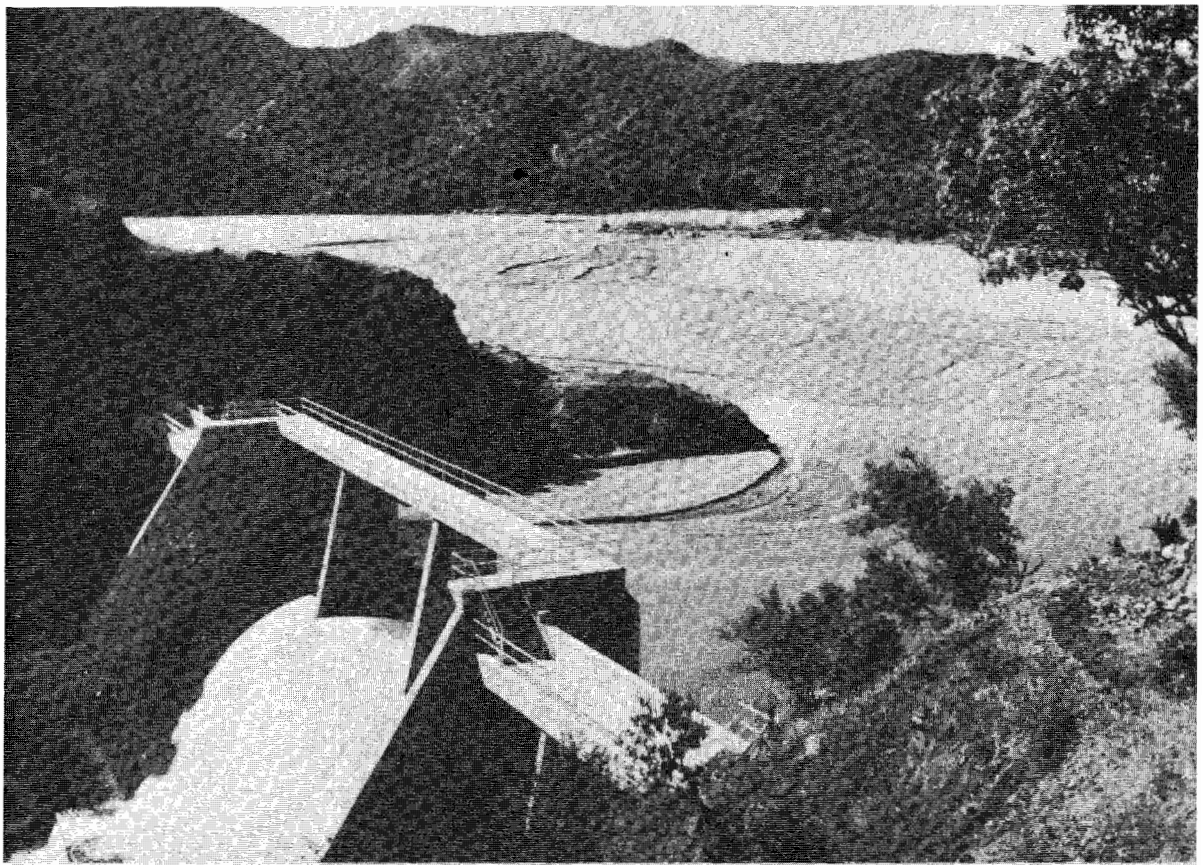


*Figura 15-6. G. Rearborização de uma área de antiga mina a descoberto, neste caso um processo lento e difícil porque o solo não foi recuperado antes da plantação das árvores; muitos estados obrigam presentemente os mineiros a recuperar e a plantar logo após a extracção. (Fotografia do U. S. Forest Service.) H. Drenagem ácida não controlada de uma mina de carvão, um problema comum e geralmente negligenciado nas regiões de minas de carvão. (Fotografia do U. S. Forest Service.)*



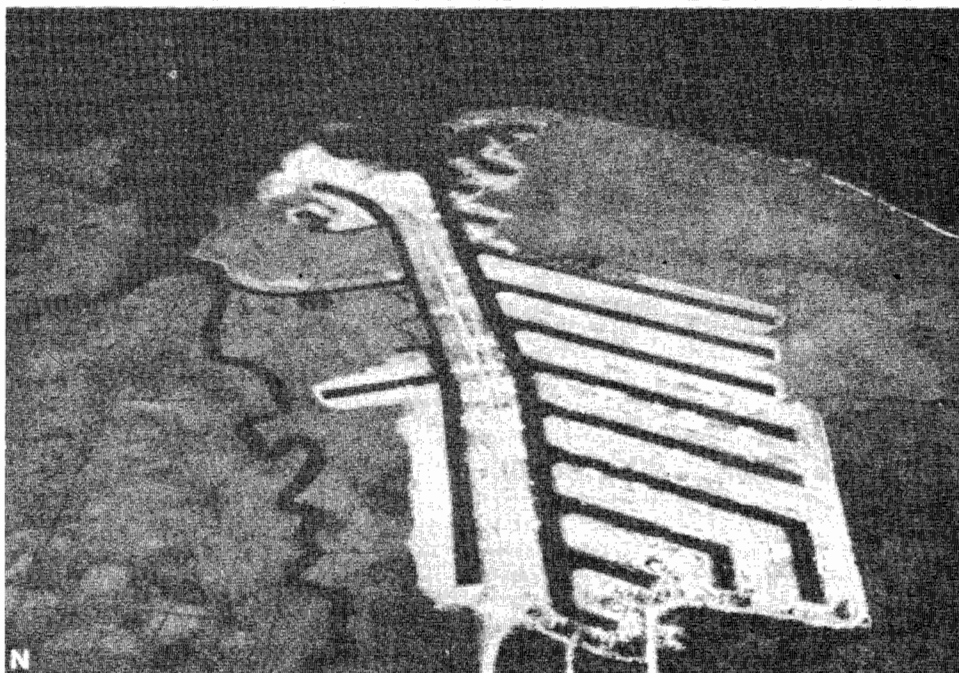
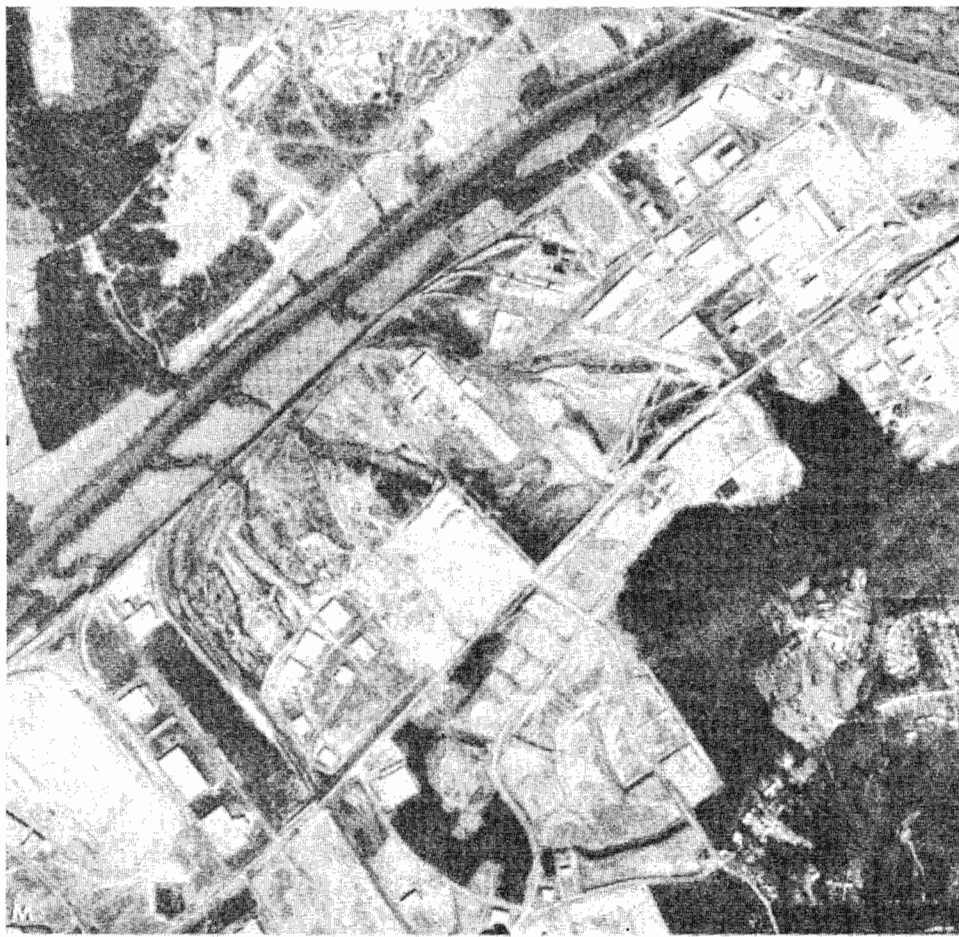


*Figura 15-6. I. Canalização de um curso de água para drenar terras húmidas e conduzir as águas das tempestades mais rapidamente, embora com o risco de baixar a toalha freática, de reduzir a caça e a pesca, e de sedimentação e inundações para jusante, ao longo do curso. (Fotografia de Georgia Game and Fish Commission.) J. Curso de água natural com leito de inundações protegido por vegetação, assegurando uma alta qualidade da água para jusante sem qualquer encargo para os contribuintes da região. (Fotografia da Georgia Game and Fish Commission.)*



*Figura 15-6. K. Albufeira de uma barragem com uma bacia de alimentação não protegida, completamente assoreada em menos de seis anos. (Fotografia do U. S. Forest Service.) L. Imperdoável (se não mesmo criminoso) negligência pelas condições do ambiente na construção de um complexo industrial. (USDA - Soil Conservation Service.)*





*Figura 15-6. M. Desenvolvimento urbano sem plano nem controlo, que se estende sem atender à protecção do curso de água, da terra inundável e do solo, à defesa contra a poluição, às cortinas verdes, ao recreio, ou à beleza natural (para um desenvolvimento urbano planeado mantendo valores naturais e culturais (ver Figura 15-5). (USDA - Soil Conservation Service.) N. Desenvolvimento indesejável de habitações num estuário, que, não só destrói áreas e viveiros de alimento marinho, como é vulnerável a frequentes danos por acção de tempestades (ver também Figura 13-6). (U. S. Fish and Wildlife Service.)*

as calorias suficientes para sustentar uma pessoa, o tipo da qualidade da dieta que se pretende — uma dieta que inclua bastante carne, fruta, e legumes — implica uns 0,6 hectares por pessoa. É necessário, para além disso, uma área de 0,4 hectares por pessoa para a produção de fibras (papel, madeira, algodão) e uma área complementar de 0,2 hectares para estradas, aeroportos, construções, e outros habitats inteiramente artificiais. Assim sendo apenas ficariam 0,8 hectares, por pessoa, para todos os restantes usos diversos que fazem do homem algo mais do que uma «máquina orgânica». Aquilo que com frequência se não imagina é que uma nação próspera requer mais espaço e recursos *por pessoa* do que uma nação subdesenvolvida, pelo que as densidades, tanto óptima como de saturação, se situam a um nível muito baixo. Veja-se E. P. Odum (1970) para efeitos de uma análise adicional deste método «per capita» para determinação da densidade óptima da população humana.

Pode-se agora apostar fortemente na afirmação de que um adequado espaço vital livre de poluição, e não o alimento, será a chave para determinar a densidade óptima para o homem. Por outras palavras, a dimensão e a qualidade do «ecos» ou «casa ambiental» deverá constituir a condição limitante, e não o número de calorias que é possível extorquir implacavelmente da terra. O Globo pode alimentar mais «corpos quentes» mantidos em lotes alimentados em condições poluídas, como acontece com tantos animais domésticos, do que pode suportar seres humanos de qualidade que tenham direito a um ambiente livre de poluição, uma oportunidade razoável de liberdade individual e uma diversidade de opções para a busca de felicidade. Um objectivo razoável consiste em assegurar que pelo menos uma terça parte de toda a área terrestre permaneça no estado de espaço livre protector. Isto significa que uma tal porção do ambiente total deverá manter-se como património nacional, estatal ou municipal, como parques, refúgios, cinturões verdes, áreas silvestres, e assim por diante, ou caso seja de propriedade privada, deverá ser protegido por condicionamentos paisagísticos, zonagem e outros instrumentos legais concretos. A dependência em que se encontra a cidade do espaço rural, para todos os seus recursos vitais (alimento, água, ar, e assim por diante) e a dependência do campo relativamente à cidade quanto a recursos económicos devem tornar-se de tal modo reconhecidos que a actual política de confrontação que existe entre as populações rurais e urbanas seja removida. De algum modo, a ecologia e a economia hão-de fundir-se (como foi destacado na página 58, estas duas palavras são derivadas de uma raiz comum). Antes que possa ocorrer uma integração urbano-rural bem sucedida é necessário que tenha lugar uma evolução para algo semelhante àquilo que Boulding (1966) chamou a «economia da nave espacial»; entretanto, os planeadores urbanos e rurais terão de fazer o melhor que puderem com os seus projectos separados.

As Figuras 15-6A a N põem em contraste o bom e o mau uso do solo; estas fotografias contam as suas próprias histórias.

## Capítulo 16 — POLUIÇÃO E SAÚDE AMBIENTAL

---

A poluição consiste numa alteração indesejável nas características físicas, químicas ou biológicas do ar, do solo e da água que podem afectar, ou afectarão, prejudicialmente a vida do homem ou a de espécies desejáveis, os nossos processos industriais, condições de vida e património cultural; ou que pode, ou poderá, malbaratar ou deteriorar os nossos recursos em matérias-primas. Os poluentes são resíduos de coisas que o homem faz, utiliza e deita fora. A poluição aumenta não apenas porque o espaço disponível por pessoa se torna mais pequeno à medida que os seres humanos se multiplicam, mas também porque o uso por pessoa cresce continuamente, determinando o aumento ano a ano daquilo que cada um deita fora. À medida que a Terra vai ficando mais povoada, deixa de haver uma «fuga». O caixote do lixo de uma pessoa é o espaço vital de outra. (\*)

(Aos poluentes de «desperdício» é preciso adicionar os poluentes que constituem os subprodutos inevitáveis do transporte, da indústria e da agricultura; à medida que estas actividades humanas se expandem, o mesmo acontece com a poluição.)

Já se tem insistido com ênfase na afirmação de que a poluição é presentemente o factor limitante mais importante para o homem (ver especialmente páginas 54, 647 e 683). Os esforços que seria presentemente necessário desenvolver para reduzir e prevenir a poluição poderiam bem proporcionar o retrocontrolo negativo que impedisse o homem de saquear completamente os recursos do planeta, destruindo-se conseqüentemente a ele próprio. No mundo profundamente dividido do homem, o problema apenas difere quanto a um aspecto: nas nações subdesenvolvidas (70 por cento da população humana mundial) a escassez de alimento disponível e de recursos encontra-se associada à poluição crónica e a doenças provocadas

---

(\*) Da Introdução a «Waste Management and Control», um relatório do Committee on Pollution, National Academy of Sciences, 1966.

pelos resíduos do homem e dos animais, ao passo que nas nações ricas ou desenvolvidas (30 por cento da população humana mundial) a poluição química agro-industrial é presentemente mais grave do que a poluição orgânica. Além disso, a poluição global do ar e da água, proveniente fundamentalmente dos países desenvolvidos, ameaça toda a gente (ver Singer, 1969). Nos diversos capítulos da Parte 1 deste texto, foi assinalada a importância dos princípios ecológicos no que respeita tanto às causas como à resolução de problemas de poluição específicos. Uma vez que para lutar contra a poluição, tanto à escala global como local, é necessário recorrer ao método ecossistemático ou holístico, tentar-se-á facultar neste capítulo uma visão de conjunto, seguida por um sumário breve de várias das áreas de poluição que estão a atrair atenção muito generalizada do público. As reformas e as soluções nestas áreas especialmente críticas poderão indicar o caminho para a solução total.

Os melhores livros de texto sobre poluição são os diversos relatórios preparados pela National Academy of Sciences ou pelo President's Science Advisory Committee, por exemplo, o relatório Tukey (1965) «Restoring the Quality of Our Environment», o relatório Spilhaus (1966) «Waste Management and Control», o relatório Daddario (1966) «Environmental Pollution» e o relatório Miller (1967) «Applied Science and Technological Progress»: Estes e outros relatórios, que sem qualquer dúvida serão futuramente publicados, podem obter-se a custo muito moderado através do «Superintendent of Documents, National Academy of Sciences, Washington, D.C.». Benarde (1970) proporcionou um breve resumo em edição de «livro de bolso» dos diversos tipos de poluição e respectiva redução. Hynes (1960), Hawkes (1963) e Warren (1971) proporcionaram introduções ao estudo da poluição da água. Nas secções seguintes serão destacadas outras referências.

## 1. O CUSTO DA POLUIÇÃO

O custo da poluição mede-se de três maneiras, todas elas se adicionando para realçar a existência de uma carga terrível e crescentemente intolerável para a sociedade humana: (1) A perda de recursos através de uma exploração esbanjadora desnecessária, dado que, tal como foca o relatório da National Academy, a «poluição é muitas vezes um recurso fora de sítio». (2) O custo da redução e do controlo da poluição, de que se ilustra na Figura 16-1A a projecção de um exemplo; observe-se que enquanto o tratamento dos esgotos e dos resíduos sólidos (lixo) é no presente o mais dispendioso, a projecção do custo da redução dos resíduos muito mais tóxicos, provenientes dos veículos a motor e da produção de energia, aponta para um aumento de 100 vezes nos próximos 30 anos (para a hipótese da continuação do tipo de crescimento urbano não controlado examinado na Secção 8 do capítulo anterior). (3) O custo em saúde humana. O reconhecimento deste aspecto do custo da poluição

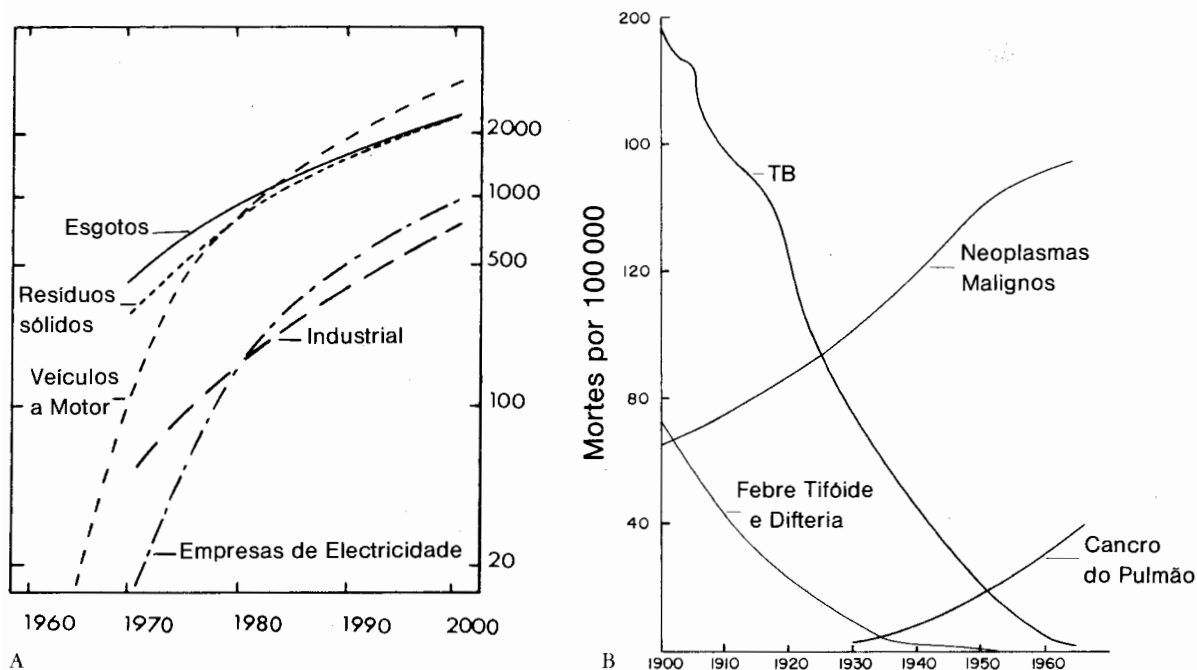


Figura 16-1. O custo da poluição. A. Projeção do custo para o consumidor, em milhões de dólares, do controlo dos poluentes primários na Bacia do Rio Delaware. Observe-se que os esgotos e os resíduos sólidos absorveram a parte principal dos impostos em 1970, mas pelo ano 2000 o custo do controlo da poluição devida ao desenvolvimento industrial dos veículos a motor e à produção de energia terá aumentado de 10 a 100 vezes, a menos que a futura expansão seja planeada e controlada. (Gráfico preparado com dados do «Waste Management and Control», National Academy of Sciences, ver Spilhaus, 1966.) B. O declínio impressionante na mortalidade provocada por doenças infecciosas (tuberculose, febre tifóide e difteria), acompanhada pela subida, igualmente impressionante, na mortalidade por doenças malignas que se supõem relacionadas com a poluição. (Dados de R. D. Grove e A. M. Hetzel: «Vital Statistics rates in the United States, 1940-1960». National Center for Health Statistics, PHS Publ. n.º 1677.)

contribuirá, provavelmente, para alarmar o homem, egoísta e egocêntrico, quanto ao perigo crescente, mais do que qualquer outro tipo de custos, escamoteados aliás com demasiada facilidade pelos cálculos de «custos-benefícios» a curto prazo feitos a nível local. A Figura 16-1B constitui um modelo dramático do que está a acontecer no sector da saúde pública nos Estados Unidos da América do Norte. À medida que a mortalidade humana por doenças infecciosas apresenta um declínio abrupto, a mortalidade e as enfermidades provenientes de doenças respiratórias e o cancro, relacionados com o ambiente, têm mostrado um progresso igualmente súbito. Num estudo recente sobre o custo da poluição na saúde humana, Lave e Seskin (1970) avaliaram que uma redução de 50 por cento na poluição do ar em áreas urbanas poderá poupar anualmente, só por si, dois biliões de dólares no custo acumulado de

cuidados médicos e de horas de trabalho perdidas por doença, não incluindo o «custo» da miséria humana e da morte ou invalidez provocadas por acidentes de automóvel e industriais. Estes autores documentam uma forte relação entre todas as doenças respiratórias e a poluição do ar; vão mesmo ao ponto de admitir que há um elevado grau de prova, relacionando toda a mortalidade pelo cancro com a poluição. A medida que as pressões ambientais sobre o corpo humano aumentam, muitos cientistas da área da medicina temem um «boomerang» nas doenças infecciosas, não só por motivo de uma redução na resistência do corpo, mas também porque viroses (ligadas com o cancro na opinião de muitos) e outros organismos patogénicos se introduzirão cada vez mais através das instalações de tratamento de água e de processamento de alimentos, à medida que, à entrada, a qualidade da água e dos alimentos se vai deteriorando. Tanto o tratamento da água como o tratamento dos resíduos (até agora considerados como problemas separados) deverão ser hoje reunidos num sistema de «reciclagem», como será examinado na Secção 3 (ver também página 133). Já se destacaram as consequências da aglomeração sobre a conduta e a quebra na estrutura social que acompanha qualquer declínio na qualidade do ambiente (ver página 402). Maurice Visscher (1967) declara, num outro relatório da National Academy, que a saúde mental é hoje provavelmente a causa principal da morbidez e da incapacidade humanas.

## 2. OS TIPOS DE POLUIÇÃO

Classificar a poluição pode ser tão difícil e confuso como classificar os lagos ou outros fenómenos naturais (ver Capítulo 11, página 500). As classificações de acordo com o ambiente (ar, água, solo, etc.) e os poluentes (chumbo, dióxido de carbono, desperdícios sólidos, etc.) são, naturalmente, métodos largamente utilizados. Podem ser escritos, e sê-lo-ão, extensos livros sobre cada um destes componentes. Porém, de um ponto de vista da totalidade da redução da poluição (isto é, de um ponto de vista de ecossistema) é importante que se reconheçam primeiro dois tipos básicos de poluição.

Em primeiro lugar, estão os *poluentes não degradáveis*, os materiais e os venenos que ou não se degradam ou apenas o fazem muito lentamente no ambiente natural, como, por exemplo, as embalagens de alumínio, os sais de mercúrio, as substâncias químicas fenólicas de cadeia longa e o DDT — por outras palavras, substâncias relativamente às quais não se desenvolveram processos de tratamento natural que possam compensar a intensidade com que o homem as faz entrar no ecossistema. Tais poluentes não degradáveis não só se acumulam como também são com frequência «biologicamente amplificados», à medida que se deslocam nos ciclos biogeoquímicos e ao longo das cadeias alimentares (ver página 112 para efeitos

de explicação do conceito de «amplificação biológica»). Também se combinam frequentemente no ambiente com outros compostos, com produção de toxinas adicionais. Para este tipo de poluentes, o único «anulamento» possível consiste na sua remoção ou extracção do sistema ambiental que suporta a vida. Se bem que isto seja possível numa pave espacial temporária, pequena (ver Capítulo 20), a eliminação de muitos desses poluentes da biosfera seria virtualmente impossível (como seria possível anular o chumbo do ar que se respira obrigando 2 mil milhões de indivíduos a usar máscaras anti-gás?). A solução óbvia e razoável (embora seja mais fácil de definir do que de aplicar) consiste em proibir o lançamento de tais matérias no ambiente geral (ou pelo menos controlar a intensidade da entrada, com o objectivo de evitar a acumulação tóxica), ou em suspender completamente a produção dessas substâncias (isto é, encontrar substitutos mais degradáveis).

Em segundo lugar, estão os *poluentes biodegradáveis*, como por exemplo o esgoto doméstico, que podem ser rapidamente decompostos por processos naturais ou em sistemas de engenharia (como por exemplo uma estação municipal de tratamento de esgotos) que reforçam a grande capacidade da natureza para decompor e reciclar. Por outras palavras, esta categoria inclui aquelas substâncias para as quais existem mecanismos naturais de tratamento de resíduos. O calor, ou a poluição térmica, pode ser considerado nesta categoria, uma vez que é disperso por meios naturais, pelo menos dentro dos limites impostos pelo equilíbrio calórico total da biosfera (ver Capítulo 3, Secção 1).

Surgem problemas com a poluição de tipo degradável quando a entrada no ambiente excede a capacidade de decomposição ou de dispersão. Os problemas correntes dos esgotos urbanos provêm, fundamentalmente, do facto das cidades terem crescido mais depressa do que os dispositivos de tratamento. Ao contrário da poluição por materiais tóxicos não degradáveis, a poluição por degradáveis é tecnicamente susceptível de solução por uma combinação de tratamentos mecânicos e biológicos em estações seminaturais de tratamento, ou depuração, de resíduos (este conceito será desenvolvido na Secção 4). Uma vez mais, há limites para o quantitativo total de matéria orgânica que pode ser decomposta numa dada área, e um limite global para o montante de CO<sub>2</sub> libertado para a atmosfera (ver páginas 49 e 152). Caso se pretenda evitar exceder os limites totais da biosfera, teremos de preservar por pessoa qualquer coisa como 1,5 a 2 hectares de espaço terrestre e de água doce biologicamente produtivos (mais os oceanos), como se adiantou na Secção 8 do capítulo anterior.

O contraste entre os efeitos dos dois tipos básicos de poluição sobre a energética dos sistemas encontra-se ilustrado no modelo gráfico constante da Figura 16-2. Os poluentes degradáveis que facultam energia (matéria orgânica) ou nutrientes (fosfatos, carbonatos, etc.) aumentarão a produtividade do ecossistema por proporcionarem um subsídio (ver páginas 68 e 467) quando a intensidade de

entrada é moderada (gráfico superior, Figura 16-2). A intensidades elevadas de entrada atinge-se um intervalo crítico que é frequentemente caracterizado por oscilações severas (por exemplo, o «auge» e o «declínio» das produções algais). Para cima deste nível, as entradas convertem-se em pressão, e o sistema fica essencialmente envenenado com «uma quantidade excessiva de uma coisa boa». A rapidez com que uma situação não controlada se pode alterar de boa para má contribui para a dificuldade de reconhecer a poluição e sobre ela actuar (o que significa dizer que a curva convexa da taxa tende a apresentar um ápice muito pronunciado). Até que ponto este modelo é aplicável (deverá substituir-se «população» por «poluição») será questão a considerar no Capítulo 21. Como se ilustra no gráfico inferior da Figura 16-2, os materiais tóxicos pressionam desde o princípio; diminuem a produtividade de uma forma crescente à medida que aumenta a quantidade, se bem que também neste caso o efeito possa ser difícil de detectar a níveis baixos ou crónicos.

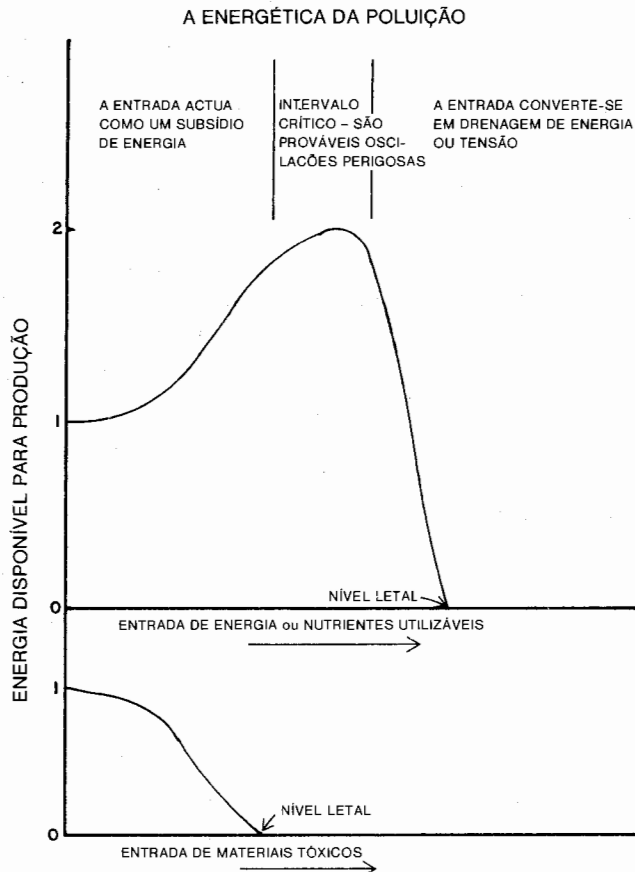


Figura 16-2. Modelo esquemático dos efeitos dos dois tipos de poluição — orgânica degradável (gráfico superior) e tóxica não degradável (gráfico inferior). Ver explicação no texto.



### 3. AS FASES DO TRATAMENTO DE RESÍDUOS

É costume considerar o tratamento de resíduos degradáveis em três fases: (1) *tratamento primário*, uma crivagem mecânica e sedimentação de sólidos (que são queimados ou enterrados); (2) *tratamento secundário*, uma redução biológica da matéria orgânica; e (3) *tratamento terciário ou avançado*, a remoção química de fosfatos, nitratos, materiais orgânicos e outros. O processo completo de tratamento em três fases dos efluentes líquidos encontra-se ilustrado na Figura 16-3. Como já se referiu (ver página 41), o tratamento secundário é levado a cabo por um sistema de engenharia biológica em que os microrganismos decompõem a matéria orgânica; à semelhança do que ocorre naturalmente nos solos e nos sedimentos. O dispositivo mais comum é o de lamelas activadas, que requer bombas eléctricas ou outra forma de energia para o arejamento e a circulação do material. Outro sistema é o do «filtro biológico» em que o efluente proveniente do tratamento primário corre por gravidade sobre cascalho ou suportes modulares plásticos que criam uma superfície arejada semelhante aos rápidos num curso de água natural. O papel dos invertebrados que se alimentam de detritos nos sistemas de decomposição microbiana foi discutido na página 45. O estudo de uma instalação de tratamento secundário faculta um exercício excelente (e muito revelador) para uma aula de ecologia. Veja-se Hawkes (1963) para guia da ecologia do tratamento secundário.

Recentemente, têm sido combinados os tratamentos primário e secundário em instalações moduladas compactas, que são especialmente favoráveis para as urbanizações suburbanas e pequenas cidades. Deverá recordar-se que condensar o tratamento num espaço mais pequeno requer um aumento de entrada de energia em termos de potência, e também uma manutenção mais sofisticada em termos do pessoal que opera com a maquinaria e a repara; qualquer falha representa uma injeção instantânea de esgoto bruto no ambiente. Isto ilustra outra vez, naturalmente, o princípio de que o aumento de complexidade e de eficiência na utilização do espaço implica um aumento de gasto energético para «bombear a desordem» (ver página 56).

Em termos de custos de construção e de manutenção, os sistemas mais baratos são *lagoas de oxidação ou de estabilização* de desperdícios, massas pouco profundas de água (de 1,2 a 1,5 metros de profundidade) construídas de tal forma que exponham ao ar uma área de superfície máxima. Os resíduos são bombeados para o fundo da lagoa, e as algas, que crescem vigorosamente na zona superior iluminada, proporcionam o arejamento. Tais lagoas operam como sistemas aeróbios-anaeróbios, à semelhança do que acontece nas lagoas naturalmente férteis (ver Figura 12-13). A utilização de um dispositivo seminatural deste tipo requer uma porção considerável de espaço — cerca de 1 hectare para o tratamento dos resíduos das habitações de 250 pessoas — e uma manutenção adequada. Naturalmente, a adopção de dispositivos para arejamento mecânico pode aumentar a capacidade de

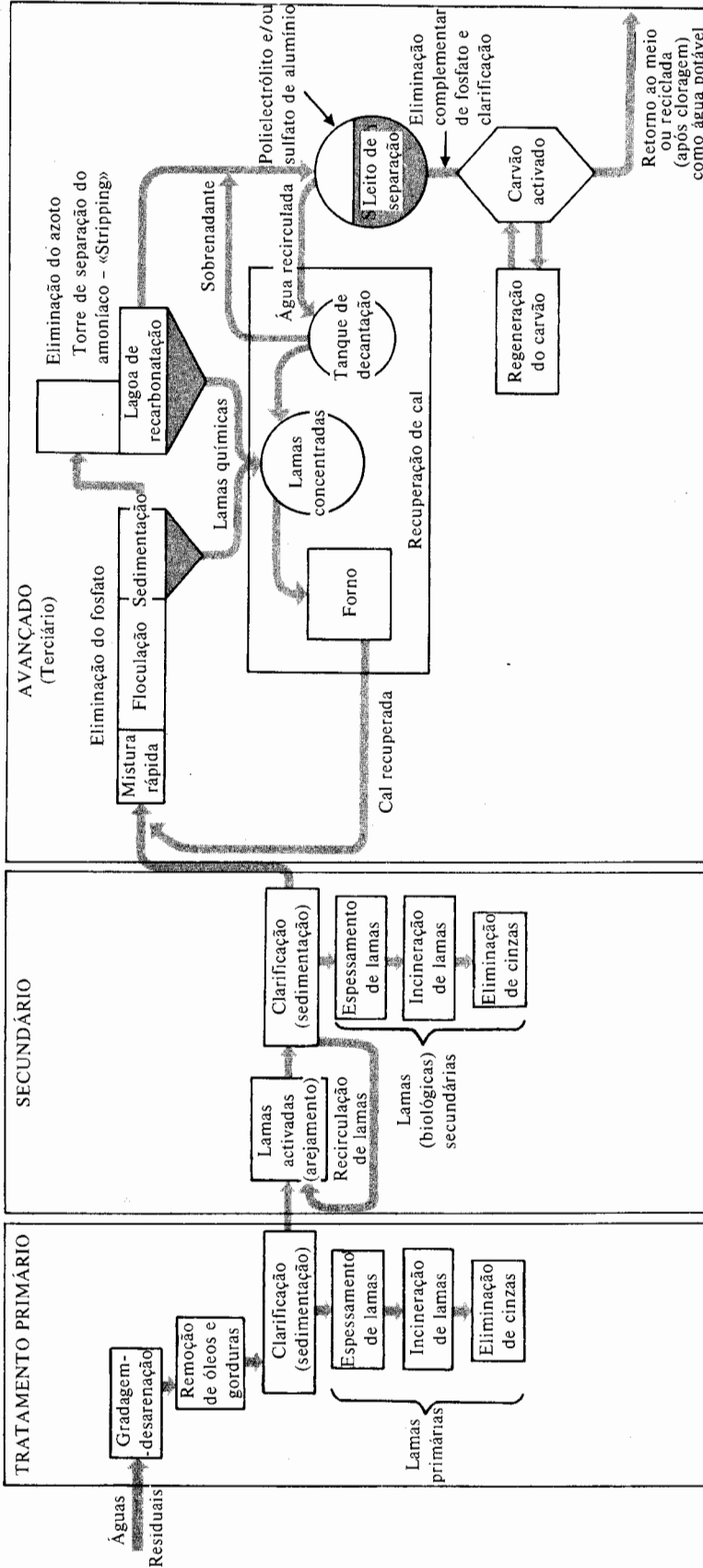


Figura 16-3. As três fases de tratamento de esgotos e despejos orgânicos similares, em 1970. Muitas áreas metropolitanas e pequenas cidades têm ainda de completar as condições para o tratamento primário, embora a maior parte tenha planos para terminar o tratamento secundário nos próximos anos. O tratamento terciário terá de seguir-se o mais rapidamente possível, ou as cidades ficarão afogadas nos seus próprios resíduos, arruinando a qualidade da zona rural, ou ambas as coisas.

tratamento por unidade de superfície. As lagoas de estabilização são hoje largamente utilizadas para o tratamento dos esgotos dos aglomerados suburbanos, especialmente nos climas mais quentes, sendo igualmente eficientes no tratamento parcial dos esgotos industriais das fábricas de papel ou de têxteis, das instalações das unidades de preparação de alimentos, de refinarias de petróleo, e assim por diante. Sem qualquer dúvida, estas lagoas serão futuramente mais utilizadas para tratamento dos efluentes provenientes dos locais de criação de animais domésticos, dos aviários, e dos estábulos; hoje, esses resíduos animais não são em grande parte tratados e estão a produzir uma grave poluição dos cursos de água (relembre-se que existem no planeta cerca de 5 vezes mais animais domésticos do que pessoas, em «equivalentes»; ver página 84). Deverá destacar-se que a lagoa de estabilização é na realidade um sistema de «conversão», e não um sistema completo de tratamento; a matéria orgânica insalubre é convertida em matéria algal saudável e em nutrientes que são exportados para o ambiente natural, onde deve haver uma capacidade de espaço e cadeias alimentares apropriadas para os manusear. Explorar as algas para alimento dos animais ou utilizar os efluentes da lagoa para a agricultura, irrigação ou outros objectivos úteis são possibilidades óbvias que carecem de mais investigação.

O efluente proveniente mesmo de um tratamento secundário relativamente completo ainda é, naturalmente, muito poluente em termos de eutroficação (ver página 169) e é impróprio para utilização humana directa. Ao passo que a tecnologia do tratamento secundário está avançada, o caso é que o tratamento terciário ainda se encontra em grande parte numa fase de instalação experimental. A maior parte das cidades ainda estão a travar uma batalha perdida para proporcionar um tratamento secundário adequado, quando deveriam avançar para a reciclagem completa do tratamento terciário. Milhares de pequenas cidades e áreas suburbanas não dispõem de quaisquer serviços de tratamento, ou apenas dispõem do tratamento primário incipiente. Como ficou atrás assinalado, a agricultura industrializada raramente trata qualquer dos resíduos a que dá origem (ver Brady, 1967, para efeitos de um resumo sobre a poluição agrícola). Espera-se que a natureza efectue o tratamento terciário, o que pode fazer de uma forma muito efectiva, caso se lhe conceda para tanto, espaço suficiente; os problemas começam quando todas as áreas de «tratamento natural» se tornam espaço vital do homem, ocupadas pelo desenvolvimento adicional, urbano, agrícola e industrial, produtor de resíduos. Então o homem deve voltar-se para o tratamento terciário artificial, várias vezes mais dispendioso do que o tratamento secundário convencional. Stephens e Weinberger (1968) apresentaram uma estimativa do custo relativo das diferentes fases de tratamento de águas residuais com se segue:

Tratamento primário . . . . .	\$0,08 a 0,13 por 10 000 litros
Tratamento secundário . . . . .	\$0,21 a 0,29 por 10 000 litros

Tratamento terciário para remoção de nutrientes . . . . .	\$0,45 a 0,61 por 10000 litros
Tratamento terciário para produção de água potável . . . . .	\$0,79 a 1,32 por 10000 litros

As cifras mais baixas referem-se ao custo para grandes instalações que tratam uns 400 milhões de litros por dia. O custo em capital de uma instalação desta natureza para o tratamento terciário completo é da ordem dos 25 milhões de dólares, em comparação com os 20 milhões para a relativa ao tratamento secundário e os 10 milhões no caso do tratamento primário. A produção de água potável pelo tratamento terciário (reciclagem completa) é mais barata do que a dessalinização (cujo custo se avalia presentemente em pelo menos um quarto de dólar por m<sup>3</sup>), e poderá em breve ser mais barata do que o transporte canalizado de água proveniente de mananciais distantes. A qualidade da água reciclada poderá também ser melhor do que aquela que actualmente bebem milhões de habitantes de aglomerados urbanos.

Nas áreas com menor densidade de população verifica-se um interesse crescente na utilização tanto de ecossistemas terrestres como aquáticos para efectuar o tratamento terciário. Isto é lógico, dado que a superfície dos ambientes terrestres é muitas vezes maior do que a dos ambientes de água doce. As experiências em que se irrigam, por meio de um sistema de rega por aspersão, áreas de terreno com águas residuais provenientes das instalações de tratamento secundário indicam que, na parte oriental dos Estados Unidos da América, será possível adicionar à queda pluviométrica normal até uns cinco centímetros de água por semana, sem alterar a qualidade da água do solo (ver Parizek *et al.*, 1967; Kardos, 1967; Sopper, 1968; Bouwer, 1968). Isto é, os fosfatos, nitratos e outros nutrientes adicionados a este ritmo foram filtrados pela camada vegetação-solo. O crescimento das culturas, das pastagens e das plantações florestais jovens também foi reforçado por esta «irrigação por aspersão» com nutrientes provenientes de efluentes. Como é óbvio, um «filtro» terrestre desta natureza tem uma capacidade a longo prazo maior, caso haja uma remoção de nutrientes por exploração através de culturas ou do pastoreio. A experiência passada com todos os tipos de regadio adverte, porém, que ocorrerá uma gradual acumulação de nutrientes ou sais em presença de elevados ritmos de abastecimento. As experiências correntes deverão provavelmente continuar, por muitos mais anos, antes que possa ser determinada a verdadeira capacidade de tratamento terciário de diferentes tipos de bacias de alimentação terrestres. Entretanto, seria prudente actuar segundo o princípio de que a entrada óptima será menor do que a entrada máxima que parece ser tolerável numa experiência de 3 a 5 anos (ver página 118 para efeitos de análise do princípio da optimização).

#### 4. ESTRATÉGIA DO ORDENAMENTO E DO CONTROLO DOS RESÍDUOS

Ao tratar com materiais residuais, o homem tem três opções básicas: (1) lançá-los sem tratamento no ambiente apropriado mais próximo, seja o ar, um rio, um lago, o solo, um poço ou o oceano; (2) depositá-los e tratá-los num parque de tratamento de resíduos onde ecossistemas seminaturais construídos, como por exemplo lagoas de oxidação, florestas irrigadas por aspersão ou aterros sanitários fazem a maior parte do trabalho de decomposição e de reciclagem; (3) tratá-los em sistemas artificiais de regeneração químico-mecânica.

A primeira opção baseia-se no princípio de que «a diluição é a solução para a poluição»; foi e ainda continua a ser o principal processo de eliminar os resíduos, utilizado quase por toda a parte. Assim, as indústrias e as cidades tenderam a concentrar-se ao longo das linhas de água, que proporcionam esgotos gratuitos. Esta opção não é, obviamente, sustentável por mais tempo, sendo necessário pô-la de parte tão depressa quanto possível, custe o que custar.

A segunda opção proporciona o método mais económico de evitar a poluição ambiental geral, pelo volume relativamente diluído, embora grande, de resíduos que presentemente reduzem de uma forma tão desfavorável a qualidade do espaço vital do homem e põem em risco a saúde. Deixar de lado grandes áreas para o tratamento seminatural dos resíduos significaria também preservar um espaço livre valioso que, para além de proteger a qualidade do ambiente em geral, proporciona ainda outras utilizações (produção de alimento e fibras, trocas de gases atmosféricos, recreio, e assim por diante). Um parque ou estação de depuração de resíduos, incluído numa área urbana planeada, é ilustrado pelos modelos constantes do Quadro 15-2 e da Figura 15-5. Na Figura 16-4, ilustram-se dois exemplos de planos de parques de resíduos; o diagrama superior mostra como os resíduos das refinarias de petróleo são tratados por meio de uma série de lagoas, e o diagrama inferior ilustra um projecto hipotético para o tratamento da poluição térmica e radioactiva de uma nova central nuclear. Em ambos os casos, a água que sai da área delimitada de tratamento e entra no ambiente público geral já se não encontra de forma alguma «poluída». Em muitos casos, as lagoas de tratamento de resíduos serão, no dizer de H. T. Odum (1967 e 1970), «auto-desenhadas» para fazer face à entrada e assim requerem um mínimo de construção e de manutenção pelo homem. Um grande aterro sanitário terraplanado, bem concebido e funcionando eficazmente para a eliminação de resíduos sólidos, deverá constituir um outro componente do conceito de parque de distribuição de resíduos.

Para levar a cabo a opção sensata de deixar a natureza realizar uma boa parte do trabalho, é preciso pôr de parte áreas grandes de terra e de água com esta finalidade, áreas essas que, como já se indicou, também proporcionam uma das melhores garantias contra o tipo de desenvolvimento excessivo discutido no capítulo

anterior (Secção 8). Assim, as novas instalações industriais e municipais de tratamento não deverão continuar a ser colocadas nas margens dos cursos de água ou no meio de áreas congestionadas onde as pessoas vivem, mas sim ficar «confinadas» ou «situadas» no meio de áreas naturais, suficientemente grandes para o tratamento de resíduos degradáveis e o depósito de resíduos venenosos (como sejam resíduos radioactivos, ácidos, etc.) que não deverão, em nenhum caso, seguir até ao ambiente geral. No passado, os planeadores urbanos consideraram 12 a 25 hectares como um espaço adequado para um «parque industrial». No caso de um grande complexo industrial (ver legenda da Figura 16-4; ver também página 738) poderão ser necessários de 250 a 2500 hectares para um ordenamento de resíduos auto-sustentável. A água reciclada e a recuperação de produtos provenientes de resíduos deveria pagar, com excedentes, o custo da terra. O isolar a indústria e os aeroportos do espaço urbano também paga dividendos, no que se refere à eliminação dos ruídos, como se descreve na Secção 7 do presente capítulo. Os maiores obstáculos para «planear com a natureza» desta forma são legais, económicos e políticos (ver Secção 6). Se a indústria privada e as municipalidades não projectarem antecipadamente, ou o não puderem fazer (por motivo de leis inadequadas), então o homem será forçado cada vez mais a voltar-se para a terceira opção, a do tratamento artificial, muito mais cara e tecnicamente difícil.

O tratamento abiótico e a reciclagem são, naturalmente, necessários para alguns tipos de resíduos, especialmente em áreas industriais densamente povoadas. O tratamento mecânico é provavelmente a única opção para alguns componentes da poluição do ar que têm que ser eliminados ou reduzidos na origem. Se isto não for tecnicamente possível, haverá que encontrar uma fonte de energia ou um processamento industrial de substituição, uma vez que, como já foi referido, não é possível tolerar por muito mais tempo os custos da poluição do ar. Caso se esteja encurralado, e houver que recorrer a tratamento artificial dispendioso de resíduos biodegradáveis, bem como de venenos, então quem pagará a conta? Como se descreverá no Capítulo 20, um sistema muito sofisticado para o tratamento mecânico dos resíduos e para regeneração do ar e da água tem sido desenvolvido para as naves espaciais, embora o custo per capita seja de causar vertigens.

Deve-se fechar esta secção com uma nota positiva. A história do Lago Washington, uma grande massa de água rodeada pela cidade de Seattle e seus subúrbios, proporciona uma boa demonstração de como as áreas urbanas envolventes podem inverter a tendência traiçoeira de reduzir a qualidade da água *mediante um ataque ao problema tomado como um todo, através de uma aliança da cidade, do campo e dos governos de distrito*. A sucessão da deterioração da qualidade da água, do protesto público, da acção política, da emissão de obrigações, de desvio de esgotos e da recuperação da qualidade da água encontra-se detalhadamente descrita por Edmondson (1968), e é citada na imprensa corrente como modelo para outros centros urbanos

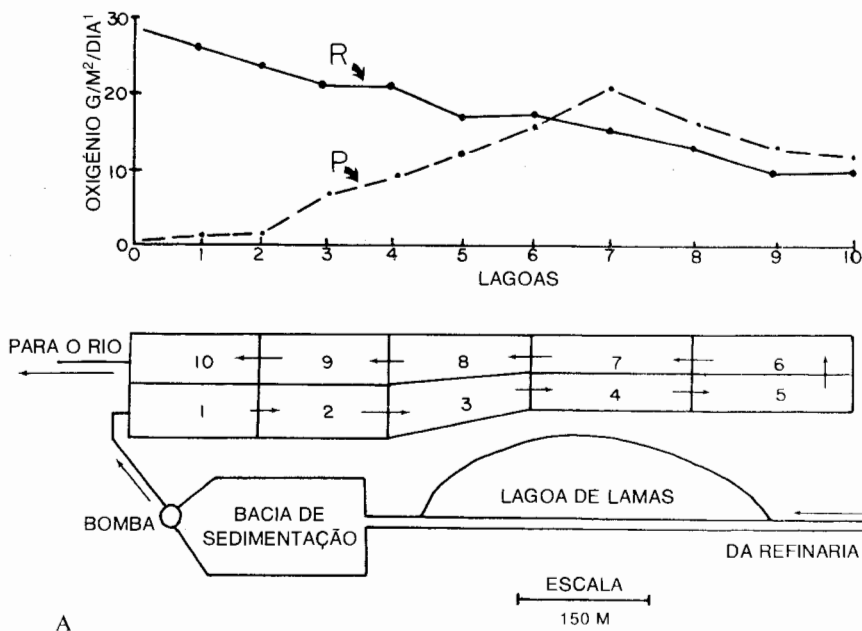


Figura 16-4. Dois exemplos de parques de administração de resíduos que combinam os tratamentos seminaturais secundário e terciário dos resíduos com a proteção da bacia hidrográfica, o recreio, a silvicultura, a aquicultura e a agricultura, como operações secundárias. A. O tratamento de esgotos de uma refinaria de petróleo em Oklahoma realiza-se a baixo custo fazendo passar lentamente os efluentes através de uma série de bacias e lagoas associadas (diagrama inferior). Como se ilustra no gráfico superior, a vigilância da produção de oxigênio (P) e sua utilização (R) em cada lagoa demonstram que as comunidades das lagoas naturais «auto-traçadas» degradam a matéria orgânica, e estabelecem um bom equilíbrio entre P e R quando a água alcança a décima lagoa e é lançada na rede de águas públicas. (Gráficos com base em Copeland e Dorris, 1964.)

(ver, por exemplo, um artigo de Earl Clark em *Harper's Magazine*, Junho, 1967). Na Figura 16-5 estão representados quatro índices de qualidade da água no Lago Washington para o período de 1933 a 1969. Dois dos índices representam importantes características físicas da água, e dois referem-se à diversidade e à composição da componente diatomáceas do fitoplâncton (isto é, são índices de comunidade). As linhas verticais numeradas significam acontecimentos importantes na história do lago, como se enumera na legenda da figura. Na década de 50, 11 municipalidades distintas deitavam para o lago quantidades crescentes de esgotos tratados secundariamente, provocando a progressiva eutroficação cultural (isto é, enriquecimento em nutrientes, ver página 22). Florações incômodas de algas e esgotamento de oxigênio no hipolimnion (ver página 89) facultavam avisos de deterioração e atraíram fortemente a atenção do público, o que preparou o terreno para a acção política. Em 1958, formou-se a federação «Metro» e submeteu-se a votação pública uma emissão de obrigações de 120 milhões de dólares. De início a emissão não teve sucesso, dado

a cidade ter votado «sim» e os subúrbios «não» (ilustrando um problema político americano crónico, proveniente do facto dos subúrbios se não darem conta de que constituem uma parte de um sistema urbano global), embora numa segunda volta a emissão de obrigações «Metro» tenha sido aprovada. Em 1963, cerca de um terço dos esgotos foi desviado do lago, e por volta de 1968 a maior parte já o tinha sido. Como se ilustra na Figura 16-5, a recuperação do lago tem sido espectacular, com inversão de todos os quatro índices. Edmondson (comunicação pessoal) crê que o lago voltará, dentro de poucos anos, pelo menos à sua condição de 1930. Embora grandes quantidades de fosfatos e de outros nutrientes ainda se encontrem no lago, tendem a enterrar-se nos sedimentos e são portanto retirados do ciclo biogeoquímico anual. Um importante aspecto desta história bem sucedida de redução de poluição foi o facto dos limnologistas da Universidade de Washington terem realizado durante muitos anos estudos básicos do lago, de tal forma que as tendências e as causas puderam ser documentadas com segurança; sem uma tal informação a acção política poderia ter sido adiada, porventura até que fosse muito tarde (observe-se o rápido aumento no ritmo de declínio entre 1960 e 1963, indicando que o lago poderá ter sido «salvo» mesmo a tempo).

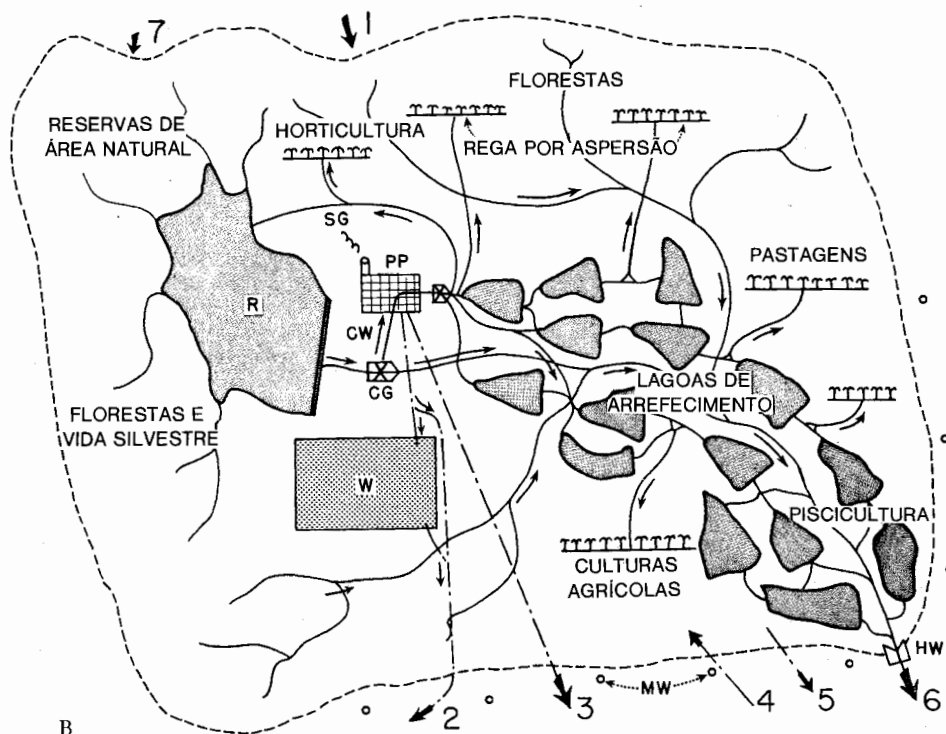
Por último, deve salientar-se que a redução da poluição no Lago Washington não proporcionou uma solução permanente; o lago foi salvo meramente por desvio dos efluentes para uma massa de água maior — Puget Sound! O passo seguinte consiste no tratamento terciário, que requererá um outro ciclo de educação pública, acção política concertada e emissões de títulos. Porventura, desta vez não será porém necessário esperar até à deterioração do oceano! Como referiu Hasler (1969), histórias de casos como o do Lago Washington mostram que a eutroficação cultural pode ser invertida (ver também página 408).

## 5. VIGILÂNCIA DA POLUIÇÃO

A eliminação eficaz da poluição depende, naturalmente, não apenas do tratamento e do controlo mas também da vigilância eficiente do ambiente em geral, de tal forma que se possa saber com segurança quando são necessárias medidas de controlo, ou se as que existem funcionam. A vigilância toma duas formas básicas: (1) medição directa da concentração de poluentes ou de substâncias chave que são exauridas pela poluição, como seja o oxigénio, e (2) utilização de índices biológicos, que vão desde os bioensaios com microrganismos e as medições do B. O. D. (ver página 22) até ao tipo de indicadores da comunidade total examinados no Capítulo 5, Secção 6 e no Capítulo 6, Secção 4.

Como um exemplo do primeiro tipo de vigilância, refira-se que a poluição do ar sobre as grandes cidades da Califórnia é presentemente vigiada por detectores,





**Figura 16-4. B.** Desenho esquemático de um parque de administração de resíduos para a central de energia atômica (PP) do futuro localizada numa bacia hidrográfica (delimitada pela linha tracejada). O calor dos resíduos (isto é, a poluição térmica) na água de refrigeração do reactor (CW), proveniente de um grande depósito de armazenamento (R), é completamente dissipado pelo arrefecimento provocado pela evaporação ocorrida na rede de lagoas pouco profundas e sistemas de rega por aspersão. As lagoas aquecidas poderão ser utilizadas para a piscicultura, a pesca desportiva, ou outros objectivos de recreio. A irrigação de parte das terras da bacia hidrográfica aumenta a produção de bens florestais ou agrícolas úteis, enquanto que ao mesmo tempo a água sofre reciclagem através do «filtro vivo» que a terra constitui, voltando para os cursos de água, lagoas e lençóis freáticos. Os resíduos nucleares de baixo nível e os resíduos sólidos ficam contidos numa área de aterro cuidadosamente administrada (W); os resíduos nucleares de nível alto dos elementos do combustível utilizado são exportados para um local especial fora do parque de administração, onde são enterrados. A corrente do curso de água, a água do solo e os gases acumulados são continuamente vigiados recorrendo a represas de água (HW), a poços de vigilância (MW) e a sistemas de controlo de gás acumulado (SG), por forma a ter-se a garantia de que nem a poluição atmosférica nem a hídrica saem da área controlada. As principais entradas e saídas para este ambiente incluem (ver setas numeradas da margem): 1. Entrada de luz solar e pluviosidade; 2. Exportação de resíduos nucleares para os locais do seu enterramento; 3. Energia eléctrica para as cidades, etc.; 4. Entrada de combustíveis nucleares e outros; 5. Saída de alimento, fibras, ar puro, etc.; 6. Corrente de água limpa ao longo do curso de água e para jusante, destinada à agricultura, às indústrias e às cidades; 7. Utilização pública para recreio, educação e investigação do ambiente. A dimensão de um parque de administração de resíduos tão completo dependerá do clima e da topografia regionais, e da quantidade de energia eléctrica, e outra, desviada para a refrigeração da central; porém, uma coisa da ordem dos 4000 hectares para uma central de 2500 megawatts será o mínimo necessário para assegurar um controlo da poluição a 100 por cento, e evitar acidentes e avarias mecânicas, como se explica no Capítulo 17, página 738. Contudo, um tal espaço de tratamento de resíduos poderia também suportar um certo volume de indústria ligeira no parque. A indústria pesada deverá ser situada no interior do seu próprio parque de administração de resíduos.

montados num avião, que medem diariamente e registam as concentrações de SO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub>, CO e outros poluentes sobre uma área regional ampla. Em muitas cidades, os índices de poluição do ar passaram a constituir uma parte das informações meteorológicas. Já se referiu a necessidade de uma vigilância à escala mundial do dióxido de carbono. Os índices biológicos são largamente utilizados na vigilância da poluição da água. Para além dos índices de diversidade (ver Figura 6-5) e dos indicadores específicos gerais, como os que se ilustram na Figura 16-6, há numerosos índices de funcionamento da comunidade que podem ser úteis — por exemplo: a razão P/R (ver Figura 16-4A); a razão da clorofila para a biomassa bacteriana (ver página 241); a dimensão média dos organismos (a poluição favorece os organismos pequenos relativamente aos grandes; ver Oglesby, 1967 e Menhinick, 1964); a quantidade de hemoglobina na biomassa animal, como um índice de baixo nível de oxigénio; a quantidade de pigmento das algas azul-verdes como um índice para a poluição por glúcidos, e muitos outros índices que carecem de estudo cuidadoso. Com grande frequência, a comunidade conterà mais «informação» sobre os efeitos totais da poluição do que aquela que pode ser deduzida a partir da medição de factores individuais. O desafio colocado à pesquisa ecológica consiste em encontrar rapidamente vias para «ler» essa informação!

Para efeitos de revisão do enfoque químico, aconselha-se a leitura do relatório de 1969 da Sociedade Americana de Química, «Cleaning Our Environment; the Chemical Basis for Action», e para revisão do enfoque biológico, a leitura do livro do Departamento do Interior, «The Practice of Water Pollution Biology» (editado por Machenthun, 1969).

## 6. DIREITO AMBIENTAL (\*)

O elo mais fraco da estratégia da eliminação da poluição é, como no planeamento do uso da terra, a inadequada protecção legal da qualidade ambiental e do consumidor. Como ficou delineado no Capítulo 9, um dos princípios fundamentais relativos ao desenvolvimento dos sistemas ecológicos respeita à distribuição da energia do sistema. Quando o sistema ecológico é jovem, a corrente principal de energia é dirigida para a *produção*, isto é, para o crescimento e construção de uma estrutura complexa; porém, à medida que a densidade da população se aproxima do nível de saturação, o sistema ecológico amadurece, no sentido em que uma proporção maior de energia disponível é deslocada para a *manutenção* da estrutura complexa que foi sendo criada. Existe um paralelismo, naturalmente, no desenvolvimento

---

(\*) Esta secção é uma modificação do prefácio, escrito por E. P. Odum, para o livro intitulado *Environment Law Review — 1970*, editado por Floyd Sherrod e publicado por Clark Boardman and Co., New York.

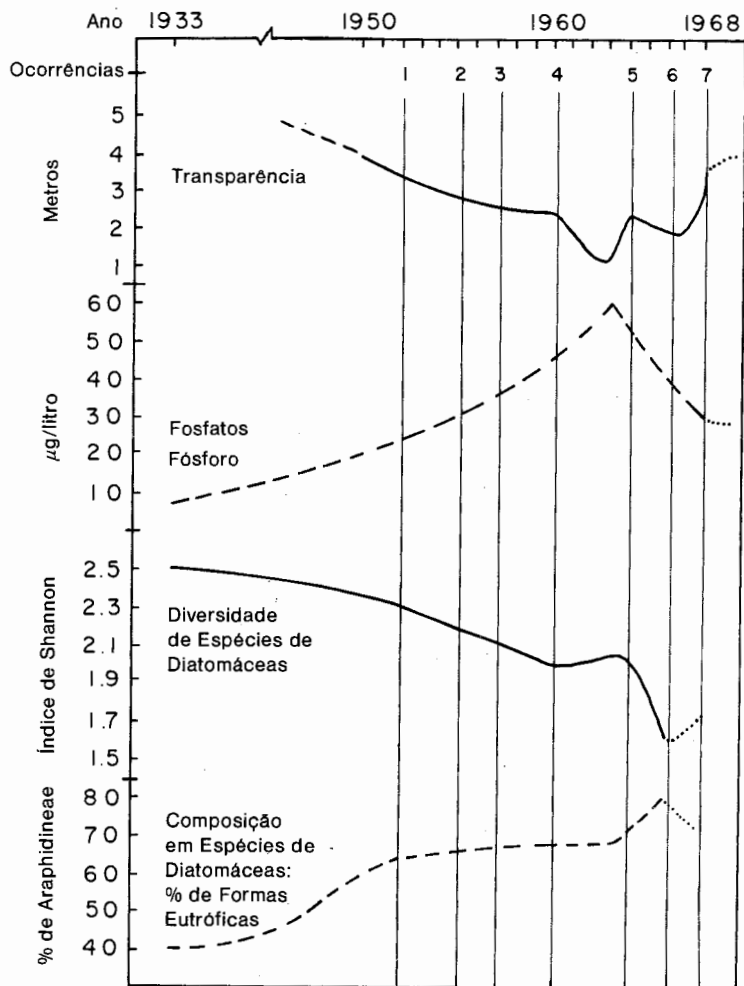
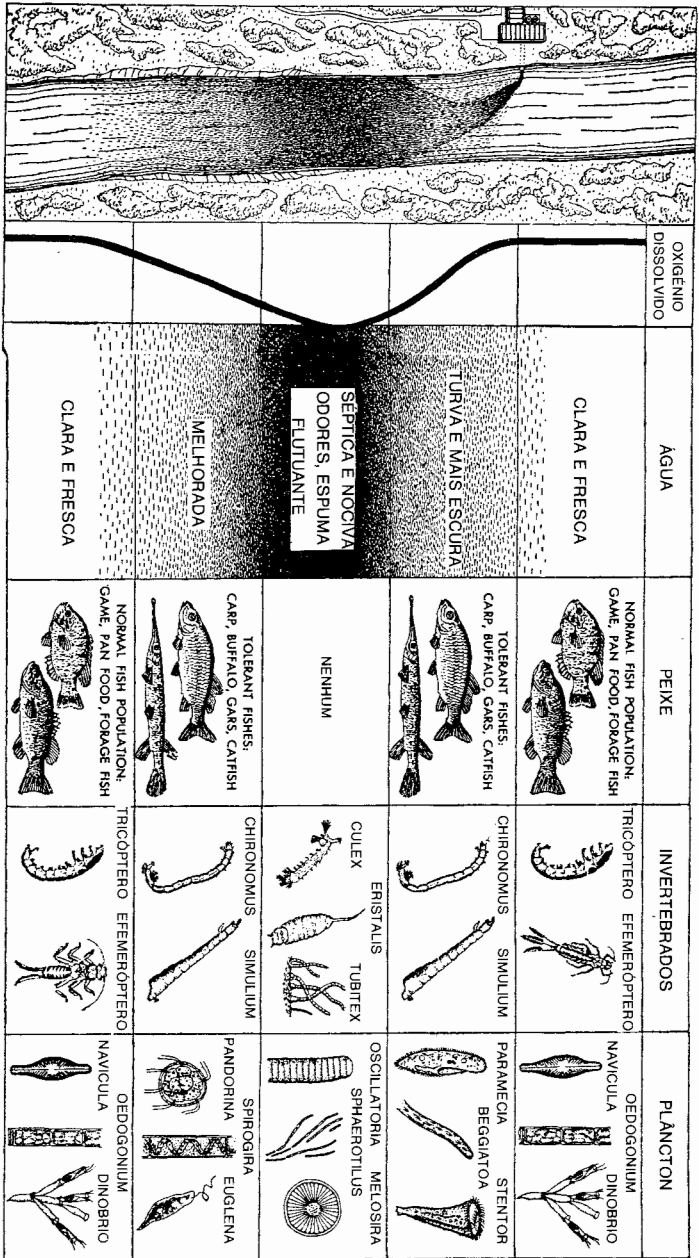


Figura 16-5. Inversão da eutroficação cultural no Lago Washington, Seattle — uma história de qualidade da água deteriorada, acção política e recuperação parcial. Os eventos numerados foram os seguintes: 1. Onze instalações de esgotos distintos descarregam esgotos tratados no lago. 2. Primeira floração observada de algas nocivas (*Oscillatoria*). 3. Primeira informação de esgotamento de oxigénio na água do fundo (hipolímnio) durante o Verão. 4. Aprovação da legislação do governo metropolitano (1960) relativa ao projecto dos esgotos. 5. Primeira fase do desvio dos esgotos (1963). 6. Segunda fase do desvio dos esgotos (1965). 7. Todos os esgotos desviados (1967). Ilustraram-se as tendências em quatro índices da qualidade da água. Ver texto para explicações mais detalhadas. (Gráfico baseado em Edmondson, 1968, e Stockner e Benson, 1967.)

da sociedade humana, paralelismo que é justificado pelo facto de o homem e o ambiente constituírem um sistema ecológico. Não é apenas por mera coincidência que se começa a nova década de 1970 com uma preocupação crescente pelos direitos humanos e a qualidade ambiental, a par da crescente inquietação entre os jovens



*Figura 16-6.* Poluição de um curso de água com esgotos não tratados e a subsequente recuperação, tal como se reflecte em alterações na comunidade biótica. A medida que o oxigênio dissolvido na água decresce (curva à esquerda), os peixes desaparecem e apenas se encontram na zona de máxima decomposição organismos capazes de obter oxigênio da superfície (como acontece com as larvas do mosquito *Culex*), ou aqueles que são tolerantes à baixa concentração de oxigênio. Quando as bactérias tiverem reduzido todo o material descartado no curso de água, este volta ao estado normal. (Segundo Eliassen, Scientific American, Vol. 186, n.º 3, Março, 1952.)

e aqueles que sustentam a nossa sociedade altamente complexa e técnica. O ecologista contempla todas estas tendências como parte de uma expressão perfeitamente natural e previsível da necessidade básica de desenvolver novas estratégias adaptadas ao sistema «maduro».

Até agora, as maiores recompensas económicas e a protecção legal mais forte têm sido concedidas àqueles que produzem, constroem, poluem e exploram as riquezas da natureza; isto, pode-se sustentar, é perfeitamente justificável nas fases pioneiras da civilização, uma vez que o homem deve primeiro submeter e modificar em certa medida o seu ambiente com o objectivo de nele sobreviver. Agora, é óbvio que devem ser dadas pelo menos iguais recompensas e protecção àquelas pessoas, profissões e indústrias que mantêm a qualidade da existência humana; no futuro, a sobrevivência depende de se encontrar um equilíbrio entre o homem e a natureza, num mundo de recursos limitados. Isto não significa que o homem deva voltar à natureza, significa porém que será preciso voltar a algumas das coisas boas, sensatas e antiquadas, como por exemplo ao vasilhame com tara de retorno, ao andar a pé e à preocupação humana com os seus vizinhos. Certas coisas, como por exemplo as garrafas de embalagem perdida, que em determinada altura se pensou representar «progresso», revelaram-se, pelo contrário, como uma injúria, tanto para o homem como para a natureza. À medida que esta transição ocorre, a base para o desenvolvimento económico desloca-se da exploração para a reciclagem, do deitar fora para o voltar a usar, da quantidade para a qualidade. Os métodos e a educação legais devem ser adaptados em conformidade, uma vez que a lei, sustentada por uma opinião pública forte, é a principal «retroacção negativa» que estabelece os controlos necessários. O direito tradicional, «orientado para o cliente privado», deve presentemente ser alargado por forma a conferir maior importância ao direito público e ambiental. As escolas universitárias de direito, que tenderam a ser ultraconservadores e isoladas das outras escolas e departamentos académicos, necessitam sair das suas torres de marfim e estabelecer melhores laços de comunicação com as ciências ambientais e sociais, e de estimular os respectivos estudantes a adquirir uma melhor formação nestas e noutras matérias de manifesta importância. Um inventário do direito ambiental, como é hoje compreendido e praticado (ver, por exemplo, Sherrod, 1970 e Baldwin e Page, eds., 1970), revela a necessidade urgente de serem desenvolvidos procedimentos mais amplos, que contrariem a fragmentação excessiva e ajudem a resolver as contradições que hoje tornam tão difícil tratar da poluição (e de muitos outros problemas) numa base legal. Não apenas o direito ambiental é inadequado a níveis local e nacional como nem sequer existe a nível internacional, sem embargo da óbvia necessidade de proteger a atmosfera e os oceanos. Não existe área mais importante do que o direito ambiental, um campo que proporciona um desafio ilimitado à juventude motivada dos dias de hoje.

Murphy (1967), num interessante livro intitulado *Governing Nature*, assinala

que as restrições e os regulamentos governamentais isolados são inadequados para evitar a poluição; deve haver igualmente incentivos económicos e legais. Este autor examina os custos de descargas de efluentes, a internalização do custo do desenvolvimento dos produtos, para incluir o tratamento de resíduos, e a reciclagem, assim como os custos de produção, a redução de impostos para as indústrias que projectam introduzir dispositivos para tratamento de resíduos e outros meios de proporcionar prémios pela conduta de grupo com interesse público (ver também Hardin, 1968 e Crowe, 1969).

## 7. ALGUMAS ÁREAS DE PROBLEMAS

### Poluição do Ar

A importância da poluição do ar num país industrializado, como os Estados Unidos da América, é revelada pelos dados constantes do Quadro 16-1. Estes dados (1966) apenas ilustram a *importância relativa* dos poluidores e das fontes, uma vez que a *quantidade absoluta* aumenta anualmente. Se bem que sejam suficientemente sérios aspectos à escala nacional e global (ver Singer, 1969), são as concentrações locais que se formam sobre cidades como Tóquio, Los Angeles e Nova Iorque, durante as inversões de temperatura (isto é, o ar retido sob uma camada superior

### Quadro 16-1

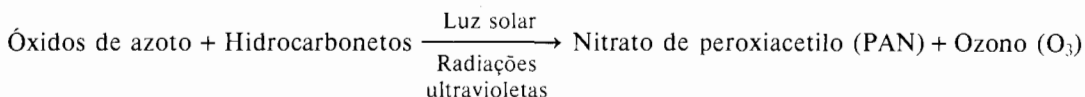
#### *Grandeza Relativa da Poluição do Ar nos Estados Unidos da América \**

	<i>Milhões de Toneladas Métricas/Ano</i>	
<i>Por Poluente</i>		
Monóxido de carbono	65	(52 %)
Óxidos de enxofre	23	(18 %)
Hidrocarbonetos	15	(12 %)
Matéria em partículas	12	(10 %)
Óxidos de azoto	8	(6 %)
Outros gases e vapores	2	(2 %)
<i>Por Origem</i>		
Transporte	74,8	(59,9 %)
Indústria	23,4	(18,7 %)
Produção de electricidade	15,7	(12,5 %)
Aquecimento do espaço	7,8	(6,3 %)
Controlo de resíduos	3,3	(2,6 %)
Total	125,0	

\* Dados do relatório da National Academy of Sciences, «Waste Management and Control» (1966). Estão previstos aumentos pelo menos para 20 anos. A situação agravar-se-á antes de (ou se?) melhorar.

quente que impede o movimento ascensional de poluentes) que causam as maiores preocupações imediatas. Como já se sugeriu (página 685), a poluição do ar proporciona o sinal de retroacção negativa que bem poderá salvar a sociedade industrializada da extinção, uma vez que: (1) proporciona um sinal claro de perigo indicativo de que o homem deverá «meter travão», de alguma maneira e brevemente, ao uso concentrado de energia industrial, (2) todos para ela contribuem (conduzindo um carro, utilizando electricidade, comprando um produto, e assim por diante) e com ela sofrem, pelo que se não pode atribuir a responsabilidade a um qualquer «bode expiatório», e (3) uma solução tem de surgir de uma reflexão holística, dado que as tentativas para reduzir uma fonte qualquer, ou qualquer poluente, como se se tratasse de problema isolado, são não só ineficazes como poderão apenas desviar essa poluição para uma das outras categorias.

A poluição do ar também proporciona um excelente exemplo de sinergismo (ver página 142), na medida em que as combinações de poluentes reagem no ambiente para produzir poluição adicional, que agrava grandemente o problema global. Por exemplo, dois componentes do escape do automóvel combinam-se em presença da luz solar para produzir novas e até mais tóxicas substâncias, conhecidas por «smog fotoquímico», como se segue:



Ambas as substâncias secundárias, não só provocam lágrimas no homem e dificultam a sua respiração, como são também extremamente tóxicas para as plantas; o ozono aumenta a respiração das folhas, matando a planta por esgotamento de reservas alimentares, ao passo que o PAN bloqueia a «reação de Hill» na fotossíntese, provocando assim a morte da planta por reduzir a produção de alimento (ver Taylor *et al.*, 1961 e Dugger *et al.*, 1966). As variedades delicadas das plantas cultivadas pelo homem tornam-se vítimas precoces, pelo que certos tipos de agricultura e de horticultura ficam inviabilizados na vizinhança das grandes cidades. Outros poluentes fotoquímicos, englobados sob a classificação geral de hidrocarbonetos aromáticos polinucleares (PAH), são conhecidos cancerígenos.

Resulta um outro sinergismo perigoso quando o SO<sub>2</sub>, que deveria normalmente ser arrastado e se oxidaria na atmosfera, é adsorvido em partículas poluentes (pó, cinzas, etc.), contacta com tecidos húmidos (como a parte interior dos nossos pulmões) ou com gotículas de humidade, e se transforma em ácido sulfúrico! Uma tal poluição «ácida» não só constitui um perigo para a saúde, como também corrói o metal e a pedra calcária, provocando milhões de dólares de prejuízo nas estruturas construídas pelo homem. Há também um outro tipo de sinergismo entre o fumo

do cigarro e a poluição do ar. Numa cidade, a poluição do ar pode sujeitar um não fumador ao mesmo nível de envenenamento do sangue pelo monóxido de carbono que experimenta aquele que fuma um maço de cigarros por dia (ver Goldsmith e Landaw, 1968). De acordo com Lave e Seskin (1970), o fumador da cidade corre 10 vezes mais risco de contrair o cancro do pulmão do que o homem rural não fumador.

Para informação adicional sobre a poluição do ar, ver o relatório de 1965 da AAAS (Dixon, presidente) e Stern (1968).

## **Insecticidas**

Para se obter uma visão de conjunto objectiva sobre a matéria, altamente controversa, do controlo das pragas, poderá ser útil pensar em termos daquilo que Carroll Williams (1967) chama as «três gerações de pesticidas», a saber, (1) os produtos de origem vegetal e os sais inorgânicos (arsenicais, etc.), (2) a geração do DDT (organoclorados, organofosforados e outros venenos de «espectro-largo»), e (3) as hormonas (substâncias bioquímicas de «espectro-estrito») e os controlos biológicos (parasitas, etc.), que alcançam o objectivo com precisão, sem envenenar todo o ecossistema.

A primeira geração de pesticidas era apropriada para manter o avô bem alimentado, quando as explorações agrícolas eram pequenas e diversificadas, o trabalho do campo abundava, e as práticas culturais contribuíam para bloquear os aparecimentos maciços de pragas. O DDT, e os outros insecticidas potentes de espectro-largo, não só introduziram uma era de agricultura industrializada, mas levaram também a admitir estarem «resolvidos», para sempre, todos os problemas relativos às pragas. Como se torna hoje por demais evidente, este optimismo é em parte responsável pelos «reveses» severos que resultaram da saturação quase irracional do ambiente com venenos persistentes de espectro-largo (isto é, que se degradam muito lentamente), até ao ponto de ser agora necessário suspender a utilização de muitos deles. Advertências, a que se não deu atenção, de um revés entomológico (isto é, surtos de pragas realmente induzidos pela pulverização), foram formuladas nos anos de 1950 (ver Soloman, 1953 e Ripper, 1956), e o envenenamento de cadeias alimentares completas foi dramaticamente trazido à consideração pública em 1962 pelo famoso livro de Rachel Carson, *Silent Spring*. O trabalho detalhado de Nicholson, Grezenda *et al.* (1964) demonstrou como bacias hidrográficas inteiras ficaram contaminadas pelo uso incontrolado de pesticidas na agricultura. Finalmente, o efeito traçoero do DDT e de outros hidrocarbonetos clorados sobre o sistema nervoso e o metabolismo da hormonas sexuais dos vertebrados (incluindo o homem) está presentemente a ser documentado (ver página 113). Em retrospectiva,



torna-se assim visível que os organoclorados não proporcionaram mais do que uma pausa temporária, uma espécie de acção de suspensão, na guerra contínua do homem com os insectos e outros competidores, devendo ser, de ora avante, gradualmente substituídos por outros métodos ecologicamente mais correctos. Entretanto, estas substâncias produziram um dos problemas de poluição mais sérios do Globo; transcrevendo Wurster (1969) temos a seguinte avaliação do problema:

«Os insecticidas organoclorados, presentemente dos produtos químicos sintéticos mais profusamente distribuídos pelo Globo, estão a contaminar uma parte substancial da biosfera. São dispersados através do ambiente nas correntes de ar e da água. O movimento destes insecticidas, e a sua ampla distribuição por toda a parte, resultam das suas características de solubilidade e de estabilidade química e, especialmente, da sua tendência para serem adsorvidos na matéria orgânica, serem transportados no ar em gotículas, e para se tornarem concentrados nas transferências de alimento das plantas para os herbívoros e destes para os carnívoros. As suas elevadas toxidades indicam uma grande capacidade para produzir efeitos biológicos em muitos tipos de organismos. Os organoclorados estão a degradar gravemente comunidades bióticas em muitas partes do Globo. Está provado que destroem fases larvares de valiosos organismos aquáticos com valor alimentar e que reduzem a fotossíntese do fitoplâncton marinho (o que poderá ter efeitos graves no equilíbrio gasoso da atmosfera). Muito embora não tenham sido ainda demonstrados no homem efeitos directos no equilíbrio hormonal, os níveis de concentração nos tecidos humanos são agora suficientemente elevados para que tais efeitos, e também o cancro e mutações perniciosas, *possam* ocorrer no futuro (uma vez que foi demonstrado ocorrerem em animais de laboratório), especialmente se nada for feito para controlar e vigiar a nova utilização destes produtos químicos potencialmente perigosos».

Como se referiu na página 319, existe uma diferença fundamental entre o uso controlado de venenos não específicos nas culturas, onde as causas e os efeitos são conhecidos, e a dispersão destes mesmos venenos em florestas e outras áreas naturais ou seminaturais, onde os efeitos totais são desconhecidos e a probabilidade de reveses é muito grande. A poluição por pesticidas tem sido grandemente agravada pela pulverização aérea desnecessária de paisagens inteiras. Levantam-se outros problemas «imprevistos», dado que os novos insecticidas são testados (com frequência muito superficialmente) ao nível de organização do organismo e depois utilizados ao nível do ecossistema sem qualquer teste ulterior. Deste modo, mesmo que um produto químico mate insectos em gaiolas e não mate um rato de laboratório, isto não significa ser seguro utilizá-lo na natureza. Volta a estar-se perante um caso em que ocorrem dificuldades, porque os especialistas da agricultura e do comércio não sabem a diferença que existe entre uma população e um ecossistema!

Os estudos de Barrett (1968) e de Malone (1968) constituem exemplos de estudos ecológicos em que o ecossistema é o «porco da Índia» ou a parcela de ensaio.

Brown (1961) apresenta um resumo objectivo de quatro casos de programas de controlo de insectos em grande escala. Num dos extremos, descreve o controlo muito bem sucedido das moscas da fruta, baseado numa informação científica detalhada e no uso judicioso de produtos químicos. No outro extremo, aquele autor cita a campanha para a erradicação de uma formiga introduzida do género *Solenopsis*, como um exemplo de (1) um estudo muito rudimentar antes de se haver iniciado uma pulverização maciça e de (2) uma missão mal dirigida pelo governo federal, instigada fundamentalmente por políticos e levada a cabo, contra o parecer dos cientistas mais entendidos, até chegar ao nível da «matança excessiva». Foram gastos vários milhões de dólares na pulverização aérea maciça, com fundamento na teoria de que o «bombardeamento de saturação» poderia exterminar o insecto de uma vez para sempre. Conseguiu-se com essa matança maciça um certo controlo; a exterminação, porém, não está à vista e a vida silvestre aquática e terrestre sofreu, entretanto, gravemente. A tragédia de uma tal situação é a de que poderia ter sido obtido um melhor controlo, com uma despesa muito menor de fundos públicos e um menor dano ambiental, caso se tivessem proporcionado ao proprietário individual da terra, se o desejasse, os meios para controlar as formigas no seu próprio terreno, ou, caso se tivessem empreendido campanhas a nível autárquico ou estatal ali onde o problema, por ser agudo, se punha.

Como a utilização em massa dos venenos persistentes de espectro-amplio está afastada, é evidente que a estratégia do controlo das pragas irá evolucionando, cada vez mais, para aquilo que os técnicos entomologistas designam por *luta integrada* (ver Smith e Reynolds, 1966; Smith e R. van den Bosch, 1967; Chant, 1966 e 1969; Kennedy, 1968; e o Simpósio da FAO sobre «Controlo Integrado de Pragas»). O conceito de controlo integrado envolve a utilização de uma bagagem mista de meios, incluindo as práticas culturais antigas, mas sensatas, a utilização judiciosa de pesticidas químicos degradáveis, ou de «vida curta», e uma maior utilização e simulação dos métodos de controlo próprios da natureza, isto é, o controlo biológico (ver a revisão devida a Kilgore e Doutts, eds., 1967), e a terceira geração de pesticidas, como ficou delineado no início desta secção. O arsenal para o controlo integrado inclui o seguinte:

1. Predadores — como por exemplo o uso efectivo de coccinelídeos e neurópteros contra as pragas agrícolas, ou de coleópteros para o controlo de infestantes (ver Huffaker, 1958).
2. Parasitas — como por exemplo himenópteros calcidídeos, que controlam com sucesso um certo número das pragas principais.
3. Doenças — como por exemplo as viroses e as infecções bacterianas que são específicas para uma dada praga.

4. Plantas armadilhas — cultivo de plantas de baixo valor que atraem as pragas desviando-as das culturas de alto valor (Stern *et al.*, 1969).
5. Rotação e diversificação de culturas.
6. Esterilização química ou por radiação (ver Capítulo 17, página 724).
7. Estimulantes hormonais — como as hormonas juvenis que impedem os insectos de completar o seu ciclo de vida (ver Williams, 1970).
8. Feromonas — atractivos sexuais e outros produtos bioquímicos que regulam o comportamento da praga (ver página 49).
9. Insecticidas químicos degradáveis — fosfatos orgânicos e outros.
10. Selecção artificial, tendo em vista a resistência a doenças e a pragas, mais do que propriamente um rendimento a curto prazo.

Pode dizer-se com propriedade que a vigilância, o estudo e a preparação profissional constantes fazem parte da «bombagem da desordem» no agroecossistema. Não há solução de «um só tiro», nem nunca haverá. Para efeitos de revisão sobre os problemas dos pesticidas, veja-se Moore (1966), Rudd (1964) e Mrak (1969).

### Herbicidas (\*)

À semelhança dos modernos insecticidas, os herbicidas começaram a ser aplicados em grande escala pouco depois da II Guerra Mundial. Inicialmente, foram utilizados para limpar as faixas de protecção às linhas de transporte de energia eléctrica; porém, utilizações subsequentes incluíram as servidões das linhas de caminho de ferro e auto-estradas, o controlo das infestantes em agricultura e silvicultura e, infelizmente, o uso como agentes de guerra na destruição de culturas e no desfolhamento da floresta. Revelaram-se da maior utilidade quando utilizados, de uma maneira selectiva, em situações ordenadas de agricultura e de silvicultura; a respectiva utilização torna-se persistentemente questionável na aplicação por aspersão não selectiva de grandes áreas, particularmente quando os efeitos na estrutura do ecossistema não podem ser previstos com segurança (note-se o paralelismo com o mau uso de pesticidas). Tem sido avaliado que pelo menos 20 milhões de hectares de faixas de servidão, nos Estados Unidos da América, tenham sido pulverizados de 1 a 30 ou mais vezes (Eggler, 1968). Embora uma parte dessa pulverização seja necessária, em grande parte é de natureza não selectiva e tão geral que não pode ser justificada, tanto económica como ecologicamente.

Geralmente, os herbicidas dividem-se em dois grupos, segundo o modo como actuam. Os da primeira categoria, que inclui o monuron e a simazina, interferem com a fotossíntese provocando a morte da planta por falta de energia. O segundo

---

(\*) Esta secção foi preparada pelo Dr. William E. Odum.

grupo é tipificado pelo 2,4-D (2,4-ácido diclorofenoxiacético) e pelo 2,4,5-T (2,4,5-ácido triclorofenoxiacético), de utilização corrente. Não se conhecem completamente os mecanismos de acção neste segundo grupo. Estão envolvidos dois efeitos associados, embora não idênticos: a acção de desfoliação e a acção como herbicida sistemático. De forma bastante singular, estes produtos químicos podem provocar, a baixa concentração, uma maior permanência na planta de frutos e folhas, sendo utilizados em agricultura com este objectivo. A concentrações mais altas, iniciam uma cadeia de reacções que determinam um enfraquecimento e a eventual ruptura da camada de abscisão na base do pecíolo, onde a folha adere ao caule. Só por si, uma simples desfoliação deste tipo não mata como regra a planta, sendo de esperar que se verifique depois a recuperação. Porém, em certas plantas há um efeito adicional de uma proliferação celular drasticamente acrescida de tecidos como o floema, que determina o bloqueio do transporte de nutrientes e a formação de lesões nocivas. Nestas plantas susceptíveis, é pequena a probabilidade de uma recuperação bem sucedida. As plantas herbáceas de folha larga são particularmente susceptíveis ao 2,4-D, enquanto que o 2,4,5-T e uma mistura de 2,4-D com 2,4,5-T actuam com eficácia nas plantas lenhosas.

Conhecem-se mal os efeitos do 2,4-D e do 2,4,5-T nos ecossistemas. São obviamente capazes de modificar as comunidades vegetais e afectam, indirectamente, os herbívoros e os carnívoros. É escasso o conhecimento dos respectivos efeitos nos sistemas aquáticos e nos micróbios do solo. A toxicidade directa para os animais parece ser baixa. Contudo, a produção de 2,4,5-T tem sido muitas vezes caracterizada pela presença, no produto final, do simétrico 2,3,6,7-tetraclorodibenzeno-p-dioxina, usualmente designado por «dioxina». Tem-se provado que este composto é teratogénico, ou deformante do feto, para concentrações extremamente baixas. Para além disso, tem ficado ligado ao aparecimento de graves alterações na pele, de tipo eruptivo, nos trabalhadores das fábricas que produzem 2,4,5-T. Por estas razões, o 2,4,5-T é considerado um composto perigoso, a menos que o produto final não contenha «dioxina». Além do mais, a possibilidade de formação de «dioxina» a partir do 2,4,5-T ou de produtos intermédios da decomposição por via térmica (queimando madeira) ou metabólica, não tem sido investigada satisfatoriamente.

Pondo de lado questões políticas, a utilização de herbicidas (2,4-D, 2,4,5-T, «picloram» e ácido cacodílico) no Vietnam do Sul tem particular interesse ecológico, dada a extensa área de terreno pulverizado (pelo menos 10 por cento do país) e as fortes doses utilizadas (usualmente uma ordem de grandeza superior à que é recomendada para uso nos Estados Unidos da América). A pulverização aérea, usualmente feita de um avião C-123 especialmente adaptado, foi levada a efeito entre 1962 e princípios de 1970; cada avião transportava um tanque de 4000 litros, podendo pulverizar em dois minutos uma faixa com aproximadamente 150 metros de largura por 9 quilómetros de comprimento, ou 135 hectares. A investigação

feita por Fred Tschirley (1969) das áreas pulverizadas revelou que as associações do mangal eram destruídas por uma única aplicação. As florestas de caducifólias eram muito pouco danificadas por um único tratamento, embora tenham ocorrido alterações significativas na floresta, com subsequente invasão de bambus, em áreas que sofreram múltiplas pulverizações. Dois dos compostos utilizados como rotina no Vietnã estão grandemente limitados nos Estados Unidos da América. O «picloram» foi caracterizado por Galston (1970) como um herbicida análogo ao DDT, devido à sua persistência relativa nos solos. O ácido cacodílico contém para cima de 50 por cento de arsénio e a sua utilização repetida pode conduzir à sua acumulação nos solos.

Os insecticidas e os herbicidas juntos são «drogas» poderosas no ecossistema, uma vez que modificam o funcionamento de sistemas vitais — os consumidores e os produtores. Presentemente sugere-se que estas substâncias sejam objecto de licença, com controlo por profissionais treinados, tal como acontece com as drogas utilizadas no tratamento do corpo humano.

### **Poluição Sonora**

A poluição sonora, ou pelo ruído, constitui também outra ameaça grave à qualidade do ambiente humano. Caso se defina ruído como «um som não desejado», então, a poluição sonora é um som não desejado «lançado» na atmosfera, sem atender aos efeitos adversos que possa ter. O termo «ruído» é também utilizado em electrónica e na ciência da comunicação para referir as perturbações que interferem com a comunicação. Um tal ruído aumenta com a complexidade e o conteúdo de informação de sistemas de todos os tipos. Assim, o homem enfrenta um problema crescente com a «poluição electrónica», à medida que se intensifica a comunicação por rádio. Portanto, a poluição sonora constitui, em sentido mais amplo, outro «revés imprevisto» na utilização concentrada de energia.

É hoje claro que o som de alta intensidade, como o emitido por muitas máquinas industriais e pelo avião, quando prolongado por longos períodos de tempo, não só perturba o homem (e provavelmente outros vertebrados), como também danifica a audição com carácter permanente. Mesmo um nível relativamente baixo de ruído, como o ruído de uma multidão, de uma estrada ou de um rádio, interfere com a conversação humana, provoca tensão emocional e de comportamento, e ameaça a «tranquilidade doméstica» garantida pela Constituição dos E.U.A. e de outros países. Em conformidade, o som deve ser considerado como um poluente potencialmente sério e como uma ameaça grave à saúde ambiental. Assim sendo, a medição, a redução, as regulamentações e as restrições legais em matéria de poluição sonora devem ser consideradas ao mesmo nível dos esforços para controlar os componentes «químicos» da poluição do ar.

A unidade de medição para o som é o decibel (db). Não se trata de uma unidade absoluta de medição, mas sim de uma unidade relativa, baseada no logaritmo da razão entre a intensidade do som ( $I$ ) e um nível de referência ( $I_0$ ), estabelecido arbitrariamente como uma pressão de som com 0,0002 microbares (dines por  $\text{cm}^2$  ou uma energia de cerca de  $10^{-16}$  watts), que foi inicialmente considerada como a intensidade mínima audível pelo homem. Assim,

$$\text{bel} = \log_{10} \frac{I}{I_0}$$

e

$$\text{decibel} = 10 \log_{10} \frac{I}{I_0}$$

Em conformidade, 10, 20 e 100 decibéis representam, respectivamente, 10 vezes, 100 vezes e  $10^{10}$  vezes o limiar da intensidade. É importante reconhecer a natureza logarítmica desta escala!

A área da audição humana estende-se desde cerca de 20 a 20 000 cps (ciclos por segundo), quanto a frequência, e em intensidade de 0 a mais de 120 db (ponto em que a intensidade produz desconforto físico), o que significa uma variação de  $10^{12}$  vezes ou superior. A conversação corrente, que se situa em frequência num intervalo de 250 a 10 000 cps, inscreve-se entre os 30 e os 60 db, ao passo que o ruído sob um avião a jacto, no momento da descolagem, pode subir a mais de 160 db. O efeito no homem varia com a frequência ou «altura» do som. Considera-se que o «nível de pressão do som» tem uma maior «sonoridade» para os sons mais altos do que para os mais baixos. Por exemplo, um avião a jacto produzindo sons a uma intensidade de 100 db, é considerado duas vezes mais ruidoso e perturbador do que um avião a hélice emitindo um som do mesmo nível de decibéis, porque a sua produção de ruído contém mais energia de alta frequência.

A sonoridade, tal como as pessoas a apercebem, é expressa em unidades denominadas *sones*. Trata-se também de uma unidade relativa — 1 sone iguala a sonoridade de uma pressão de som de 40 db a 1000 cpm. Um som de 40 db a 5000 cps é considerado duas vezes mais sonoro do aquele, sendo-lhe, portanto, atribuído o valor de 2 sones. Nesta escala, 50 sones e daí para cima constituem uma sonoridade excessiva para a existência de conforto, qualquer que seja a frequência dentro do intervalo de audição. Em geral, pode considerar-se 85 db (10 a 50 sones, dependendo da frequência) como o nível crítico para a agressão do ouvido. Os níveis de ruído muito abaixo deste nível de injúria física podem ter efeitos subtis e constituir até motivo de maior preocupação para a população em geral. As pessoas começam a queixar-se quando níveis de ruído indesejáveis nas áreas residenciais atingem de 35 a 40 db, e começam a ameaçar com uma acção colectiva quando alcançam 50 db! Um problema principal no controlo do ruído reside nas dificuldades de ava-

liar o ruído complexo, que contém energia num certo número de bandas de oitava — isto é, o tipo de ruído que, geralmente, é mais irritante. Finalmente, o ruído súbito, como por exemplo um estampido, produz «efeito de susto» que pode ser mais perturbador do que o ruído contínuo. Os estampidos podem também produzir danos físicos em imóveis (vidros partidos, etc.).

A ameaça do ruído constitui outra razão que compele o homem a preservar um *Lebensraum* (espaço vital) maior do que o espaço mínimo necessário para as suas necessidades fisiológicas e psicológicas de todos os dias. Paralelamente, com uma atenção crescente à tecnologia da redução do ruído, torna-se obviamente necessário incrementar a zonagem e o planeamento que separam o ruído industrial, as auto-estradas, e assim por diante, do espaço em que se habita. Até 1970, apenas um pequeno número de cidades e de estados tinham promulgado leis para controlo do ruído, sendo ainda em menor número aqueles que tinha feito alguma coisa para o medir ou reduzir. No sul da Califórnia, segundo se sabe, estão a ser instalados medidores de intensidade sonora ao longo das estradas, e os camiões e automóveis são detidos, não apenas por excesso de velocidade, mas também por excederem o limite de ruído estabelecido de 82 decibéis! Mais importante do que isso será forçar códigos de construção que exijam a edificação de casas e de apartamentos à prova de som. As pessoas não podem viver em paz quando se encontram amontoadas nas cidades e separadas umas das outras por finas paredes de papel!

Nas áreas metropolitanas, a vegetação das cinturas verdes, e o espaço aberto em geral, poderá ser de um valor tão grande na melhoria das condições referentes ao ruído como na purificação do ar. Robinette (1969) assinala que as plantas são absorventes eficientes do ruído, especialmente de ruídos de frequência alta. Uma densa sebe viva de folha persistente pode reduzir de 10 db o ruído da recolha do lixo (isto é, uma redução de dez vezes). As plantações de bordadura, ao longo das estradas e das ruas, podem ser eficientes, caso as mesmas sejam mais baixas no sentido da fonte do ruído e mais altas no sentido daquele que o ouve, não se limitando assim a absorver o ruído, mas desviando-o também para cima. Uma faixa de 15 metros de largura com uma banda interior de arbustos densos e uma exterior de árvores pode ser bastante eficiente (uma espécie de bordadura de floresta que é igualmente boa para a vida selvagem de pequena dimensão).

Como acontece com maioria de outros excessos da nossa sociedade, o problema de estabelecer divisórias é difícil. O som é necessário para a existência humana, e muito do que é produzido pela natureza (o canto das aves) e pelo homem (música) é agradável e importante. De novo, tal como em todos os aspectos da poluição, o problema põe-se quando há um excesso de uma coisa que de outra forma seria uma «coisa boa». Deste modo, os dois maiores obstáculos para a solução do problema são (1) a carência de consciência e de preocupação do público relativamente aos perigos e (2) a pressão económica para adiar ou nada fazer

enquanto o dinheiro está a entrar. Para resolver realmente um problema, como por exemplo o ruído do aeroporto, é necessário fazer duas coisas simultaneamente e com continuidade: (1) reduzir o ruído na sua origem, tanto quanto for tecnicamente possível, e (2) criar uma zona à volta do aeroporto, de tal forma que não seja permitido a ninguém construir uma casa ou uma fábrica dentro de um raio de 15 quilómetros a partir do aeroporto (para sua própria protecção, sob iguais direitos de protecção do governo, e para evitar futuros processos judiciais que dificultam o desenvolvimento económico!). Um grande «cinturão verde» de herdades e de florestas à volta de um aeroporto para aviões a jacto seria de grande valor, não só para absorver o ruído mas também como um purificador de ar, produtor de alimento e de fibras, e como área de recreio! Um tal ataque duplo do problema é aquilo que os ecologistas designam por «lógica do ecossistema». Para efeitos de análises adicionais sobre poluição sonora, seus efeitos e sua redução, veja-se Glorig (1958), Kryter (1970), Rhodda (1967) e Burns (1969).

A redução do ruído constituiria uma boa cruzada para a geração dos jovens, não só porque eles contribuem inconscientemente para o excesso (música rock amplificada, por exemplo) mas também, o que é mais importante, porque é provável que um ambiente livre de ruído indesejado constitua um ambiente de qualidade quanto a outros aspectos.

### **Outras Áreas de Problemas**

A poluição radioactiva e a poluição térmica são consideradas no capítulo seguinte, enquanto aspectos adicionais da tecnologia da detecção e do controlo de resíduos se encontram analisados nos Capítulos 18, 19 e 20. No Capítulo 21, volta-se a dar ênfase à poluição como uma força motivadora de reformas sociais, económicas e legislativas.



## Capítulo 17 — ECOLOGIA DA RADIAÇÃO

---

A ecologia da radiação ocupa-se com as substâncias radioactivas, a radiação e o ambiente. Há duas perspectivas bastante distintas da radioecologia que requerem métodos diferentes. Interessam, por um lado, os efeitos da radiação nos indivíduos, populações, comunidades e ecossistemas. A outra perspectiva importante da ecologia da radiação ocupa-se com o destino das substâncias radioactivas libertadas para o ambiente e com a forma pela qual as populações e as comunidades ecológicas controlam a distribuição da radioactividade. As experiências com armas nucleares adicionaram, a uma escala global, radioactividade produzida pelo homem àquela que ocorre naturalmente. Muito embora as experiências com armas nucleares tenham sido grandemente reduzidas desde 1962, mantém-se a ameaça de uma guerra nuclear. O desenvolvimento contínuo da energia nuclear para utilizações pacíficas, que deverá acelerar-se à medida que decrescem as disponibilidades em energias fósseis, implica a necessidade de prever, vigiar e controlar volumes crescentes de resíduos radioactivos, à semelhança do que se deverá fazer com os poluentes perigosos (ver Capítulo 16). De um lado mais positivo, os traçadores radioactivos estão a proporcionar instrumentos muito valiosos para a investigação. Tal como os diversos tipos de microscópio ampliam a capacidade humana para estudar a estrutura, assim também os traçadores em todas as suas formas ampliam essa capacidade para o estudo da função. Na Parte I (ver páginas 60, 93 e 98) referiram-se exemplos da utilidade dos traçadores.

Os livros de consulta mais úteis no âmbito da radioecologia são os volumes de simpósios editados por Schultz e Klement (1963), Hungate (1966) e Nelson e Evans (1969); ver também Polikarpov, 1966.

## 1. RESUMO DOS CONCEITOS E TERMINOLOGIA NUCLEARES DE IMPORTÂNCIA ECOLÓGICA

Com o objectivo de facilitar a análise subsequente e a apresentação de dados, examinam-se seguidamente alguns dos mais importantes conceitos e termos utilizados na ecologia da radiação. Para informação adicional, ver os livros da autoria de Lapp e Andrews (1954), Glasstone (1958), Comer (1955), Overman e Clark (1960) e Chase e Rabinowitz (1967).

### Tipos de Radiações Ionizantes

As radiações de energia muito alta capazes de remover electrões dos átomos e de os ligar a outros átomos, produzindo deste modo *pares de iões* positivos e negativos, são conhecidas por *radiações ionizantes*, em contraste com a luz e a maior parte da radiação solar que não têm acção ionizante. Julga-se que a ionização é a causa principal da lesão do protoplasma e que o dano é proporcional ao número dos pares de iões produzidos no material absorvente. As radiações ionizantes são emitidas na Terra por materiais radioactivos, sendo também recebidas do espaço. Os isótopos dos elementos que emitem radiações ionizantes são denominados *radio-nuclidos* ou *radioisótopos*.

Das três radiações ionizantes com impacto ecológico importante, duas são corpusculares (alfa e beta) e uma é electromagnética (radiação gama e os raios X relacionados). A radiação corpuscular consiste em fluxos de partículas atómicas e subatómicas que transferem a sua energia para tudo aquilo em que embatem. As *partículas alfa* são partes de átomos de hélio, e à escala atómica são enormes. Apenas viajam alguns centímetros no ar e podem ser detidas por uma folha de papel ou pela camada morta da pele do homem, embora produzam localmente, e ao ser detidas, uma grande quantidade de ionização. As *partículas beta* são electrões de alta velocidade — partículas muito mais pequenas que podem viajar no ar alguns metros, ou até um par de centímetros através de um tecido, e ceder a sua energia num trajecto maior. Por outro lado, as *radiações ionizantes electromagnéticas* são como a luz, só que de um comprimento de onda muito mais curto (ver Figura 5-6). Viajam através de grandes distâncias e penetram facilmente na matéria, libertando a respectiva energia em trajectos longos (a ionização é dispersada). Os *raios gama*, por exemplo, penetram facilmente nos materiais biológicos; um dado «raio» poderá atravessar facilmente um organismo sem produzir qualquer efeito ou poderá produzir

ionização num trajecto longo. Os seus efeitos dependem do número e da energia dos raios e da distância a que o organismo se encontra da fonte, uma vez que a intensidade diminui exponencialmente com a distância. Na Figura 17-1, ilustram-se características importantes dos raios alfa, beta e gama. Nas séries alfa, beta e gama o poder de penetração cresce por essa ordem, embora a concentração da ionização e os danos locais decresçam. Segue-se que os biólogos classificam com frequência as substâncias que emitem partículas alfa e beta como «emissores internos», dado que os respectivos efeitos tendem a ser os mais elevados quando absorvidas, ingeridas ou depositadas nos tecidos vivos ou perto deles. Inversamente, as substâncias radioactivas que são principalmente emisoras de raios gama classificam-se como «emissores externos», uma vez que têm um elevado poder de penetração e podem produzir os seus efeitos sem necessidade de serem absorvidas.

Há outros tipos de radiação que têm interesse, pelo menos indirecto, para o ecologista. Os neutrões são partículas sem carga, grandes, que por si mesmas não provocam ionização, embora, à semelhança de um touro numa loja de louça, provoquem grandes estragos localmente por promoverem o deslocamento de átomos das suas posições estáveis mediante choque. Os neutrões induzem deste modo a radioactividade em materiais não radioactivos ou em tecidos através dos quais passam. Para uma dada quantidade de energia absorvida, os neutrões «rápidos» poderão provocar dez vezes mais danos locais, e os neutrões «lentos» cinco vezes mais, do que os raios gama. Os neutrões encontram-se confinados na vizinhança dos reactores ou das explosões atómicas, embora, como atrás se referiu, sejam de primordial importância na produção de substâncias radioactivas que podem e estão a ser profusamente distribuídas na natureza. Os raios X são radiações electromagnéticas muito semelhantes aos raios gama, embora tenham a sua origem na camada, mais exterior, de electrões e não no núcleo do átomo, e não sejam emitidos por substâncias radioactivas dispersas no ambiente. Uma vez que estes raios e os raios gama têm efeitos similares, e uma vez que os raios X são facilmente obtidos a partir de um aparelho específico, podem utilizar-se comodamente em estudos experimentais de indivíduos, populações, ou mesmo de ecossistemas pequenos. Os *raios cósmicos* são radiações provenientes do espaço exterior constituídas por misturas de componentes corpusculares e electromagnéticos. A intensidade dos raios cósmicos na biosfera é pequena, embora, como se verá no Capítulo 20, esses raios constituam um perigo importante nas viagens espaciais. Os raios cósmicos e a radiação ionizante proveniente das substâncias naturais radioactivas existentes no solo e na água produzem aquilo que se conhece por *radiação de fundo*, a que o biota actual se encontra adaptado. De facto, o biota poderá depender desta radiação de fundo para a manutenção da fluidez genética. A radiação de fundo varia de três a quatro vezes em diversas partes da biosfera. Este capítulo respeita principalmente à radioactividade artificial que é adicionada à radiação de fundo.

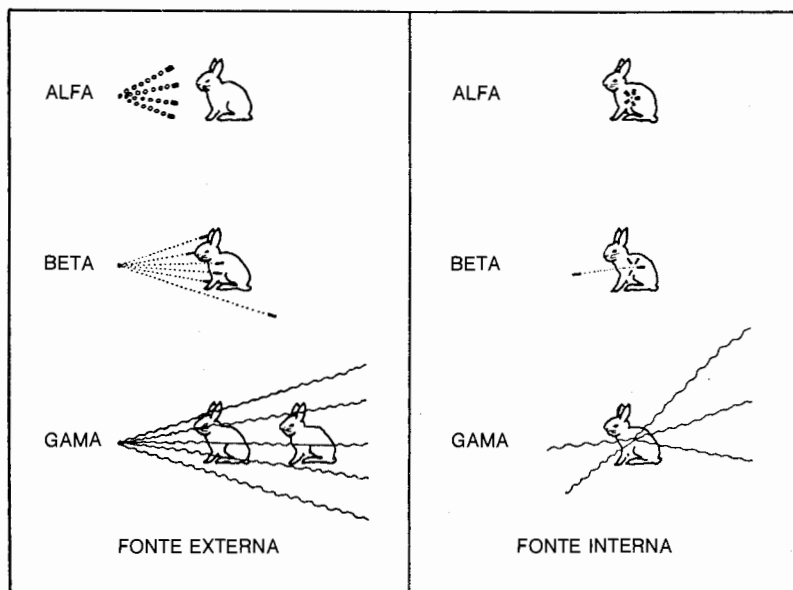


Figura 17-1. Comparação esquemática dos três tipos de radiações ionizantes de maior interesse ecológico, mostrando a penetração relativa e o efeito de ionização específico. O diagrama não pretende ser quantitativo.

## Unidades de Medida

Para lidar com o fenómeno radiação são necessários dois tipos de medida: (1) uma medida de quantidade de uma substância radioactiva em termos do número de desintegrações que ocorrem e (2) uma medida da dose de radiação em termos de energia absorvida, susceptível de causar ionização e dano.

A unidade básica da quantidade de uma substância radioactiva é o *curie* (Ci), definido como a quantidade de material em que se desintegram  $3,7 \times 10^{10}$  átomos por segundo, ou em que ocorrem  $2,2 \times 10^{12}$  desintegrações por minuto (dpm). O peso real do material que origina um curie é muito diferente para um isótopo de transmutação lenta, de vida longa, em comparação com outro de transmutação rápida. Por exemplo, um grama de rádio constitui aproximadamente um curie, ao passo que numa quantidade muito menor (cerca de  $10^{-7}$  gramas) de sódio radioactivo recém-formado ocorrerão  $3,7 \times 10^{10}$  desintegrações por segundo! Uma vez que um curie representa uma grande quantidade de radioactividade do ponto de vista biológico, são largamente utilizadas unidades mais pequenas: *milicurie* (mCi) =  $10^{-3}$  Ci; *microcurie* ( $\mu$ Ci) =  $10^{-6}$  Ci; *nanocurie* (nCi) (anteriormente designado um milimicrocurie,  $m\mu$ Ci) =  $10^{-9}$  Ci; *picocurie* (pCi) (primeiramente designado um micromicrocurie,  $\mu\mu$ Ci) =  $10^{-12}$  Ci. A amplitude possível de actividade é tão grande que

é preciso ter cuidado quanto à posição do ponto decimal! O curie indica quantas partículas alfa ou beta ou raios gama, estão a ser emitidos por uma fonte radioactiva, embora esta informação nada diga quanto ao efeito que a radiação poderá ter sobre os organismos que se encontram na linha de fogo.

Outro aspecto importante da radiação, a dose de radiação, tem sido medida com diversas escalas. A unidade mais conveniente para todos os tipos de radiação é o *rad*, que se define como a dose absorvida de 100 ergs de energia por grama de tecido. O *roentgen* (R) é uma unidade mais antiga, que em sentido estrito deverá apenas ser utilizada para os raios X e gama. Quando se está a tratar dos efeitos nos organismos vivos, o rad e o roentgen são, na realidade, aproximadamente a mesma coisa. Uma unidade 1000 vezes menor, designada miliroentgen (mR) ou milirrad (mrad), é conveniente para o tipo de níveis de radiação que se encontram frequentemente no ambiente. É importante destacar que o roentgen ou o rad, é uma unidade de dose total. A *intensidade da dose* é a quantidade recebida por unidade de tempo. Assim, se um organismo está a receber 10 mR por hora, a dose total num período de 24 horas deverá ser 240 mR ou 0,240 R. Como se verá, o tempo durante o qual uma dada dose é recebida constitui um aspecto muito importante.

Os instrumentos que medem a radiação ionizante constam de duas partes básicas, (1) um detector e (2) um medidor de intensidade ou contador electrónico (escalímetro). Os detectores gasosos, como os tubos de geiger, são utilizados com frequência para medir a radiação beta, enquanto que para medir a radiação gama e outros tipos de radiação são largamente utilizados detectores sólidos ou líquidos de cintilação (substâncias que convertem a radiação invisível em luz visível que é registada por um sistema fotoeléctrico).

### **Radionuclidos (Radioisótopos) de Importância Ecológica**

Há vários tipos de átomos de cada substância elementar, cada um com uma constituição ligeiramente diferente, alguns radioactivos, outros não. Estas variedades de elementos designam-se por isótopos. Deste modo, há vários isótopos do elemento oxigénio, vários isótopos do elemento carbono, e assim por diante. Os isótopos que são radioactivos são os instáveis que se desintegram em outros isótopos, libertando ao mesmo tempo radiações. Cada isótopo é identificado por um número, o seu peso atómico; cada isótopo radioactivo, ou radionuclido conforme a designação mais frequente, também possui uma velocidade característica de desintegração que é indicada pela sua vida-média. Alguns radionuclidos de importância ecológica encontram-se enumerados no Quadro 17-1. Observar-se-á no Grupo B do Quadro 17-1 que o cálcio-45 é o isótopo radioactivo do cálcio; tem um peso atómico de 45 e perde metade da sua radioactividade todos os 160 dias. A vida-média é constante para um dado nuclido (isto é, a velocidade da desintegração não é afectada pelos factores

ambientais) e varia desde poucos segundos a muitos anos, dependendo do radionuclido. Em geral, radionuclidos de vida extremamente curta têm pouco interesse do ponto de vista ecológico. Uma variável que afecta o poder de penetração da radiação é a sua energia. A maior parte dos radionuclidos de interesse ecológico têm energias variáveis entre 0,1 e 5 Mev (milhão de electrão-volts). A energia relativa de cada isótopo encontra-se indicada no Quadro 17-1 (ver referências padronizadas para valores exactos). Quanto maior a energia, maior o perigo potencial para o material biológico dentro do intervalo de um tipo particular de radiação. Os isótopos energéticos são, por outro lado, mais fáceis de detectar em quantidades muito pequenas e assim dão melhores «traçadores». Por exemplo, os emissores de energia gama, como sejam o cobalto-60, o cézio-134, o escádio-46 ou o tântalo-182 proporcionam «etiquetas» úteis para seguir o movimento de animais sob a casca de uma árvore ou no solo, fora da vista portanto.

Do ponto de vista ecológico, os radionuclidos distribuem-se por vários grupos relativamente bem definidos, como se ilustra no Quadro 17-1. Radionuclidos que ocorrem naturalmente formam um grupo, (A), ao passo que os isótopos de elementos metabolicamente importantes formam um outro grupo, (B), e são especialmente importantes como traçadores. Um terceiro grupo importante de radionuclidos, (C), é constituído pelos produzidos pela fissão do urânio e de alguns outros elementos; engloba a maioria dos elementos que não são metabolicamente essenciais (o  $^{131}\text{I}$  constitui uma excepção). Contudo, este grupo é um grupo perigoso dado que os isótopos de fissão são produzidos em grandes quantidades, tanto nas explosões nucleares como nas operações nucleares controladas, que produzem electricidade e outras formas úteis de energia. Embora estes nuclidos não sejam na sua maior parte constituintes essenciais do protoplasma, entram facilmente nos ciclos biogeoquímicos e muitos deles, especialmente os nuclidos de estrôncio e cézio, concentram-se na cadeia alimentar, como se salientou no Capítulo 4, Secção 4. Observe-se que certo número de isótopos do grupo C têm um «isótopo derivado» (um isótopo formado durante a desintegração de um outro isótopo), que poderá ser mais energético do que o «progenitor».

Está previsto que o homem venha um dia a ser capaz de utilizar a energia de fusão da bomba de hidrogénio como alternativa à energia de fissão, que constitui actualmente a base das utilizações correntes da energia nuclear. Semelhante progresso eliminaria os produtos da desintegração, embora mantendo-se problemas envolvendo o trítio ( $^3\text{H}$ ) e a radioactividade induzida por neutrões.

## 2. RADIOSENSIBILIDADE COMPARADA

Mesmo antes de iniciada a era atómica com a explosão da primeira bomba atómica, já se havia trabalhado suficientemente com os raios X para ver que os orga-

## Quadro 17-1 *Rádio Nuclídeos de Importância Ecológica*

Grupo A. Isótopos que ocorrem naturalmente, contribuindo para a radiação de fundo.

NUCLIDO	VIDA MÉDIA	RADIAÇÕES EMITIDAS	
Urânio-235 ( <sup>235</sup> U)	7 x 10 <sup>8</sup> anos	Alfa <sup>3</sup>	Gama <sup>0</sup>
Urânio-238 ( <sup>238</sup> U)	4,5 x 10 <sup>9</sup> anos	Alfa <sup>3</sup>	
Rádio-226 ( <sup>226</sup> Ra)	1620 anos	Alfa <sup>3</sup>	Gama <sup>0</sup>
Tório-232 ( <sup>232</sup> Th)	1,4 x 10 <sup>10</sup> anos	Alfa <sup>3</sup>	
Potássio-40 ( <sup>40</sup> K)	1,3 x 10 <sup>9</sup> anos	Beta <sup>2</sup>	Gama <sup>2</sup>
Carbono-14 (ver Grupo B.)			

<sup>0</sup> Energia muito baixa, inferior a 0,2 Mev; <sup>1</sup> Energia relativamente baixa, 0,2 - 1 Mev; <sup>2</sup> Energia alta, 1 - 3 Mev; <sup>3</sup> Energia muito alta, superior a 3 Mev.

Grupo B. Nuclídeos de elementos que são constituintes essenciais dos organismos, e, portanto, importantes nos estudos das comunidades como traçadores, bem como por motivo da radiação que produzem.

NUCLIDO	VIDA MÉDIA	RADIAÇÕES EMITIDAS	
Cálcio-45 ( <sup>45</sup> Ca)	160 dias	Beta <sup>1</sup>	
Carbono-14 ( <sup>14</sup> C)	5568 anos	Beta <sup>0</sup>	
Cobalto-60 ( <sup>60</sup> Co)	5,27 anos	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>2</sup>
Cobre-64 ( <sup>64</sup> Cu)	12,8 horas	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>2</sup>
Iodo-131 ( <sup>131</sup> I)	8 dias	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>1</sup>
Ferro-59 ( <sup>59</sup> Fe)	45 dias	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>2</sup>
Hidrogénio-3 (Trítio) ( <sup>3</sup> H)	12,4 anos	Beta <sup>0</sup>	
Manganês-54 ( <sup>54</sup> Mn)	300 dias	Beta <sup>2</sup>	Gama <sup>2</sup>
Fósforo-32 ( <sup>32</sup> P)	14,5 dias	Beta <sup>2</sup>	
Potássio-42 ( <sup>42</sup> K)	12,4 horas	Beta <sup>3</sup>	Gama <sup>2</sup>
Sódio-22 ( <sup>22</sup> Na)	2,6 anos	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>2</sup>
Sódio-24 ( <sup>24</sup> Na)	15,1 horas	Beta <sup>2</sup>	Gama <sup>2</sup>
Enxofre-35 ( <sup>35</sup> S)	87,1 dias	Beta <sup>0</sup>	
Zinco-65 ( <sup>65</sup> Zn)	250 dias	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>2</sup>

Também bário-140 (<sup>140</sup>Ba), bromo-82 (<sup>82</sup>Br), molibdénio-99 (<sup>99</sup>Mo) e outros elementos traçadores.

Grupo C. Nuclídeos importantes nos produtos de fissão que entram no ambiente através precipitação radioactiva ou da distribuição dos resíduos.

NUCLIDO	VIDA MÉDIA	RADIAÇÕES EMITIDAS	
Grupo do estrôncio			
Estrôncio-90 ( <sup>90</sup> Sr) e	28 anos	Beta <sup>1</sup>	
ítório-90 ( <sup>90</sup> Y) derivado	2,5 dias	Beta <sup>2</sup>	
Estrôncio-89 ( <sup>89</sup> Sr)	53 dias	Beta <sup>2</sup>	
Grupo do céσιο			
Césio-137 ( <sup>137</sup> Cs) e	33 anos	Beta <sup>2</sup>	Gama
bário-137 ( <sup>137</sup> Ba) derivado	2,6 minutos	Beta	Gama <sup>1</sup>
Césio-134 ( <sup>134</sup> Cs)	2,3 anos	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>2</sup>
Grupo do cério			
Cério-144 ( <sup>144</sup> Ce) e	285 dias	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>0</sup>
praseodímio-144 ( <sup>144</sup> Pr) derivado	17 minutos	Beta <sup>2</sup>	Gama <sup>2</sup>
Cério-141 ( <sup>141</sup> Ce)	33 dias	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>1</sup>
Grupo do ruténio			
Ruténio-106 ( <sup>106</sup> Ru) e	1 ano	Beta <sup>0</sup>	
ródio-106 ( <sup>106</sup> Rh) derivado	30 segundos	Beta <sup>3</sup>	Gama <sup>2</sup>
Ruténio-103 ( <sup>103</sup> Ru)	40 dias	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>1</sup>
Zircónio-95 ( <sup>95</sup> Zr) e	65 dias	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>1</sup>
nióbio-95 ( <sup>95</sup> Nb) derivado	35 dias	Beta <sup>0</sup>	Gama <sup>1</sup>
Bário-140 ( <sup>140</sup> Ba) e	12,8 dias	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>1</sup>
lantânio-140 ( <sup>140</sup> La) derivado	40 horas	Beta <sup>2</sup>	Gama <sup>2</sup>
Neodímio-147 ( <sup>147</sup> Nd) e	11,3 dias	Beta <sup>1</sup>	Gama <sup>1</sup>
prométio-147 ( <sup>147</sup> Pm) derivado	2,6 anos	Beta <sup>1</sup>	Gama
Ítrio-91 ( <sup>91</sup> Y)	61 dias	Beta <sup>2</sup>	Gama <sup>1</sup>
Plutónio-239 ( <sup>239</sup> Pu)	2,4 x 10 <sup>4</sup> anos	Alfa <sup>3</sup>	Gama <sup>1</sup>
Iodo-131 (ver Grupo B)			
Urânio (ver Grupo A)			

nismos diferiam grandemente na respectiva capacidade de tolerar doses maciças de radiação. A sensibilidade comparada de três grupos distintos de organismos a doses individuais de raios X ou gama encontra-se ilustrada na Figura 17-2. As grandes doses individuais aplicadas em curtos intervalos de tempo (minutos ou horas) denominam-se *doses agudas*, em contraste com *doses crónicas* de radiação subletal que podem ser experimentadas continuamente ao longo de todo um ciclo de vida. Os extremos esquerdos das barras indicam os níveis a que se podem esperar efeitos graves na reprodução (esterilização temporária ou permanente, por exemplo) das espécies mais sensíveis do grupo, e os respectivos extremos direitos indicam os níveis a que a maior parte (50 por cento ou mais) das espécies mais resistentes seria prontamente exterminada. As flechas da esquerda indicam a margem inferior das doses que produziriam morte ou danos em estádios sensíveis do ciclo de vida, como por exemplo o embrionário. Assim, uma dose de 200 rads provocará a morte de alguns embriões de insectos na fase de segmentação. Cinco mil rads esterilizarão algumas espécies de insectos, embora possam ser necessários cem mil rads para exterminar todos os indivíduos adultos das espécies mais resistentes. Em geral, considera-se que os mamíferos são os organismos mais sensíveis e os microrganismos os mais resistentes. As plantas com semente e os vertebrados inferiores situar-se-iam algures entre os insectos e os mamíferos. A maioria dos estudos revelou

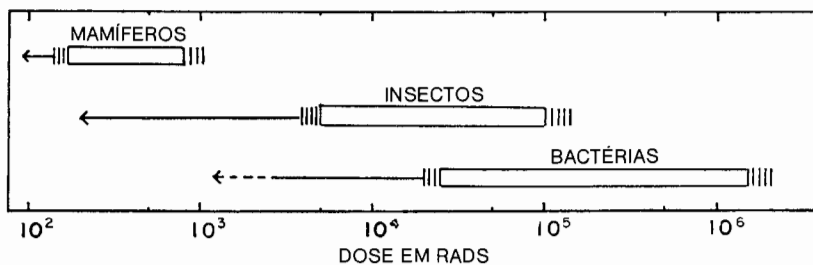


Figura 17-2. Radiossensibilidade comparada de três grupos de organismos a doses agudas avulsas de radiação X ou gama. Ver explicação no texto.

que as células em divisão mais rápida são mais sensíveis (o que explica o decrescer da sensibilidade com a idade). Assim, qualquer componente — quer seja uma parte de organismo, um organismo inteiro, ou uma população — que experimente um crescimento rápido é susceptível de ser afectado por níveis de radiação comparativamente baixos, independentemente das suas relações taxonómicas.

Os efeitos de doses crónicas de nível baixo são mais difíceis de medir, uma vez que poderão intervir efeitos a longo prazo tanto genéticos como somáticos. Em termos de resposta de crescimento, Sparrow (1962) relatou que uma dose crónica de 1 R por dia mantida durante dez anos produz aproximadamente a mesma redução



no crescimento de pinheiros (que são relativamente radiosensíveis) que uma dose aguda de 60 R. Qualquer acréscimo de radiação ionizante no ambiente acima da radiação de fundo, ou até uma radiação de fundo elevada, pode aumentar o ritmo da produção de mutações nocivas (tal como acontece com muitos produtos químicos e aditivos alimentares que o homem hoje impõe a si próprio).

Tem-se demonstrado que nas plantas superiores a sensibilidade à radiação ionizante é directamente proporcional à dimensão do núcleo da célula, mais especificamente ao volume do cromossoma ou ao teor em DNA (Sparrow e Evans, 1961; Sparrow e Woodwell, 1962; Sparrow *et al.*, 1963). Como se ilustra na Figura 17-3, a sensibilidade à radiação varia quase três ordens de grandeza para um grupo de espermatófitas, concomitantemente com o volume dos cromossomas. As plantas com grande volume de cromossomas são exterminadas por uma dose aguda de menos de 1000 rads, enquanto que as plantas com cromossomas pequenos ou pouco numerosos podem sobreviver a 50 000 rads ou mais. Tais relações sugerem que quanto maior for o «alvo» cromossómico, tanto mais prováveis serão os «golpes» directos pelas «balas» atómicas.

Nos animais superiores não se tem encontrado uma relação directa entre a sensibilidade e a estrutura celular; os efeitos sobre sistemas específicos de órgãos são mais críticos. Assim, os mamíferos são muito sensíveis a doses baixas porque

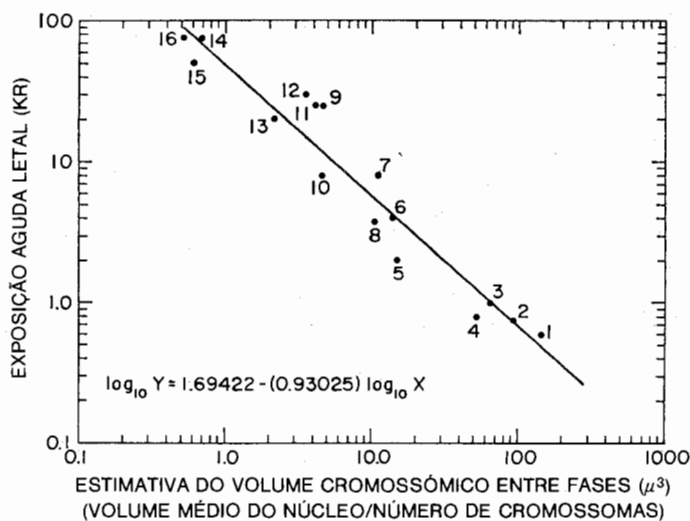


Figura 17-3. Relação entre o volume do cromossómico entre fases de plantas de semente e a exposição aguda letal em quiloröntgens (1000 R). As espécies representadas são as seguintes: (1) *Trillium grandiflorum*, (2) *Podophyllum peltatum*, (3) *Hyacinthus* h. v. Innocence, (4) *Lilium logiflorum*, (5) *Chlorophytum elatum*, (6) *Zea mays*, (7) *Aphanostephus skirrobasis*, (8) *Crepis capillaris*, (9) *Sedum ternatum*, (10) *Lycopersicum esculentum*, (11) *Gladiolus* h. v. Friendship, (12) *Mentha spicata*, (13) *Sedum oryzifolium*, (14) *Sedum tricarpum*, (15) *Sedum alfredi* var. *nagasakianum*, (16) *Sedum rupifragum*. (Segundo Sparrow, Schairer e Sparrow, 1963.)

o tecido hematopoético na medula óssea é especialmente vulnerável. Um certo número de autores refere que o  $LD_{50}$  (= a dose letal para 50 por cento da população) de certos roedores silvestres é aproximadamente duplo do relativo ao rato e à ratana brancos de laboratório (Gambino e Lindberg, 1964; Golley *et al.*, 1965; Dunaway *et al.*, 1969), embora as razões para esta diferença em espécies tão intimamente aparentadas ainda não tenham sido adequadamente explicadas.

A sensibilidade diferencial tem interesse ecológico considerável. Caso um sistema receba um nível de radiação mais alto do que aquele que presidiu à sua evolução, deverão ocorrer adaptações e ajustamentos que podem incluir a eliminação de estirpes ou de espécies sensíveis. Na Secção 3 dão-se exemplos de redução na diversidade de espécies e alterações na estrutura da comunidade induzidas pela radiação. A pressão da radiação pode alterar interacções chave da população, por exemplo o equilíbrio predador-presa, como ilustram as experiências com ácaros publicadas por Auerbach (1958), ou provocar surtos de pragas, de que se apresenta um exemplo na secção seguinte.

Nesta altura deveria tomar-se nota da ordem de grandeza das doses da radiação natural ou de fundo a que os organismos estão, por assim dizer, habituados. A radiação de fundo tem três origens principais: (1) raios cósmicos, (2) potássio-40 «in vivo» (no interior dos tecidos vivos) e (3) radiação externa proveniente do rádio e de outros radionuclidos que ocorrem naturalmente nas rochas e nos solos. Seguem-se estimativas das doses provenientes da cada uma destas três fontes, em milirads por ano, recebidas em cinco localizações (ver Polikarpov, 1966):

Rocha sedimentar ao nível do mar:	$35 + 17 + 23 = 75$
Rochas graníticas ao nível do mar:	$35 + 17 + 90 = 142$
Rochas graníticas a 3000 metros de altitude:	$100 + 17 + 90 = 207$
Superfície do mar:	$35 + 28 + 1 = 64$
100 metros abaixo da superfície do mar:	$1 + 28 + 1 = 30$

Talvez não haja qualquer limiar para os efeitos da radiação. Os geneticistas na generalidade concordam em que não existe limiar para as mutações genéticas. Presentemente, recorre-se ao expediente de estabelecer «níveis mínimos permitidos», tanto para a dose como para a quantidade de diferentes radionuclidos no ambiente. Isto constitui um bom procedimento desde que se reconheça que estes níveis permitidos não representam realmente qualquer limiar conhecido. Na realidade, durante a década passada os «níveis permitidos» para o homem foram revistos e reduzidos. Uma vez que o homem parece ser tão sensível à radiação como qualquer outro organismo, existe a opinião muito generalizada que basta «vigiar» os níveis de radiação e de os manter baixos no microambiente em que os seres humanos vivem. Loutit (1956) sumariza este ponto de vista como se segue: «É nossa opinião que,

se acautelarmos a humanidade do ponto de vista radiológico, o resto da natureza cuidará de si mesma, com pequenas exceções». Isto constitui uma excessiva simplificação perigosa. A poluição radioactiva do solo, dos oceanos e de outros ambientes onde o homem realmente não vive terá, sem dúvida, efeitos sobre o sistema essencial que suporta a vida do homem. Acima de tudo, como será documentado nas Secções 4 e 5, qualquer substância radioactiva com uma vida-média longa introduzida no ambiente em qualquer ponto da biosfera acabará, cedo ou tarde, por encontrar caminho até ao corpo humano. Caso se pretenda acautelar o homem do ponto de vista radiobiológico é preciso cuidar suficientemente do ecossistema.

As sensibilidades diferenciais à radiação no interior das espécies têm uma aplicação prática importante no controlo de insectos. Como se assinalou na página 709 do capítulo anterior, a esterilização pela radiação é uma das armas de que o homem dispõe no seu arsenal para o controlo «integrado» das pragas. O macho de díptero da espécie *Cochliomyia americana*, por exemplo, pode ser esterilizado por uma dose concentrada de cerca de 5000 R, com um pequeno efeito sobre a viabilidade e o comportamento das moscas. Os machos esterilizados libertados na população silvestre acasalarão normalmente, embora, claro está, sem que daí venha a resultar qualquer descendência. Esta praga principal de animais domésticos tem sido controlada no sul dos Estados Unidos da América inundando a população natural com um grande número de machos estéreis (Baumhover *et al.*, 1955; Knipling, 1960). Para efeitos de uma revisão das possibilidades deste tipo de controlo da população, ver Bushland (1960), Knipling (1964, 1965, 1967), Cutcomp (1967) e Lawson (1967).

### 3. EFEITOS DA RADIAÇÃO A NÍVEL DO ECOSISTEMA

Os efeitos da radiação gama em comunidades e ecossistemas inteiros têm vindo a ser estudados num certo número de «estações». Fontes de radiação gama de 10 000 Ci ou mais, usualmente cobalto-60 ou césio-137, têm sido colocadas em campos e florestas no Laboratório Nacional de Brookhaven em Long Island (ver Woodwell, 1962 e 1965) e numa floresta tropical húmida de Porto Rico (ver H. T. Odum e Pigeon, 1970), bem como num deserto do Nevada (ver French, 1965). Os efeitos de reactores desprovidos de protecção (que emitem tanto radiação gama como neutrões) nos campos e florestas têm sido estudados na Geórgia (ver Platt, 1965) e no Laboratório Nacional de Oak Ridge no Tennessee (ver Witherspoon, 1965 e 1969). Uma fonte portátil de raios gama tem sido utilizada para estudar os efeitos a curto prazo sobre uma ampla variedade de comunidades no Savannah River Ecology Laboratory, na Carolina do Sul (ver McCormick e Golley, 1966; Monk, 1966b; McCormick, 1969). Uma comunidade de fundo de um lago submetido a uma

radiação crónica de baixo nível proveniente de resíduos atómicos está em estudo há muitos anos no Laboratório de Oak Ridge.

A Figura 17-4 resume os efeitos da fonte de radiação gama de Brookhaven colocada numa floresta de pinheiro e carvalho (a mesma cuja produtividade e biomassa estão representadas na Figura 3-3). A fonte esteve sem protecção durante 20 horas por dia, permitindo-se aos investigadores fazer observações e colher amostras durante um período de 4 horas por dia quando a fonte se encontrava resguardada num fosso de protecção. O resultado obtido foi um gradiente de radiação

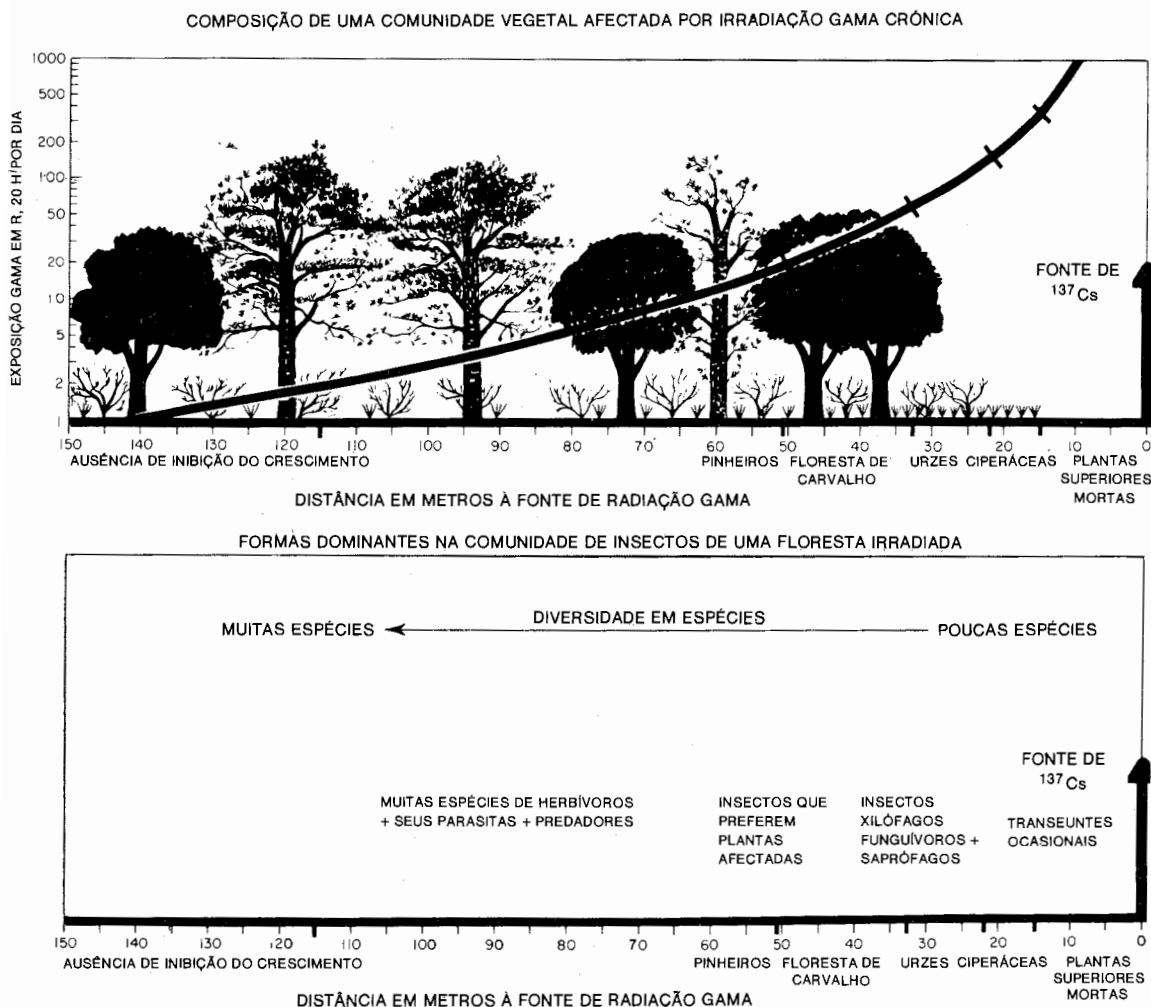


Figura 17-4. A resposta de uma floresta de carvalho-pinheiro a um gradiente de radiação gama a partir de uma fonte fixa, de alto nível, não resguardada 20 horas por dia durante um período de dois anos. Ver texto para explicação. (Utilizado por autorização do Brookhaven National Laboratory, Long Island, New York.)

crónica, variando de 1000 rads a 10 metros da fonte até à ausência de um aumento mensurável da radiação de fundo a 140 metros, como ilustra a curva côncava do diagrama superior constante da Figura 17-4. As ciperáceas provaram ser as plantas mais resistentes. Os pinheiros foram consideravelmente mais sensíveis do que os carvalhos (os pinheiros têm núcleos maiores e não tornam a rebentar quando os gomos terminais são mortos). A inibição do crescimento das plantas e a redução na diversidade de espécies nos animais foram observadas a níveis tão baixos como os de 2 a 5 rads por dia. Muito embora uma floresta de carvalho haja persistido a doses bastantes mais altas (de 10 a 40 rads por dia), as árvores sofreram e em certas zonas tornaram-se vulneráveis aos insectos. No segundo ano da experiência, por exemplo, deu-se uma eclosão de afídios nas folhas de carvalho, na zona que recebia cerca de 10 rads por dia; nesta zona os afídios atingiram uma abundância mais de 200 vezes superior à da verificada na floresta de carvalho normal, não submetida a radiação. Em resumo, tornaram-se visíveis 5 zonas ao longo do gradiente de radiação: (1) uma zona central na qual não sobreviveu nenhuma planta superior, (2) uma zona de ciperáceas (*Carex*), (3) uma zona arbustiva de espécies dos géneros *Vaccinium* e *Gaylussacia*, (4) uma floresta de carvalho sob pressão, e (5) uma floresta de pinheiro e carvalho intacta onde a inibição do crescimento foi manifesta, embora sem a ocorrência de morte imediata de qualquer planta. Resultados semelhantes têm sido obtidos noutros estudos em que a vegetação florestal tem estado exposta a radiação ionizante. Onde as florestas têm sido submetidas a radiação intensa por períodos de tempo curtos, como na «estação» do reactor sem protecção na Geórgia (ver Platt, 1965), desenvolveu-se uma vegetação de campo velho constituída por gramíneas e outras herbáceas anuais, depois das árvores do andar dominante aparentemente terem sido mortas, embora nos anos seguintes, sem radiação adicional, muitas das folhosas hajam recuperado, emitindo densos crescimentos de raiz e rebentos de toija (mostrando que apenas as partes aéreas foram mortas), com produção de um tipo de vegetação em talhadia que a breve trecho ensombrou toda a vegetação de campo velho.

Embora, como se mencionou na secção precedente, se possa prever a sensibilidade das diversas espécies das plantas superiores a partir da informação sobre o volume cromossómico, há outros factores, como sejam a forma de crescimento ou as interacções entre espécies, que podem modificar grandemente as respectivas respostas em comunidades intactas. As comunidades herbáceas e os estádios jovens da sucessão são, em geral, mais resistentes do que as florestas maduras, não só porque muitas espécies das primeiras têm núcleos pequenos, mas também por haver muito menos biomassa «não protegida» acima do solo, e as ervas pequenas poderem recuperar mais rapidamente através da germinação das sementes ou de rebentos provenientes das partes subterrâneas (ver Figura 14-2). Assim, os atributos da comunidade, como sejam a biomassa e a diversidade, desempenham um papel na

determinação da vulnerabilidade inteiramente à parte dos volumes dos cromossomas das espécies presentes.

Como com todos os tipos de pressão, a redução na diversidade em espécies está associada com a pressão da radiação. Numa outra experiência realizada em Brookhaven (ver Woodwell, 1965) a vegetação de campo velho foi submetida a uma dose de radiação de 1000 rads por dia. A produção de matéria seca da comunidade submetida a radiação foi na realidade mais alta do que a das testemunhas a ela não sujeitas, porém, a diversidade em espécies foi drasticamente reduzida. Em vez da mistura normal de muitas espécies de gramíneas e outras herbáceas, a área de campo velho submetida a radiação transformou-se numa vegetação quase pura de gramíneas (o que provavelmente não causará surpresa ao cidadão que luta contra as gramíneas no seu relvado!); reveja-se a apreciação feita na Secção 4 do Capítulo 6 em matéria de relações entre produtividade, estabilidade e diversidade.

#### 4. O DESTINO DOS RADIONUCLIDOS NO AMBIENTE

Quando os radionuclidos são libertados no ambiente, dispersam-se e diluem-se com bastante frequência, embora também possam ficar concentrados nos organismos vivos durante as transferências ocorridas na cadeia alimentar por uma variedade de meios, que previamente se agruparam sob o título geral de «amplificação biológica» (ver páginas 113-117). As substâncias radioactivas podem também acumular-se simplesmente na água, solos, sedimentos ou ar se a entrada excede o ritmo da degradação da radioactividade natural. Por outras palavras, poderemos dar à «natureza» uma quantidade aparentemente inofensiva de radioactividade e dela receber em troca uma concentração letal!

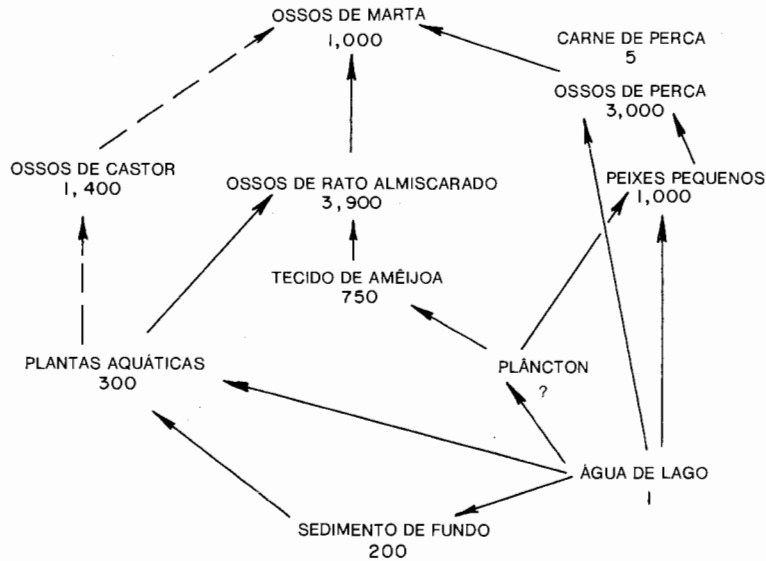
A razão entre os teores de um radionuclido no organismo e no ambiente denomina-se com frequência *factor de concentração*. Um isótopo radioactivo comporta-se do ponto de vista químico essencialmente da mesma maneira que um isótopo não radioactivo do mesmo elemento. Deste modo, a concentração observada num organismo não é o resultado da radioactividade, mas demonstra apenas, de uma forma mensurável, a diferença entre a densidade do elemento no ambiente e no organismo. Alguns dos primeiros dados sobre as tendências para a concentração nas cadeias alimentares, tanto aquáticas como terrestres, foram obtidos por radiologistas na instalação AEC Hanford, localizada no Rio Columbia na parte oriental do Estado de Washington (ver Foster e Rostenbach, 1954; Hanson e Kornberg, 1956; David e Foster, 1958). Foram libertados vestígios de radionuclidos induzidos ( $^{32}\text{P}$ , etc.) e produtos de fissão ( $^{90}\text{Sr}$ ,  $^{137}\text{Cs}$ ,  $^{131}\text{I}$ , etc.) no rio, em albufeiras de recepção de resíduos e no ar. A concentração de fósforo no Rio Columbia é muito baixa, apenas cerca de 0,000003 miligramas por grama de água (isto é, 0,003 ppm), ao

passo qua a concentração nas gemas dos ovos dos patos e dos gansos que obtêm o respectivo alimento do rio é cerca de 6 miligramas por grama. Assim, um grama de ovo contém dois milhões de vezes mais fósforo do que um grama de água do rio. Não seria de esperar um factor de concentração para o fósforo radioactivo tão elevado como este, uma vez que, enquanto o fósforo se foi deslocando através da cadeia alimentar até aos ovos, deveria ter ocorrido alguma degradação (este nuclido tem uma vida-média curta), reduzindo assim a quantidade. Foi registado ocasionalmente um factor de concentração até 1 500 000, porém a média (cerca de 200 000) foi mais baixa (Hanson e Kornberg, 1956). Alguns outros factores de concentração registados foram os seguintes: 250 para o cézio-137 em músculos e 500 para o estrôncio-90 em ossos de aves aquáticas, tomando para termo de comparação a concentração destes nuclidos na água de albufeiras de resíduos em que estas aves se alimentavam. A concentração do iodo radioactivo nas tiróides da lebre americana foi 500 vezes a encontrada na vegetação do deserto, que por sua parte tinha concentrado o nuclido libertado para o ar nos gases de chaminé provenientes da central nuclear. Os factores de concentração para o estrôncio-90 em várias partes de uma teia alimentar aquática, num outro local com uma central nuclear instalada, encontram-se representados na Figura 17-5.

Embora a radioactividade não afecte a absorção do isótopo por sistemas vivos, uma vez absorvida produz, naturalmente, efeitos prejudiciais nos tecidos vivos. O que importa é que ao estabelecer os «níveis máximos permitidos» de libertação para o ambiente se tenha em conta a «concentração ecológica». Os isótopos que se encontram naturalmente concentrados em certos tecidos (como o iodo na tiróide ou o estrôncio nos ossos) e/ou aqueles que têm vidas-médias efectivas longas são obviamente os que importa vigiar. É provável, também, que o factor de concentração seja maior nos ambientes pobres em nutrientes do que nos ricos, como ficará documentado na secção seguinte. Pode esperar-se, em geral, que as tendências para a concentração sejam maiores nos ecossistemas aquáticos do que nos terrestres, uma vez que os fluxos de nutrientes no «delgado» meio aquático são mais rápidos do que no meio «espesso» que o solo constitui. Para efeitos de informação adicional quanto aos processos de concentração radioecológica, veja-se Aberg e Hungate, eds. (1967) e Polikarpov (1966).

As oportunidades que o homem tem de aumentar o seu conhecimento sobre os processos ambientais mediante utilização de traçadores radioactivos compensa, até certo ponto, os transtornos que está a ter com a contaminação ambiental. As utilizações de traçadores radioactivos para o estudo ecológico foram revistas por Odum e Golley (1963), e encontram-se numerosos exemplos nas Actas de dois Simposios Internacionais (Schultz e Klements, 1963; Nelson e Evans, 1969). Os traçadores são, como é óbvio, extremamente úteis na elaboração de diagramas dos ciclos biogeoquímicos e na medição das taxas de fluxos nos sistemas em equilíbrio, de

SR-90 NA TEIA ALIMENTAR NUM LAGO DE PERCA



*Figura 17-5.* Concentração de estrôncio-90 em diversas partes da teia alimentar de um pequeno lago canadiano recebendo resíduos atômicos de baixo nível. Os factores médios de concentração apresentam-se em termos de água de lago=1. (Segundo Ophel, 1963; utilizada por autorização da Biology and Health Physics Division, Atomic Energy of Canada Limited, Chalk River, Ontário.)

estado constante; no Capítulo 4, foram facultados exemplos dessas utilizações. Há igualmente estudos importantes em matéria de metabolismo da comunidade; o carbono-14, por exemplo, tornou-se uma ferramenta básica para a mensuração da produtividade em ecossistemas aquáticos (ver página 92). Os traçadores são também úteis no traçado de movimentos de organismos a nível da população e na representação de teias alimentares. Bastará ilustrar algumas destas possibilidades com dois exemplos.

Num estudo do impacto da predação sobre as populações de uma espécie de rato do género *Sigmodon* em parcelas de terreno protegidas e expostas aos predadores, Schnell (1968) «marcou» cada animal com um alfinete radioactivo espetado no dorso sob a pele. A marca não apenas permitiu ao investigador localizar animais vivos que haviam fugido ao sistema de captura em vivo como também os animais mortos, ou os restos deixados por um predador, que doutra forma nunca seriam encontrados pelas observações convencionais. Assim, Schnell foi capaz não apenas de representar com precisão curvas de sobrevivência para cada população (ver página 277 para efeitos de explicação desta forma de análise gráfica), mas também de determinar a causa exacta da mortalidade para a maioria dos animais.



Alguns aspectos da utilização de traçadores radionuclidos para isolar e representar cadeias alimentares em comunidades naturais intactas encontram-se ilustrados na Figura 17-6. Num estudo, foram marcadas as duas espécies dominantes de plantas num campo de cultura abandonado há um ano (Figura 17-6A), e seguida a transferência do traçador para artrópodes durante um período de cerca de seis semanas. Como se ilustra na Figura 17-6B, os sugadores de «seiva», como os afídios, foram os primeiros a tornar-se radioactivos, seguidos pelos animais que pastam as folhas, e depois pelos predadores. Deste modo, a posição trófica de uma dada espécie poderá ser determinada em primeira aproximação pela forma do gráfico de absorção. Mais importante do que isso, poderá fazer-se uma representação gráfica da rede da teia alimentar, como se ilustra na Figura 17-6C. Das cento e tal espécies de insectos presentes na comunidade apenas umas 15 removeram das plantas dominantes uma quantidade apreciável de traçador, e a maior parte tinha-se alimentado de uma só das duas espécies dominantes. O facto de uma codominante ter sido pastoreada mais intensamente do que a outra foi uma observação que não se teria tornado evidente sem a utilização do traçador. Para detalhes de outros estudos similares, ver E. P. Odum e Kuenzler, 1963; Wiegert, Odum e Schnell, 1967; de la Cruz e Wiegert, 1967; Wiegert e Odum, 1969; Ball, 1963; Crossley, 1963; Reichle e Crossley, 1965. Algumas das limitações dos estudos com traçadores encontram-se analisadas por Shure (1970).

## 5. O PROBLEMA DA PRECIPITAÇÃO RADIOACTIVA

A poeira radioactiva que cai na Terra depois das explosões atómicas é denominada precipitação radioactiva. Estes materiais misturam-se e interagem na atmosfera com os materiais naturais em partículas (precipitação natural, ver Figura 4-3) e com a quantidade crescente da poluição do ar produzida pelo homem. O tipo de precipitação radioactiva depende do tipo de bomba. É bom distinguir, em princípio, entre os dois tipos de armas nucleares, a bomba de fissão, na qual elementos pesados como o urânio e o plutónio são cindidos, com a libertação de energia e «produtos de fissão» radioactivos, e a bomba de fusão, ou arma termonuclear na qual elementos leves (deutério) se fundem para formar um elemento mais pesado, com a libertação de energia e de neutrões. Uma vez que é necessário para a última uma temperatura extremamente alta (milhões de graus), é utilizada uma reacção de fissão para «disparar» a reacção de fusão. Em geral, a arma termonuclear produz menos produtos de fissão e mais neutrões (que induzem radioactividade no ambiente) por unidade de energia libertada do que uma arma de fissão. De acordo com Glasstone (1957), cerca de 10 por cento da energia de uma arma nuclear encontra-se na radiação residual nuclear, uma parte da qual tem uma ampla dispersão na biosfera. A quantidade de precipitação radioactiva produzida depende tanto do tipo

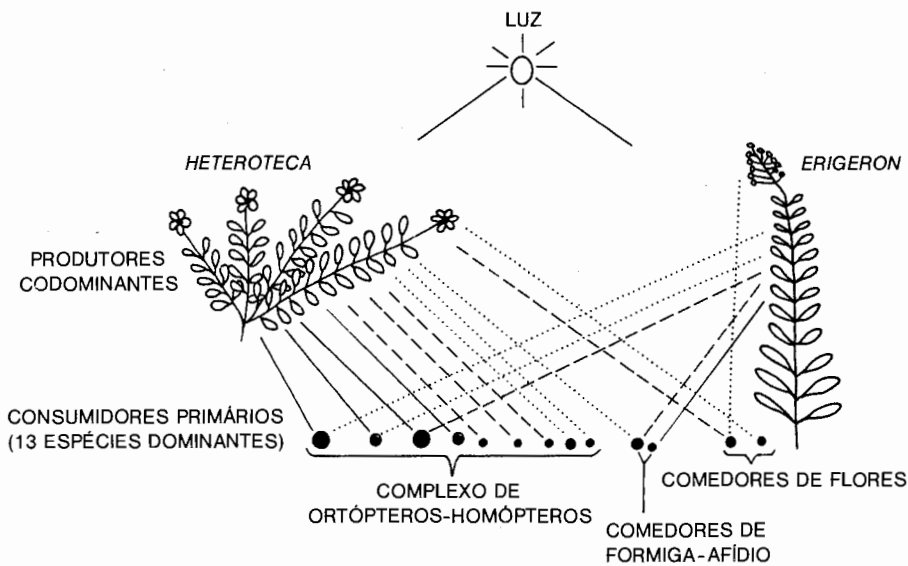
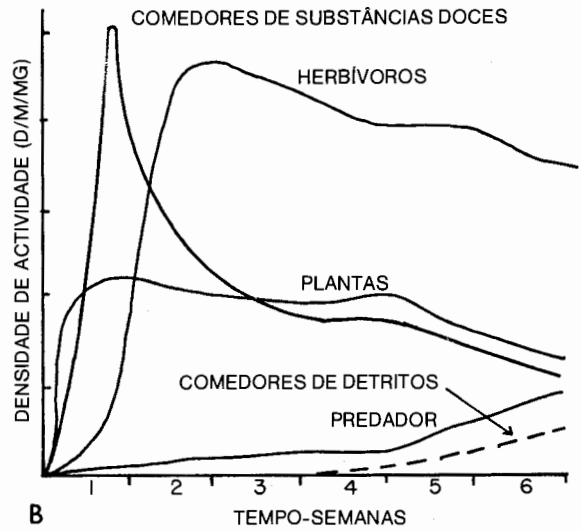
e do tamanho da bomba, como da quantidade de material ambiental que é misturado pela explosão.

A precipitação radioactiva proveniente das bombas difere dos materiais dos resíduos atómicos pelo facto dos radionuclidos se encontrarem fundidos com ferro, sílica, poeira, e com o que quer que se encontre na vizinhança, para formar partículas relativamente insolúveis. Essas partículas, que ao microscópio parecem com frequência diminutas bolinhas de diversas cores, variam em dimensão de várias centenas de microns até dimensões quase coloidais. As partículas mais pequenas aderem firmemente às folhas das plantas, onde tanto podem produzir radiação nociva para o tecido da folha como ser ingeridas pelos animais de pastoreio, e dissolvidas pelos sucos no tubo digestivo. Deste modo, este tipo de precipitação radioactiva pode entrar na cadeia alimentar directamente ao nível trófico dos herbívoros, ou consumidores primários.

A precipitação radioactiva proveniente de bombas atómicas pequenas ou de explosões nucleares utilizadas para fins pacíficos (escavação de portos, canais, ou mineração de superfície) é na maior parte depositada segundo um molde linear, estreito, na direcção do vento, embora uma parte das partículas mais pequenas possa ficar muito dispersa e ser precipitada pelas chuvas a grandes distâncias. Embora a quantidade total de radioactividade decresça com a distância ao local do ensaio nuclear, descobriu-se recentemente que certos nuclidos biologicamente significativos, especialmente o estrôncio-90, alcançam um ponto culminante nas populações animais silvestres de 90 a 150 quilómetros a partir do «lugar zero» da explosão (ver Nishita e Larson, 1957). Isto explica-se pelo facto do  $^{90}\text{Sr}$  ter dois percursores gasosos ( $^{90}\text{Kr} \rightarrow ^{90}\text{Rb} \rightarrow ^{90}\text{Sr}$ ) e ser portanto formado relativamente tarde depois da detonação da bomba; isto determina a sua inclusão em partículas mais pequenas (inferiores a 40 microns), que descem a maiores distâncias e entram mais facilmente nas cadeias alimentares. O cézio-137 também tem percursores gasosos e é, infelizmente, um componente significativo da precipitação radioactiva mais solúvel de «longa distância».

As potentes, e grandes, armas de «megatão» que foram livremente testadas nos inícios da década de 60 lançaram material na estratosfera, de que resultou uma contaminação global com uma precipitação radioactiva a escala mundial que continuará por muitos anos. A quantidade de precipitação radioactiva recebida numa dada área é aproximadamente proporcional à queda pluviométrica. Nos Estados Unidos da América, por exemplo, a deposição acumulada de estrôncio-90 era por volta de 1965 avaliada em cerca de 80 mCi por quilómetro quadrado nas regiões húmidas (regiões de florestas caducifólias do leste, por exemplo) em cotejo com 30 mCi nas regiões secas (desertos, pradarias, etc.) (ver Klement, 1965).

Estudos que se seguiram a ensaios de bombas nucleares nos atóis do Pacífico provaram que os tipos de radionuclidos que entram nas cadeias alimentares marinhas



	TRANSFERÊNCIA RELATIVA	BIOMASSA RELATIVA
32 P	—————	●
3	—————	●
2	- - - - -	●
1	.....	●

DIVERSIDADE DE TEIA ALIMENTAR

HETEROTECA 24

ERIGERON 10

INTERACÇÃO 19

CADEIAS ALIMENTARES, TOTAL = 34

CADEIAS ALIMENTARES, MÁXIMO = 78

C

Figura 17-6. A utilização de um traçador radionuclido para traçar cadeias alimentares em comunidades naturais intactas. A. Marcando as plantas individuais mediante utilização de um pequeno vaso de caule. B. Padrão de absorção com o tempo em diferentes níveis tróficos. C. A teia alimentar envolvendo duas espécies dominantes de plantas e seus herbívoros. Ver texto para explicações mais detalhadas. (Fotografia do Institute of Ecology, Universidade da Geórgia.)

são, de uma forma um tanto surpreendente, diferentes dos que entram nas cadeias alimentares terrestres (ver Seymour, 1959; Palumbo, 1961). Elementos da precipitação radioactiva que formam fortes complexos com matéria orgânica, como sejam o cobalto-60, o ferro-59, o zinco-65 e o manganés-54 (que são todos nuclídeos induzidos nos bombardeamentos por neutrões), e aqueles que estão presentes em partículas ou em forma coloidal ( $^{144}\text{Ce}$ ,  $^{144}\text{Pr}$ ,  $^{95}\text{Zr}$  e  $^{106}\text{Rh}$ ), transferem-se nas quantidades mais elevadas para os organismos marinhos. Em contraste, são os produtos de fissão solúveis, como o estrôncio-90 e o cézio-137, que são encontrados nas quantidades mais elevadas nas plantas e nos animais terrestres. Dado serem os isótopos induzidos, que constituem complexos com detritos, que foram encontrados em animais marinhos, embora não em plantas marinhas nem em organismos terrestres, parece ser o predomínio dos organismos comedores de depósito e comedores de filtro nas cadeias alimentares dos ecossistemas marinhos que contribui para esta diferença. Este é um outro caso em que os poluentes podem ultrapassar o primeiro nível trófico e entrar directamente na parte animal das cadeias alimentares.

A quantidade dos radionuclídeos das precipitações radioactivas que entram nas cadeias alimentares, e eventualmente se transferem para o homem, depende quer do montante recebido do ar (o qual, como já foi indicado, é uma função directa da precipitação) quer de estrutura do ecossistema e da natureza dos seus ciclos biogeoquímicos. Em geral, uma proporção maior da precipitação radioactiva entrará nas cadeias alimentares nos ambientes nutritivamente pobres. Nos ambientes ricos em nutrientes, as elevadas capacidades de troca e de armazenamento dos solos, ou dos sedimentos, diluem tanto a precipitação radioactiva que as plantas absorvem relativamente pouco. Uma vegetação semelhante a um tapete sobre solos delgados, como se encontra por exemplo nos paus, charnecas, afloramentos de granitos, prados alpinos e tundras, actua como uma ratoeira para a precipitação da radiação (também as epífitas nos ecossistemas tropicais), reforçando a absorção pelos animais (ver Russell, 1965), tal como o faz uma via alimentar de detritos activa. Ilustram-se dois exemplos destas tendências com os dados constantes dos Quadros 17-2 e 17-3. Em Inglaterra, nas pastagens de meia altitude as ovelhas acumulam nos ossos 20 vezes mais estrôncio-90 do que aquelas que pastam nos vales, em consequência do baixo teor em cálcio e da vegetação de tipo tapete que caracterizam as pastagens de serra (Quadro 17-2). No Quadro 17-3, vê-se que a concentração de cézio-137 em veados (medido em pCi por quilograma de peso vivo do animal) é muito mais alta na planície costeira, arenosa, do sudeste dos Estados Unidos da América do que na região adjacente de Piedmont, onde os solos são bem drenados e têm um elevado teor de argila. A queda pluviométrica nestas duas regiões não difere.

Os radionuclídeos da precipitação radioactiva (especialmente o  $^{90}\text{Sr}$  e o  $^{137}\text{Cs}$ ) têm vindo, e estão, a passar para o homem via cadeia alimentar, embora as concentrações nos tecidos humanos não sejam geralmente tão elevadas como nas

### Quadro 17-2

*Comparação da Quantidade de  $^{90}\text{Sr}$  (Resultante de Precipitação Poluente Provocada pelo Homem) em 1956 a Diferentes Níveis Tróficos, em Dois Ecossistemas Contrastantes nas Ilhas Britânicas \**

	PASTAGEM DE MONTANHA SOLO ÁCIDO DE TURFA, PH 4,3			PASTAGEM DE VALE SOLO PARDO DE MARGA, PH 6,8		
	Quantidade de $^{90}\text{Sr}$			Quantidade de $^{90}\text{Sr}$		
	pCi/g de material seco	pCi/g de cálcio	Factor de concen- tração †	pCi/g de material seco	pCi/g de cálcio	Factor de concen- tração †
Solo (média dos 10 cm superiores)	0,112	800	1	0,038	2,6	1
Gramínea	2,5	2100	21	0,250	41	6,6
Ossos de ovelha	80	160	714	4,4	8,7	115

\* Dados de Bryant *et al.*, 1957.

† Razão entre a quantidade por grama no ambiente (solo) e a quantidade por grama de material biológico.

ovelhas e nos veados. O homem é um tanto protegido pela posição que ocupa na cadeia alimentar e pelo tratamento do alimento e sua transformação pelo cozinhado, que removem uma parte da contaminação. Contudo, em 1965, nas regiões árticas e subárticas (Alasca e norte da Finlândia, por exemplo) onde a carne da rena ou do caribu é consumida, o cézio-137 atingia no homem 5 a 45 nCi por quilograma de peso do corpo (= 5000 a 45 000 pCi/kg) de acordo com Hanson *et al.* (1967) e Miettinen (1969); esta concentração é na realidade tão elevada como a que ocorre nos veados da planície costeira (compare-se com o Quadro 17-3). A rena e o caribu tornaram-se, eles próprios, altamente contaminados por se alimentarem da vegetação de tipo tapete. Assim, as populações humanas «expostas», como as dos esquimós e lapões, estão sujeitas a doses de radiação interna apreciavelmente mais altas do que a dose de radiação de fundo, embora ninguém saiba quanto isto é prejudicial. Em 1965, o montante de estrôncio-90 nos ossos de crianças nos Estados Unidos da América foi avaliado como variando de 4 a 8 pCi por grama de cálcio no osso (ver Comar, 1965); desde então a maioria dos estudos têm indicado que este nível não tem subido apreciavelmente. Também neste caso, não se pode afirmar até que ponto esta pequena quantidade é nociva, embora, como uma das muitas «pressões de poluição», não esteja certamente a fazer nenhum bem a ninguém!

### Quadro 17-3

*Comparação da Concentração de Césio-137 (Resultante da Precipitação Poluente Provocada pelo Homem) no Veado, nas Regiões da Planície Costeira e do Piedmont da Geórgia e da Carolina do Sul \**

REGIÃO	NÚMERO DE VEADOS	<sup>137</sup> Cs EM pCi/kg DE PESO VIVO	
		<i>Média e Erro Padrão †</i>	<i>Intervalo</i>
Planície litoral inferior	25	18 039 ± 2 359	2 076 – 54 818
Piedmont	25	3 007 ± 968	250 – 19 821

\* Dados de Jenkins e Fendley (1968).

† Diferença entre regiões altamente significativa ao nível de 99 por cento.

## 6. ARMAZENAMENTO DE RESÍDUOS

Embora os problemas da precipitação radioactiva sejam críticos, o armazenamento dos resíduos provenientes das utilizações pacíficas da energia atómica constitui um problema potencialmente muito maior, partindo novamente do princípio de que não haverá uma guerra atómica generalizada. Presentemente, não se dá atenção suficiente aos aspectos ecológicos do armazenamento dos resíduos, que constitui o factor limitante da utilização plena da energia atómica. Como afirmaram Weinberg e Hammond (1970), a energia disponível em fontes nucleares parece «essencialmente inesgotável», embora a faceta dos efeitos ambientais de uma produção muito grande de tal energia imponha um limite real. Isto constitui uma outra formulação do princípio enunciado no Capítulo 16: não é a energia ela própria que é limitante para o homem, mas sim as consequências da poluição que resulta da exploração das fontes energéticas.

Tem sido uso considerar três categorias de resíduos radioactivos:

1. *Resíduos de nível alto* – líquidos ou sólidos que é necessário encerrar dado serem muito perigosos para que se torne possível libertá-los na biosfera, onde quer que seja. Cerca de 380 litros destes resíduos de alto nível são produzidos por cada tonelada de combustível nuclear consumido. Até 1969, foram armazenados em 200 tanques subterrâneos localizados em quatro estações da Atomic Energy Commission dos Estados Unidos da América 300 milhões de litros, necessitando-se actualmente  $6 \times 10^4$  metros cúbicos por ano de novo espaço de armazenamento, ritmo que aumentará à medida que aumenta a produção de energia nuclear. As alternativas que têm sido consideradas ao armazenamento em tanques incluem (1) a conversão de líquidos em sólidos inertes (cerâmicas), com enterramento em estratos geológicos profundos e

(2) armazenamento dos líquidos em minas de sal profundas. A grande quantidade de calor produzida pelos resíduos de nível alto complica o problema; o calor pode «fundir» as paredes das minas de sal, ou provocar pequenos tremores de terra, caso seja injectado em certos tipos de falhas geológicas.

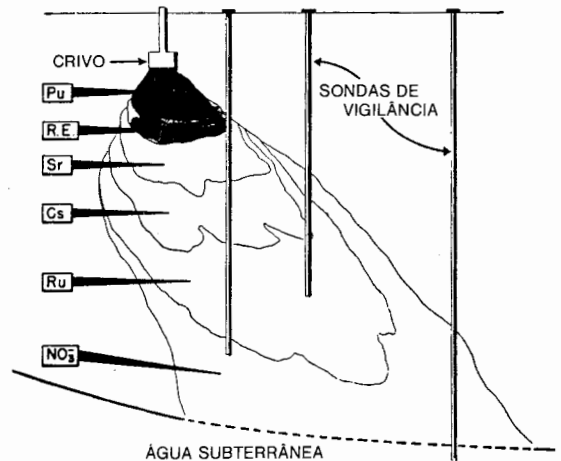
2. *Resíduos de nível baixo* — líquidos, sólidos e gases que têm muito pouca radioactividade por unidade de volume mas que são demasiado volumosos para permitir o seu armazenamento; portanto, têm de ser de algum modo dispersados no ambiente de uma forma tal, e em tal ritmo, que a radioactividade de equilíbrio alcançada não aumente de uma forma apreciável a radiação de fundo ou fique concentrada em cadeias alimentares.

3. *Resíduos de nível intermédio* — aqueles com radioactividade suficientemente alta para impor armazenamento local, embora suficientemente baixa para que seja possível separar os componentes de nível alto, ou de vida longa, e manipular a maior parte como resíduos de nível baixo.

O ciclo do combustível urânio na produção de energia inclui as seguintes fases: (1) extracção e moagem, (2) refinação (conversão química), (3) enriquecimento (aumento do teor percentual de urânio-235), (4) fabrico do combustível nuclear, (5) queima do combustível nuclear no reactor, (6) reprocessamento do combustível consumido e (7) enterramento ou outro processo de armazenamento dos resíduos. Embora a maior parte dos resíduos radioactivos seja produzida no reactor, os problemas mais difíceis da administração dos resíduos ocorrem durante o reprocessamento (fase 6), quando os produtos de fissão (ver Quadro 17-1C) são separados dos elementos do combustível consumido. As instalações de reprocessamento e as áreas de armazenamento são localizadas em estações diferentes da da própria central de energia nuclear, o que significa que existe um perigo permanente de acidentes quando os elementos do combustível consumido são transportados e os resíduos de nível alto são deles extraídos. Alguns resíduos de nível baixo ou de nível intermédio devem ser eliminados na própria estação do reactor (especialmente quando os elementos do combustível têm escoamento ou fuga) e durante a extracção e a preparação do combustível. Assim, a poluição radioactiva do ambiente constitui uma ameaça permanente durante todo o ciclo. Para minimizar o perigo é preciso reservar grandes áreas de terreno de protecção, especialmente para as fases 5, 6 e 7. Por exemplo, os terrenos para o armazenamento dos resíduos nucleares têm de ser bastante grandes, uma vez que é necessário meio hectare por cada 1500 metros cúbicos de resíduos de nível alto e por cada 3000 metros cúbicos de materiais de nível intermédio ou baixo. Tais estações têm de ser continuamente vigiadas para garantir que as águas superficiais, as águas subterrâneas e o ar não sejam contaminados (ver Figura 17-7). As necessidades em terra e água para as centrais de energia e o respectivo ambiente de tratamento de resíduos são consideradas mais adiante.

Enquanto se utilizar material fissionável como combustível (urânio, tório, plutônio, etc.) poderá muito bem acontecer que grandes quantidades de produtos dos resíduos da fissão (os mesmos radionuclídeos envolvidos na precipitação radioactiva) constituam, juntamente com quantidades residuais de materiais fissionáveis, os factores limitantes na exploração das fontes de energia atómica, teoricamente «inesgotáveis». Haveria que armazenar grandes quantidades de «megacuries» das espécies de vida longa ( $^{90}\text{Sr}$ ,  $^{137}\text{Cs}$ ,  $^{129}\text{I}$ ,  $^{99}\text{Tc}$ ,  $^{238}\text{Pu}$ ,  $^{240}\text{Pu}$ ,  $^{241}\text{Am}$ ,  $^{243}\text{Am}$  e  $^{244}\text{Cm}$ ). Prevê-se que os reactores utilizados correntemente estejam substituídos nos próximos 15 a 20 anos por reactores «regeneradores», nos quais uma combustão catalítica de urânio-238, tório-232, ou talvez lítio-6, origina uma autorregeneração do material fissionável (ver Weinberg e Hammond, 1970, para uma avaliação dos reactores reprodutores). Um tal ciclo de combustível reduz grandemente as necessidades em matéria-prima, embora não resolva o problema do controlo dos resíduos. Partindo do princípio que alguma vez será possível utilizar a energia de fusão (ver página 654), os produtos de fissão seriam então eliminados embora com aumento dos radionuclídeos induzidos — especialmente o trítio, que poderá contaminar todo o ciclo hidrológico global. Frank Parker (1968), da Oak Ridge, calcula que «a libertação do trítio produzido por uma

Figura 17-7. Distribuição no solo de resíduos líquidos de alto nível na Hanford Atomic Products Operations Plant, mostrando o movimento relativo de isótopos com importância através do solo do deserto. (Brown, Parker e Smith, 1956.)



economia à base de energia determinaria pelo ano 2000, caso a energia nuclear fosse toda de fusão, uma dose mundial inaceitável». Para efeitos de uma análise adicional dos resíduos radioactivos, ver Fox (1969).

Caso os resíduos radioactivos não sejam o factor limitante na exploração da energia nuclear, então sê-lo-á o factor calor residual; ou, como é mais provável, será uma combinação dos dois que imporá uma restrição geral de contaminação. Aquilo que começou a ser conhecido por *poluição térmica* tornar-se-á um problema



cada vez mais sério, uma vez que o calor de baixa utilidade é um subproduto de qualquer transferência de energia de uma forma para outra, como o enuncia a segunda lei da termodinâmica (ver Secção 1, Capítulo 3). Até certo ponto, a passagem do combustível fóssil para a energia atômica reduz a poluição do ar, embora aumente a poluição da água, especialmente a poluição térmica. Assim, para produzir um kilowatt-hora de electricidade o calor residual libertado para a atmosfera e para a água de arrefecimento é de, respectivamente, 1600 e 5300 Btu (British thermal unit) para uma central de energia alimentada por combustível fóssil, e de 500 e 7600 Btu para uma central actual de energia nuclear (ver Quadro 3-1 para efeitos de conversão de Btu em kilocalorias). Assim, uma central de energia nuclear que produza 3000 megawatts de electricidade também produz calor residual a um ritmo superior a  $20 \times 10^9$  Btu por hora.

A capacidade de refrigeração da superfície da água varia de aproximadamente 30 a 150 Btu por hora por  $m^2$  por grau Celsius de diferença entre o ar e a água, consoante o vento e a temperatura da água. Consequentemente, é necessária uma grande superfície de água para dispersar o calor, alguma coisa como 0,6 ha por megawatt numa localidade temperada, ou como 1800 ha para uma central nuclear de 3000 megawatts. Em 1970, foi recomendado no relatório de uma comissão especial (\*) que cada central nuclear de 2400 megawatts incluísse 450 ha para funcionamento da mesma e 2800 ha de superfície aquática para arrefecimento. Portanto, caso se tome a opção 2 na estratégia do armazenamento dos resíduos (como se descreveu na página 695), deverá pensar-se em termos de uma área mínima de 4000 ha para cada central nuclear de dimensão moderada, de acordo com o conceito de parque de armazenamento ou eliminação dos resíduos (ver Figura 16-4); isto inclui o aproveitamento do subproduto calor no cultivo de peixe ou noutros fins úteis.

A utilização de dispositivos de refrigeração à base de energia, como sejam as torres de refrigeração, pode reduzir, naturalmente, o espaço necessário, porém a um custo considerável, uma vez que isto equivaleria a adoptar a dispendiosa opção 3 na estratégia global de armazenamento de resíduos. Tal como acontece com os outros resíduos, é sempre tentador contar com o mar para efeitos de arrefecimento, porém, como adverte um outro recente relatório de uma comissão especial (\*\*), os oceanos não podem continuar por mais tempo a ser considerados como o vazadouro para todos os resíduos do homem. Conquanto seja quase unânime a previsão de que a poluição térmica constituirá um problema local cada vez mais sério, não existe

---

(\*) «Nuclear Power in the South». Relatório do Southern Interstate Nuclear Board, 800 Peachtree Street, Atlanta, Geórgia, 30308.

(\*\*) Ver «Ocean Dumping, A National Policy». Um relatório para o Presidente dos E.U.A. preparado pelo Conselho da Qualidade Ambiental, 1970.

acordo quanto ao seu último efeito sobre o equilíbrio térmico global. Veja-se Peterson (1970) para efeitos de uma apreciação deste último aspecto.

Os efeitos nocivos locais da poluição térmica nos ecossistemas aquáticos podem enumerar-se como se segue: (1) Uma subida na temperatura da água aumenta com frequência a susceptibilidade dos organismos a materiais tóxicos (que estarão indubitavelmente presentes na água dos esgotos). (2) Poderão ser excedidos os períodos «estenotermiais» críticos nos ciclos vitais (ver página 171). (3) As temperaturas elevadas tendem a favorecer a substituição das populações normais de algas por outras menos desejáveis de algas azuis-verdes (ver página 491). (4) À medida que a temperatura da água sobe, os animais precisam de mais oxigénio, contudo a água quente conserva-o menos (ver página 201).

Para efeitos de mais informação sobre os efeitos biológicos da poluição térmica, aconselha-se Naylor (1965), Mann (1965), Clark (1969) e Krenkel e Parker, eds., (1969).

## **7. FUTURA INVESTIGAÇÃO RADIOECOLÓGICA**

Neste breve exame tentou-se mostrar que os problemas da radioactividade no ambiente e as consequências térmicas da utilização da energia nuclear se combinarão com os efeitos já extremamente críticos das coacções da poluição sobre o futuro desenvolvimento do homem industrial. Encarando o lado positivo, tentou-se indicar algumas das apaixonantes possibilidades de estudo proporcionadas pelos isótopos. Até agora o domínio interdisciplinar da ecologia da radiação tem-se preocupado principalmente com os aspectos descritivos e tecnológicos; torna-se agora necessário caminhar no sentido de produzir contribuições mais importantes para a teoria dos ecossistemas. Os métodos da radiação facultam meios poderosos para a resolução do duplo problema dos ecossistemas, o de relacionar o fluxo de energia de um só sentido com a ciclagem dos materiais, e o de descobrir como os factores físicos e biológicos interagem para controlar o ecossistema em funcionamento. Apenas pelo conhecimento em profundidade desta matéria é possível ao homem actuar como detector dos seus próprios erros e corrigir as perturbações causadas pela sua própria tecnologia, que a um ritmo crescente dilacera os sistemas de sustentação da vida da biosfera (E. P. Odum, 1965). Num futuro não muito distante, o radioecologista poderá muito bem ser um dos que têm de ajudar a decidir quando será de armazenar e quando será de dispersar os materiais residuais da idade atómica. Se o ecologista não souber o que há a esperar no ambiente biológico, quem o saberá?

## Capítulo 18 — A DETECÇÃO REMOTA COMO INSTRUMENTO PARA O ESTUDO E O ORDENAMENTO DOS ECOSISTEMAS

*Por Philip L. Johnson*

Escola de Recursos Florestais e Instituto de Ecologia,  
Universidade da Geórgia (\*)

---

A detecção remota consiste na obtenção de informações acerca da biosfera por métodos de observação à distância, geralmente a partir de aviões ou satélites, em qualquer região do espectro electromagnético. É uma das áreas da tecnologia, em desenvolvimento muito rápido, mencionadas no princípio deste livro (ver página 8) que tornam possível tratar mais eficazmente ecossistemas de grande dimensão. A perspectiva apaixonante é que a detecção remota constituirá a ponte lógica entre a investigação ecológica intensiva em áreas pequenas e a aplicação de princípios, assim descobertos, para o planeamento e para o ordenamento de grandes unidades administrativas como cidades, autarquias ou estados, sistemas geográficos do tipo bacias hidrográficas, florestas tropicais húmidas ou regiões do oceano.

A fotografia tirada do solo ou de plataformas aéreas é uma técnica familiar e convencional de detecção remota largamente utilizada, a partir dos anos 30, pelos florestais (Avery, 1966), geólogos e geógrafos (Avery e Richter, 1965) para fins de inventariação de povoamentos produtores de madeira, para elaboração de cartas de estruturas geológicas e para documentar os tipos de ocupação do solo. Quase todas as cartas topográficas são hoje em dia produzidas a partir de fotografia estereoscópica. A recente introdução de um perfilómetro de laser (Remple e Parker, 1965), que mede diferenças em elevação muito pequenas, através da relação tempo versus distância de um impulso luminoso focado com grande precisão, permite prever vir a ser possível prescindir do trabalho de controlo e verificação no terreno, hoje necessário para efeitos do controlo vertical das cartas obtidas por restituição fotogramétrica. A mesma tecnologia está a ser utilizada para medir distâncias à Lua, com precisão de ordem das três dezenas de centímetros.

---

(\*) Endereço actual: National Science Foundation, Washington, D.C.

Na actividade florestal, a altura da árvore, o diâmetro do tronco, e, conseqüentemente, o volume de madeira podem ser avaliados a partir de fotografias aéreas pancromáticas, com erros não superiores a 20 por cento. Uma vez que a razão dap (diâmetro à altura do peito) do tronco das árvores para o diâmetro da copa é consistente (por exemplo, 2,5 cm : 30 cm para as coníferas do Oeste, e 2,5 cm : 22,5 cm para as folhosas do Leste), o dap total ou a área basal dos troncos das árvores dominantes pode ser avaliado medindo os diâmetros das copas tal como se apresentam nas fotografias.

Os avanços tecnológicos estimulados pela investigação militar e espacial criaram uma diversidade de novos detectores aerotransportados (Holter e Wolfe, 1960) que captam energia de várias regiões de espectro e assim têm, portanto, contribuído para aumentar grandemente a capacidade de obtenção de informações recorrendo aos voos aéreos. Sistemas electrónicos apropriados analisam e apresentam os dados, em forma de imagem ou em banda magnética para entrada num computador (Peterson *et al.*, 1968). Alguns destes sistemas são electronicamente sofisticados e exigem operadores especialmente treinados. Deverá salientar-se que o significado e a validade dos dados de detecção remota, especialmente os obtidos em regiões não visíveis do espectro, requer que se esteja familiarizado com o ecossistema observado. As medições e as observações correspondentes, a obter no terreno na altura da realização das observações aéreas, designam-se por «verdade de campo» e são essenciais para que se possam alcançar resultados positivos na investigação baseada em dados obtidos por detecção remota. Uma vez que tenha sido estabelecido o valor indicativo dos dados de detecção remota, poderão deixar de ser necessárias mais medições de campo. Trata-se pois de uma técnica que exige um tratamento multidisciplinar, que inclua o contributo de engenheiros e ecologistas. Quando se trata de interpretar dados de detecção remota relativos a «assinaturas espectrais» correspondentes a diversas regiões do espectro, põem-se novas questões acerca dos organismos e dos respectivos ambientes. Por exemplo, sabemos a cor de um carvalho; mas não sabemos quais os níveis de radiação reflectida ou emitida pelo carvalho para lá dos comprimentos de onda da radiação visível. Um grande esforço de investigação fundamental terá de ser realizado para se aproveitar, em pleno, as potencialidades da tecnologia da detecção remota (Parker e Wolff, 1965). Dois simpósios nacionais, realizados nos Estados Unidos da América, sobre a detecção remota na ecologia (BioScience vol. 17, 1967, e Johnson, ed., 1969) concentraram a atenção nas possibilidades e nos problemas desta tecnologia na área ecológica.

## 1. BASES FÍSICAS PARA A DETECÇÃO REMOTA

Para utilizar a informação proporcionada pelos sistemas detectores aerotransportados é essencial que se compreendam bem as relações fundamentais entre

energia e matéria que estão na base da obtenção das imagens. O espectro electro-magnético foi apresentado em detalhe no Capítulo 5, Secção 5. As interacções matéria-energia e os detectores apropriados para cada banda do espectro encontram-se ilustradas na Figura 5-6, página 188 (para informação adicional ver Fritz, 1967; Krinov, 1947; Steiner e Gutermann, 1966). Há três tipos básicos de sistemas disponíveis para a detecção remota a partir de plataformas em aviões ou satélites:

1. Fotografias no espectro visível ou quase visível, de 380 a 1000  $m\mu$  (milimícrons) (3800 - 10000 Å).
2. Radiómetros de varrimento operando na região do espectro compreendida entre os ultravioletas e os infravermelhos, 300  $m\mu$  (milimícrons) a 40  $\mu$  (mícrons), e
3. Sistemas de micro-ondas para bandas determinadas, de 1 mm até 1 metro.

Todos os três tipos de sistemas são geralmente concebidos por forma a produzirem os resultados sob forma de imagens *bidimensionais* ou em gráfico. O radar, em contraste com outros sistemas que detectam a energia de comprimentos de onda semelhantes aos que emanam da Terra, é um sistema activo nas frequências das micro-ondas. A energia utilizada é produzida no avião e emitida em direcção à superfície. O sinal de retorno do radar ou o sinal reflectido é capturado por uma antena específica para esse comprimento de onda. A intensidade restituída é, em primeiro lugar, uma função do «aspecto» do terreno em relação à direcção do feixe e, em segundo lugar, das propriedades isoladoras do material reflector (Moore e Simonett, 1967). Uma vantagem da imagem do radar é a sua independência das condições atmosféricas e diurnas.

Todos os objectos emitem radiação. Um corpo negro perfeito irradia energia proporcionalmente à quarta potência da sua temperatura absoluta em graus Kelvin. A energia solar recebida atinge um máximo a cerca de 480  $m\mu$  (comprimentos de onda do verde) e é desprezável acima de 3  $\mu$ , ao passo que a radiação emitida pela Terra apresenta um máximo próximo dos 10  $\mu$  e é desprezável abaixo de 3  $\mu$  (ver Capítulo 3, Secção 2 e Figura 5-6, página 188, para uma mais completa comparação entre as radiações solar e térmica). Por vezes, é possível delimitar com precisão populações inteiras de animais grandes a partir de aviões equipados com radiómetros térmicos de varrimento. Ocorreram grandes avanços nos últimos cinco anos no desenvolvimento de fotocondutores termicamente sensíveis, que permitem presentemente determinar diferenças de temperatura da ordem de 0,01 °C. Para uma alta sensibilidade, os detectores deste tipo, como por exemplo o sulfureto de chumbo, o germânio com película de ouro ou o antimoniato de índio precisam ser arrefecidos com azoto ou hélio líquidos. Através do emprego de um espelho giratório, um estreito campo de visão transversal à linha de voo é concentrado num detector obtendo-se a imagem de um sinal de tons cinzentos, correspondendo a diferentes

temperaturas de superfície do cenário. Uma tal escala de cinzentos pode ser calibrada para temperaturas reais, em vez de relativas. Assim, podem ser produzidos mapas de isotérmicas de cores codificadas, correspondendo ao fluxo térmico emitido pela superfície da área do alvo no instante de observação.

Com frequência, a informação de diversas bandas espectrais ultrapassa a soma das informações fornecidas por cada uma delas. Isto conduziu ao desenvolvimento da detecção «multiespectral», em que várias ou muitas energias espectrais são registadas simultaneamente. Os dados obtidos poderão ser enviados para centros de armazenamento, por meio de telémetro, ou ser gravados em filme ou banda magnética. A informação obtida é função do ambiente observado, da cobertura vegetal do solo e eventual existência de animais, ou de uma interacção complexa de ambas as coisas. As implicações biológicas dos sinais registados deverão ser analisados e interpretados, havendo com frequência pouca experiência anterior para guiar o intérprete ou analista. Como acontece com frequência, a experiência antecipa-se ao conhecimento, de tal forma que ocorre durante algum tempo um «atraso de realização», até que possam ser reunidas, de um modo eficaz, a verdade de campo e novas imagens. Só então se saberá o grau de utilidade da detecção multiespectral.

Em resumo, a informação potencial é uma função das interacções matéria-energia peculiares à amostra. A absorção, a emissão, a dispersão e a reflexão de energia por um dado tipo de matéria são selectivas, relativamente ao comprimento de onda, e são específicas para esse tipo de material, dependendo da respectiva estrutura atómica e molecular (Colwell *et al.*, 1963). Em conformidade, cada tipo de biomassa ou de substrato físico deveriam emitir um espectro de frequência e intensidade características. Contudo, o sinal efectivamente registado é também, infelizmente, uma resultante (1) da atenuação pela atmosfera interposta e (2) da fidelidade do sistema electromecânico utilizado.

## **Relações entre Energia e Plantas**

A maior parte da superfície terrestre do Globo é coberta por algum tipo de vegetação. O que os detectores remotos captam fundamentalmente é a marca espectral das superfícies foliares da vegetação. O que acontece com a energia solar que incide sobre as folhas? Nos comprimentos de onda visíveis e infravermelhos próximos, a reflexão ou a emissão a partir da cutícula e da epiderme das folhas é relativamente pequena e não muito selectiva. Nos extremos vermelho e azul do espectro visível, 80 por cento ou mais da energia incidente sobre uma folha são absorvidos pela clorofila, ao passo que talvez uns 40 por cento dos comprimentos de onda verdes são reflectidos. A energia proveniente do infravermelho próximo é pouco afectada pelos cloroplastídeos, embora seja grandemente afectada pela alteração do

índice de refração entre o ar nos espaços vazios intercelulares e a celulose hidratada das paredes da célula. A energia, que penetra na folha até ao mesófilo e por ele é reflectida, tem maior intensidade no infravermelho próximo do que nos comprimentos de onda visíveis (Colwell *et al.*, 1963). As fotografias a infravermelho, como por exemplo, as que se ilustram no Frontespício, são com frequência superiores às fotografias a cores convencionais na revelação de alterações de sucessão ou sazonais que se traduzem em alterações subtis nos pigmentos das plantas e na estrutura da folha. A energia absorvida num certo comprimento de onda e emitida num outro (por exemplo, fluorescência) pode ser importante, tanto para os detectores de ultravioletas como de infravermelho próximo; contudo, a quantidade de quanta perdida pelas plantas como fluorescência é, provavelmente, inferior a uma pequena percentagem da energia luminosa disponível. Uma alteração no vigor de uma planta pode traduzir-se numa perda de turgescência no tecido foliar. Parece que alterações na reflexão do vermelho-infravermelho da energia do infravermelho próximo podem ocorrer muito antes que qualquer alteração nos comprimentos de onda visíveis seja detectada. Contudo, o mecanismo deste decréscimo de reflexão no vermelho ou no infravermelho próximo, quer se deva a perda de turgescência, a doença do micélio ou a alteração na geometria da célula, ainda não foi comprovada experimentalmente. Um excelente estudo das bases físicas e fisiológicas das propriedades espectrais das plantas foi publicado por Gates *et al.* (1965) e por Knipling (1969). O conhecimento detalhado destas relações explica o êxito de algumas experiências recentes com fotografia aérea a cores e infravermelhos para detectar doenças em culturas, como sejam de laranja, batata, trigo, e em povoamentos de coníferas (Meyer e French, 1966), os efeitos de herbicidas, deficientes teores de humidade nas plantas e os efeitos da radiação ionizante na vegetação (Johnson, 1965). Investigações em curso sugerem a possibilidade de se preverem as produções de culturas e suas quebras, a estrutura do pigmento dos ecossistemas, e porventura mesmo a diversidade em espécies (Odum, 1969) da vegetação dominante. Onde possa ser demonstrado que as concentrações de clorofila na coluna autotrófica se encontram relacionadas com a produtividade (ver página 95), deverá ser possível determinar tais concentrações por detecção remota.

### **Relações entre Energia e Animais**

Quer os animais quer as plantas estão associados ao seu ambiente por uma troca de energia que ocorre nas respectivas superfícies. Uma vez que os animais, particularmente os homeotérmicos, regulam parcialmente as suas temperaturas de superfície através do movimento e da actividade metabólica, a temperatura exterior da pele, da pelagem ou das plumagens é um indicador importante da respectiva res-

posta aos factores ambientais. Através da medição das temperaturas da superfície é possível compreender o balanço energético dos diversos organismos (Gates, 1969).

Para fins de censo animal, um radiómetro térmico de varrimento, com um campo de visão instantânea de três miliradianos (1 metro de diâmetro a 300 metros de altura), pode detectar diferenças de temperatura de aproximadamente 1°C (McCullough *et al.*, 1969). Isto constitui um compromisso entre sensibilidade térmica e resolução geométrica. Para aumentar a sensibilidade é necessário um campo de visão mais amplo, e conseqüentemente os animais individuais não se distinguiriam provavelmente das temperaturas do solo e da vegetação correspondente. O melhor comprimento de onda para os censos térmicos parece ser de 8 a 14  $\mu$ . Com este comprimento de onda, têm-se efectuado, com êxito, censos de população do veado-de-cauda-branca e de alguns dos maiores mamíferos de pastoreio. Uma vez que a sensibilidade e a resolução dos radiómetros térmicos de varrimento se aproximam do limite teórico, existem poucas perspectivas para detectar animais isolados do tamanho de uma raposa ou de um cão, ou mais pequenos, ou de separar espécies entre animais maiores. Uma vez que o sucesso é favorecido por um diferencial de temperatura grande entre o animal e a superfície do terreno, a condição ideal é a de um manto de neve. Os voos diurnos provaram ser mais convenientes para o veado (McCullough *et al.*, 1969); e embora os voos diurnos tivessem sido preferidos para a interpretação dos padrões térmicos da vegetação das terras altas, as imagens nocturnas tiveram mais sucesso para distinguir tipos de vegetação das terras baixas ou de pântano em Michigan (Weaver *et al.*, 1969).

A detecção remota de animais individuais pode ser, por certo, grandemente facilitada fixando ao animal uma fonte de energia que emita um sinal facilmente detectável. Um tal procedimento, de fixar transmissores aos animais, é conhecido como *biotelemetria*. Os «transmissores» são pequenos rádios que emitem frequências de grande comprimento de onda, se bem que as fontes radioactivas (alta frequência, comprimentos de onda curtos) também possam ser úteis. A biotelemetria permite aos investigadores fixar com precisão a localização e seguir o ritmo cardíaco dos animais individuais seleccionados, que tenham sido capturados e libertados com um transmissor fixado ou implantado numa cavidade do corpo (Folk, 1967). Os padrões de movimento de exemplares de alce, caribu ou veado, por exemplo, proporcionam dados sobre o comportamento animal, como sejam a dimensão do território doméstico, as horas de alimentação e a preferência de pastagem, e respostas à pressão de caça por cães ou pelo homem (Marchinton, 1969). Por meio da telemetria de funções fisiológicas, como por exemplo o bater do coração, podem ser avaliados os efeitos de pressão ambiental sobre os ritmos circadianos de um organismo. Num projecto de cooperação internacional, serão localizados por satélites de órbita polar renas ou caribus e ursos polares, com instrumentos de rádio associados, e as suas posições periodicamente transmitidas por telémetro a laboratórios localizados em



latitudes temperadas. As correntes marinhas podem, de forma semelhante, seguir-se utilizando bóias equipadas com instrumentos.

Têm sido fixados transmissores de rádio, pesando apenas 2,5 gramas, a pequenas aves migratórias e os respectivos voos seguidos por meio de receptores colocados em camiões ou em aviões ligeiros. Num de tais estudos, os transmissores foram colocados em tordos, criados nos estados setentrionais dos lagos do Canadá, durante a sua paragem primaveril de migração na parte central de Illinois. As aves foram então seguidas durante os voos nocturnos que as levaram até à parte setentrional de Wisconsin. Os voos nocturnos começaram uma a duas horas depois do pôr-do-sol (depois das aves terem descansado empoleiradas), continuando alguns até ao amanhecer. As altitudes de voo situaram-se entre os 600 e os 1800 metros, e a velocidade no ar variou entre 40 e 56 quilómetros por hora (ver Cochran, Montgomery e Graber, 1967). A utilização de pequenos transmissores para vigiar as temperaturas do corpo de animais escavadores foi assinalada no Capítulo 8, Secção 8.

Também pode ser utilizado o radar em estações terrestres para acompanhar o movimento dos animais. Têm sido realizados, por intermédio da utilização do radar, alguns estudos curiosos sobre o comportamento dos insectos (Konrad, 1968; Glover *et al.*, 1966) e a migração das aves (Lack, 1959, 1962). Por seu lado, aves migratórias, e por vezes insectos, têm produzido sinais anómalos, cuja origem era anteriormente incerta, em monitores colocados em aviões. A sensibilidade, até dos radares das estações meteorológicas agora correntemente em uso, é tal que a migração nocturna em massa das aves pode, não só ser vigiada, como também podem ser detectados o número, o peso e a direcção do voo de aves individuais (Konrad, Hicks e Dobson, 1968). Além do mais, o reconhecer e o seguir o rasto dos voos em massa de aves (e também de morcegos que deixam as caves onde repousam) é importante para evitar colisões perigosas com aviões. Embora se saiba bem que a maior parte das aves migram durante a noite, a natureza e a extensão destas migrações era pouco conhecida até se ter aprendido a interpretar os sinais das «aves» a partir de gotículas de água e de outros reflectores não bióticos. As concentrações muito grandes de aves migratórias estão, com frequência, associadas ao movimento de superfícies frontais entre massas de ar.

## 2. PROCESSO DE EXTRACÇÃO DA INFORMAÇÃO

A informação contida nas fotografias ou outras imagens pode ser avaliada quantitativa e qualitativamente. O método de inferir relações pelo exame visual designa-se por *fotointerpretação*, ao passo que o procedimento de realizar medições fotográficas se denomina *fotogrametria*.

## Interpretação

São impostas certas limitações ao analista da imagem. Em primeiro lugar, está confinado às suas experiências ou a outra informação baseada no terreno (1) sobre áreas análogas e (2) sobre a disciplina do saber a que está a aplicar a análise (Lueder, 1959). Presumivelmente, ninguém está potencialmente em melhor posição para extrair informação da fotografia aérea sobre a vegetação do que os ecologistas das plantas. Em segundo lugar, o analista da imagem tem de conhecer a escala das imagens para proceder às análises, tanto quantitativas, como qualitativas. A dimensão e a forma são, em parte, uma função da escala, e o padrão é uma função da disposição dos componentes; como é óbvio, ambos terão significados diferentes na fotografia de satélite e nas fotomicrografias. Em terceiro lugar, o intérprete tem de depender de observações de tonalidade, textura, padrão e resolução (Figura 18-1). A tonalidade ou as variações de densidade poderão ser mensuráveis em graduações de um corpo cinzento ou, em caso de corpos não cinzentos, poderá ser expressa em termos de cor e matiz, de valores de triplo estímulo, em cores de Munsell, ou outras notações de cor. O filme pancromático regista cerca de 225 matizes distintos de cinzento, enquanto a fotografia a cores poderá registar em teoria até 20 000 combinações separadas de cor e matiz.

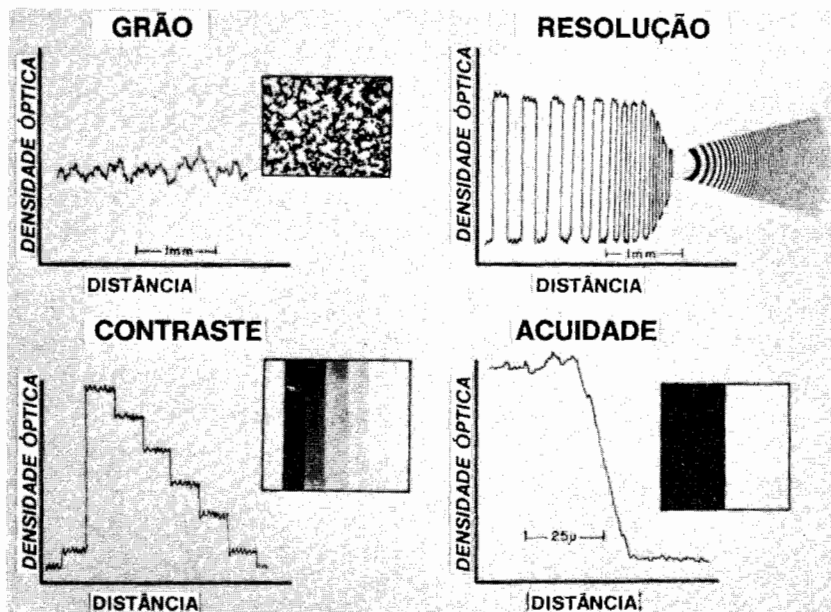


Figura 18-1. Expressões de densidade óptica de propriedades de quatro filmes.

O padrão fotográfico da textura e de arranjos especiais são, frequentemente, o elemento mais importante para a identificação e a averiguação da origem ou da função dos objectos reproduzidos (Stone, 1956). A relação entre o tamanho do objecto e o tamanho do grão, ou nível de ruído, melhoraram enormemente com o aumento da sensibilidade da emulsão e com os melhoramentos nos sistemas ópticos e nos componentes electrónicos associados. Por exemplo, tem-se demonstrado recentemente que uma abelha individual poderia ser seguida pelo radar desde uma distância de 10 quilómetros (Glover *et al.*, 1966).

Um padrão fotográfico pode ser simples ou complexo, dependendo do número de variáveis. Se considerarmos a informação potencial contida numa fotografia como constituindo uma hierarquia de organização com forma semelhante a uma pirâmide (Johnson, 1966), então, a informação mais generalizada encontra-se no vértice, ficando na base um número incontável de detalhes. À medida que a lógica dedutiva parte da pedra do topo e progride para os detalhes, o número de variá-

### Quadro 18-1

*Método Dedutivo para a Interpretação da Vegetação no Qual a Amostra é Examinada em Maior Detalhe em Quatro Passos Sucessivos e com Maior Ampliação*

- 
- A. Tipos Gerais de Amostra – fotografia de satélite e mosaicos de pequena escala
- |                |           |           |
|----------------|-----------|-----------|
| Discriminação: | Floresta  | Cultivada |
|                | Arbustos  | Maninho   |
|                | Gramíneas | Misto     |
- B. Características da Amostra – mosaicos e imagens de pequena escala
- Discriminação: Extensão e distribuição da área  
Condições de fronteira  
Complexidade
- C. Elementos da Amostra – pares estereoscópicos
1. Tonalidade e textura – Classe espectral (densidade óptica)  
Disposição  
Complexidade e uniformidade
  2. Características da estação – Paisagem, natural ou cultivada  
Solo e tipo de rocha  
Tipo de drenagem  
Declive e exposição
  3. Características estruturais – Configuração do coberto  
Tipos de copa (diversidade)  
Densidade  
Altura
- D. Componentes da amostra – fotografia de grande escala
1. Ajustes e interações locais – agentes causadores e origem
  2. Composição – diversidade em espécies
  3. Dinâmica – interações, processos, tendências em matéria de sucessão.
-

veis aumenta, a confiança das inferências feitas a partir dos indicadores fotográficos diminui, e a quantidade de verdade básica ou informação exterior requerida é maior. Por outro lado, a indução lógica começa com os detalhes e constrói generalizações. A leitura da foto ou a identificação das espécies constitui a primeira etapa no raciocínio *indutivo*. O Quadro 18-1 constitui um exemplo do critério *dedutivo* aplicado à interpretação da foto da vegetação, em que se procuram detalhes cada vez mais delicados, em quatro passos sucessivos (A-D), para examinar um padrão de terreno. O extrair o conteúdo de informação de imagens aéreas poderia, por analogia, ser descrito em termos de conceitos da teoria da informação (Johnson, 1966). Isto é o mesmo que dizer, como se ilustra na Figura 18-2, que a fotointerpretação envolve uma tentativa de se passar de um estado de desorganização, da foto não interpretada, para um estado de organização em termos de informação útil acumulada a partir da imagem. Uma tal analogia assemelha-se aos laços de interação de informação, examinados em ligação com os sistemas biológicos de controlo (ver Figura 10-2, página 459).

### A Natureza do Tom e da Textura

A informação fotográfica interpretável é, com frequência, expressa em termos e gradações de tonalidade e categorias de textura. O conteúdo de informação destas expressões qualitativas é difícil de avaliar ou de automatizar. Contudo, caso o tom e a textura sejam equivalentes à densidade, então, a densitometria pode servir de base ao reconhecimento automatizado de um padrão.

A informação fotográfica mede-se pela imagem desenvolvida. Esta poderá ser interpretada ou medida pela sua capacidade para obstruir a luz, isto é, a sua opacidade,  $I_o/I_t$ . A densidade óptica,  $D$ , é definida como o logaritmo da opacidade:

$$D = \log (I_o/I_t) \quad (1)$$

onde  $I_o$  = intensidade incidente e  $I_t$  = intensidade transmitida. Têm sido desenvolvidos densitómetros com vários tipos gerais de saídas para realizar medições densitométricas. Os sinais de densidade recolhidos num registador de fita têm, como os outros sinais produzidos electricamente, uma densidade (nível)  $D$ , uma amplitude  $A$ , e uma frequência  $F$ . Portanto, um tipo de foto caracterizado por um certo registo densitométrico pode ser representado como:

$$\text{Padrão de Foto} = P = D, A, F \text{ (bi-dimensional)} \quad (2)$$

$$\text{Sinal de Amostra} = P_t = (\bar{d} \pm \bar{a}) \bar{f} \text{ (uni-dimensional)} \quad (3)$$



Figura 18-2. A interpretação fotográfica (I. F.), por analogia com um modelo da teoria da informação, reduz a entropia de um padrão complexo à medida que a informação é extraída. A formação constitui uma entrada essencial para decifrar um padrão, e a experiência é uma retroacção que ajusta e favorece ulteriores interpretações.

A frequência é, em grande parte, uma função da escala. Uma vez que os cristais de prata, numa emulsão de filme, têm uma média de  $0,5$  a  $1,0 \mu^2$  de área, é possível fixar teoricamente o número máximo de permutações em menos de  $1 \times 10^4$ . Uma vez que a frequência é mais uma função da distância entre os grãos de prata do que dos respectivos diâmetros, o número potencial de permutações é, provavelmente, mais baixo em várias ordens de grandeza. Pode sustentar-se a tese de que um dado padrão fotográfico no sentido da equação (2) é equivalente a um bit de informação na teoria da informação, e portanto a máxima informação possível do filme pancromático identificável pela densitometria poderia representar-se como  $5 \times 10^8$  bits. Neste contexto, um bit de informação carece de dimensão, embora as dimensões espaciais de um padrão sejam importantes para as inferências que nele se colocam. Isto é, o tamanho, a forma e o arranjo são variáveis adicionais ao tom e à textura.

A identificação de um alvo poderá também depender da concorrência de vários padrões, como por exemplo o padrão iluminado pelo sol e o padrão da sombra de um objecto singular. Padrões de terrenos mais complexos poderão requerer sínteses de um certo número de elementos de padrões contíguos ou mutuamente exclusivos, em que um elemento padrão se define como um elemento singular discriminado segundo a equação (2). É também óbvio que os padrões são reconhecíveis, à medida em que há uma redundância de bits de informação. Portanto, o

fotointérprete raras vezes se vê confrontado com alguma coisa que se aproxime dos limites teóricos da complexidade do padrão.

O significado ecológico, associado com um padrão fotográfico ou de imagens, é obviamente dependente da escala e, como regra, requererá confirmação independente. A identidade biológica de um pedaço de informação poderá ser uma folha individual, a uma escala muito ampla, ou porventura um povoamento florestal inteiro, às escalas de um satélite em órbita á volta da Terra. Uma vez que os ecologistas desejam com frequência informação a escalas diversas, isto é, aos níveis de organismo, população e ecossistema, o exame de uma série de escalas poderá constituir um meio útil de integrar informação a diversos níveis de resolução.

### **Fotogrametria**

A fotointerpretação automática encontra-se na sua infância (Rosenfield, 1965), embora tenha sido realizado um grande progresso em matéria de digitação de fotografias, a partir de impulsos eléctricos derivados de imagens transmitidas por telémetro, como no caso de fotografias da superfície da Lua. Podem obter-se medições discretas, tanto fotogrametricamente, como a partir de microdensitómetros. Utilizando filtros de cor adaptados à curva de resposta da emulsão, podem expressar-se em termos quantitativos imagens coloridas ou a saturação do pigmento do filme. De forma semelhante, tem sido desenvolvida uma expressão do grau de cerramento do copado da floresta — índice de coberto do copado — por intermédio da macrodensitometria de fotografias hemisféricas (Figura 18-3) obtidas do solo (Johnson e Vogel, 1968). Um instrumento, como o que se ilustra na Figura 18-4, mede com 95 por cento de confiança a percentagem de vegetação, demarcada contra o céu, num cone de 90° que é projectado numa superfície plana. As relações de luz no interior de de uma floresta têm sido calculadas a partir de uma fotografia de «olho de peixe» semelhante (Anderson, 1964). Em outras aplicações, a microtopografia pode ser registada em isolinhas fotogrametricamente, a partir de fotos estereo obtidas com um suporte bípedo (Figura 18-5). Este suporte tem-se revelado dimensionalmente estável, para valores vizinhos de  $\pm 1$  cm, a partir de câmaras colocadas a alturas até 10 metros (Whittlesey, 1966). Em sedimentos do Pleistocénico da planície costeira ártica do Alasca, os lagos e os polígonos de cunha de gelo orientados são responsáveis pelo micro-relevo existente. Para avaliar expressões topográficas diminutas da paisagem, a litologia próxima da superfície e os processos do solo, assim como o volume do gelo na terra (Brown e Johnson, 1965), foram preparados mapas topográficos a partir de fotografia aérea com 0,5 metros de intervalo entre isolinhas (Brown e Johnson, 1966).

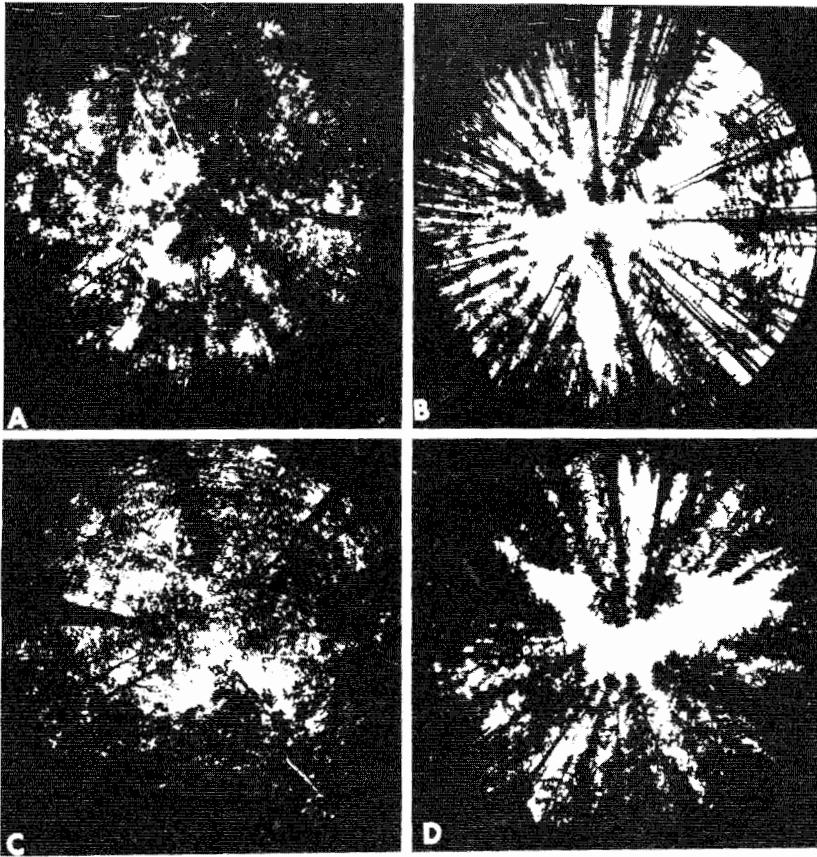


Figura 18-3. Fotografias hemisféricas... de cerramento do copado estimado com o dispositivo óptico apresentado na Figura 18-4. A. Floresta setentrional de folhosas em New Hampshire, 88. B. Povoamento boreal de *Pinus banksiana* em Ontário, Canadá, 54. C. Floresta tropical húmida em Porto Rico, 84. D. Povoamento subártico de *Picea mariana* no interior do Alasca, 72.

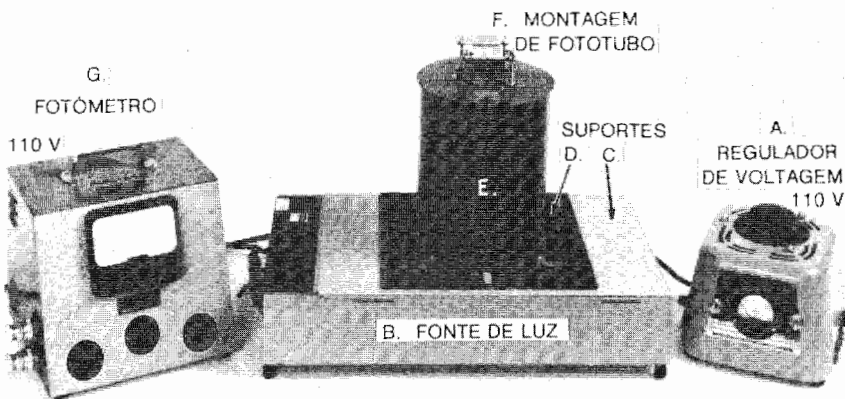


Figura 18-4. Aparelho de densidade óptica para medir o enfraquecimento da luz dos diapositivos. Ampliações das fotografias hemisféricas ou de «olho de peixe», como as reproduzidas na Figura 18-3, são colocadas entre os suportes D e C. A percentagem de cerramento do coberto pode então ser estimada pelo enfraquecimento da luz.

O intérprete, que é o homem, tem sido o elemento limitativo na extração da informação a partir de fotografias aéreas ou das imagens obtidas por radiômetros de varrimento. Realizou-se, ultimamente, um grande progresso com a fabricação pela Universidade de Michigan de um radiômetro óptico-mecânico, de uma só abertura, com 12 canais (Polcyn, 1969). Isto foi feito combinando um espectrofotómetro com um radiômetro de varrimento convencional (Holter e Wolfe, 1960), de tal forma que a energia penetrando por uma fenda de entrada é dividida em 12 canais, variando de 400 m $\mu$  a 1000 m $\mu$ . Cada banda espectral é registada separadamente numa fita magnética, e cada canal é calibrado de tal maneira que as unidades de energia, realmente recebidas do cenário observado, podem ser reproduzidas em termos de distinta tonalidade. Foram adicionados seis canais, com detectores apropriados, um no ultravioleta e cinco nos infravermelhos térmicos.

Uma vez que todos os canais são registados simultaneamente, todas as imagens são de registo perfeito. Os dados relativos a cada banda espectral ou para bandas seleccionadas podem dar entrada num computador para correlação com a verdade básica, ou podem ser visualizadas como imagens separadas para o estudo. Pela primeira vez, o ecologista pode obter dados multiespectrais pouco tempo depois de um voo e utilizá-los de uma forma quantitativa sem recorrer à tarefa morosa da fotointerpretação.

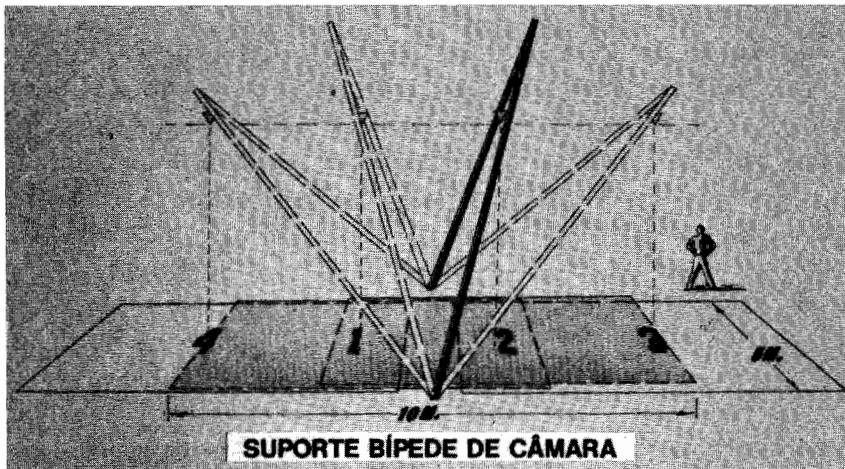
Os processadores electrónicos e os computadores analógicos podem agora realizar tarefas de reconhecimento e classificação de dados multiespectrais. Os sinais mais fracos podem ser diminuídos ou eliminados. A Figura 18-6 é uma forma de saída de computador que identificou e cartografou correctamente espécies de cultura desenvolvendo-se na Purdue University Agronomy Farm, em fins de Junho (Polcyn, 1969).

A interpretação automatizada não pode realizar mais do que o homem tiver instruído a máquina para fazer. Tais máquinas podem efectuar tarefas repetitivas mais rapidamente utilizando uma memória notável que está sujeita a imediato chamamento. A extração completa de informação requeriria raciocínio lógico, inferência, julgamento e experiência para decifrar os aspectos físicos, biológicos e culturais de uma paisagem e para determinar como eles se misturam para formar um padrão ou se comportam sob pressões climáticas ou administrativas variáveis. A vista e a mente treinadas do homem são certamente um computador notável que nenhuma máquina pode substituir. Juntos facultam um potencial tremendo para o ordenamento da biosfera.

### **3. O PAPEL DA DETECÇÃO REMOTA NA INVESTIGAÇÃO ECOLÓGICA**

Como foi abundantemente documentado, a investigação e o planeamento ecológicos encontram-se entre as poucas alternativas para a sobrevivência da socie-





*Figura 18-5.* Suporte bípede de câmara utilizado na estereofotografia fotogramétrica para obtenção de fotografias estereoscópicas da área sombreada. A câmara está suspensa verticalmente no triângulo e oscila-se o bípede para as posições precisas indicadas. Um dispositivo portátil deste tipo pode ser montado e erguido por dois homens. (Modificado de Whittlesey, 1966.)

dade económica e cultural do homem que é crescentemente pressionada pelo número de humanos e pelo poder da sua tecnologia. A ecologia como disciplina científica tem uma oportunidade — mesmo um mandato — para colmatar a brecha entre a academia, a tecnologia e os problemas ambientais, muito reais e extensos, com que se confronta o homem moderno e a sociedade futura. Rumo a este objectivo, a investigação ecológica pode ser agrupada em quatro categorias que são susceptíveis de utilizar as técnicas da detecção remota:

1. Inventariação e cartografia de recursos,
2. Quantificação do ambiente,
3. Descrição do fluxo de matéria e energia no ecossistema, e
4. Avaliação de alterações e de soluções alternativas para o ordenamento dos ecossistemas.

A fotografia aérea e as imagens dos detectores remotos têm, em ecologia, as possibilidades que a espectrofotometria tem demonstrado em fisiologia. De facto, a fotografia aérea pode conceber-se a um nível de ecossistema, como análoga ao microscópio electrónico na biologia molecular; cada uma delas depende da reflexão espectral, da absorção, emissão e transmissão de características das respectivas amostras.

## Inventário e Cartografia

As soluções de muitos problemas de recursos dependem de uma adequada determinação das características físicas e biológicas, integradas num intervalo de variação que vai de meia dúzia de metros quadrados a largos milhares de quilómetros quadrados. A cartografia destas características, obtida de fotografias aéreas convencionais, é uma forma de comunicação lógica (Figura 18-7). Este método é bem ilustrado pelos avanços na exploração geológica que incluem levantamentos com magnetómetro e inventários florestais (Colwell, 1961, 1968). Propriedades biológicas importantes dos ecossistemas potencialmente mensuráveis pelas técnicas de detecção remota, seja individualmente ou em combinações multiespectrais, incluem: índice de área foliar; volume do tronco; área e produção de culturas; diversidade estrutural e em espécies (Olson, 1964; Miller, 1960; Wickens, 1966); peso e teor de clorofila da vegetação; certas doenças e pragas de insectos (Norman e Fritz, 1965); tipo, densidade e biomassa das populações de animais maiores; poluição térmica e química dos sistemas aquáticos (Schneider, 1968; Strandburg, 1966); fluxos de calor, vapor de água e dióxido de carbono nas superfícies da terra; evapotranspiração e teor de água dos solos e da vegetação; incêndio (Bjornsen, 1968); e espessura e densidade da neve.

Um dos muitos exemplos possíveis da cartografia da vegetação efectuou-se no sudeste da Ásia, a partir de fotografia pancromática convencional de escala pequena e sem prévia experiência de campo, com tipos de vegetação que crescem na Tailândia (Leightly, 1965). Estes mapas foram subsequentemente testados no campo e verificou-se que eram surpreendentemente exactos. A importância das propriedades estruturais da vegetação na Tailândia, enquanto obstáculo à mobilidade dos veículos, traduziu-se na selecção da altura, diâmetro e espaço como critério principal de cartografia (Frost *et al.*, 1965). As numerosas permutações destes parâmetros de vegetação na Tailândia foram agrupadas em 12 categorias estruturais (Quadro 18-2). Foi possível cartografar estes parâmetros (Quadro 18-3) para 15 000 quilómetros quadrados com escalas fotográficas de 1:20 000 ou menores. É evidente que a discretização de muitos destes limites (Figura 18-8) é uma função de manipulação da paisagem pelo homem. Por exemplo, em extensas áreas de agricultura móvel e de bosque arbustivo adjacentes a campos de arroz, o milho tornou-se uma cultura principal, desde 1958, com a ajuda de equipamento mecânico (Figura 18-9). De facto, este cultivo tem tão grande sucesso na Tailândia que a exportação de milho para o Japão substituiu uma parte substancial do comércio de milho dos Estados Unidos para este país. O problema crítico nestas áreas tropicais húmidas consiste na degradação da fertilidade do solo na ausência de fertilizantes comerciais, do que resulta o abandono da terra e a sucessão irreversível para bambu espinhoso e capim tropical denso.

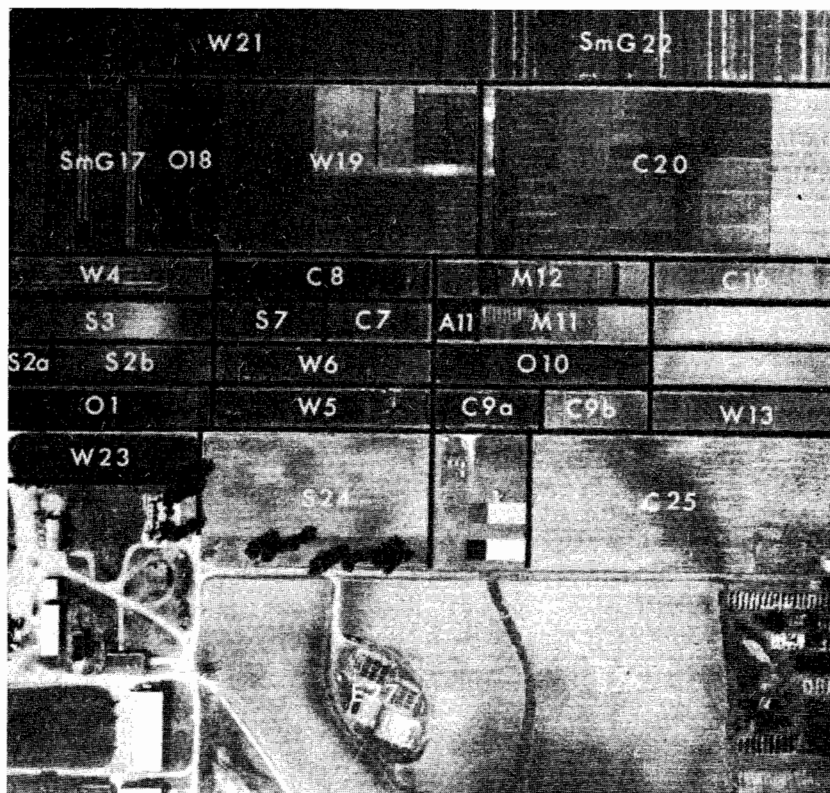
## Quadro 18-2

### *Tipos de Vegetação Predominante da Tailândia Assentes em Diferenças Estruturais Observáveis na Fotografia Aérea*

- 
- A. Culturas Agrícolas
    - 1. Baixas (< 1 m) - arrozal, terras de pastagem, agricultura
    - 2. Altas (> 1 m)
      - a. em linha: milho, cana de açúcar, mandioca, tabaco
      - b. casual: gramínea tropical
  - B. Savana Arbustiva e Pomares
    - 3. Baixos
      - a. em linha: ananás, pomares novos
      - b. casual: savana arbustiva
    - 4. Altos
      - a. em linha: campos de pimenta, árvores de fruto
      - b. casual: arbustos espinhosos
  - C. Savana Arbórea e Plantações
    - 5. Copado aberto: savana de gramíneas, zonas verdes urbanas
    - 6. Copado fechado: plantações de coco, borracha e teca
  - D. Floresta e Áreas Arbonizadas Semiperenífolias
    - 7. Floresta seca de monção, floresta de carvalho e pinheiro
    - 8. Floresta secundária de arbustos, agricultura itinerante
    - 9. Floresta de bambus
  - E. Floresta Sempreverde
    - 10. Floresta tropical húmida
    - 11. Floresta pantanosa de mangue
    - 12. Pântano de palmeira nipa
- 

## Quantificação do Ambiente

A maior parte dos problemas de recursos requerem dados quantitativos, para além da identificação dos problemas envolvidos e onde estes se colocam. Em alguns casos, são até suficientes estimativas amplas, aplicáveis a grandes áreas, para efeitos de uma planificação com significado (Haefner, 1967). Através de processamentos mais sofisticados, nomeadamente a detecção remota, e usando sobretudo sistemas detectores sensíveis em bandas estreitas do espectro electromagnético, podem gerar-se números mais correctos. O recente desenvolvimento de um sistema de laser, como o perfilómetro aero-transportado, para estudos de microtopografia permite reproduzir alterações na elevação do solo da ordem de alguns centímetros a partir das altitudes de voo (Rempel e Parker, 1965). As técnicas de ressonância de rádio no gelo permitem medições das interfaces entre o gelo e o leito rochoso,



#### MAPA REAL DO SOLO

Vista Parcial da Propriedade Agrícola de Purdue, fins de Junho, 1966.

Chave: W = Trigo  
O = Aveia  
C = Milho  
S = Soja

A = Luzerna  
SmG = Grãos pequenos  
M = Diver.: Hortaliças, Soja,  
Sorgo, Culturas de  
Oleaginosas, ou Sudan

A

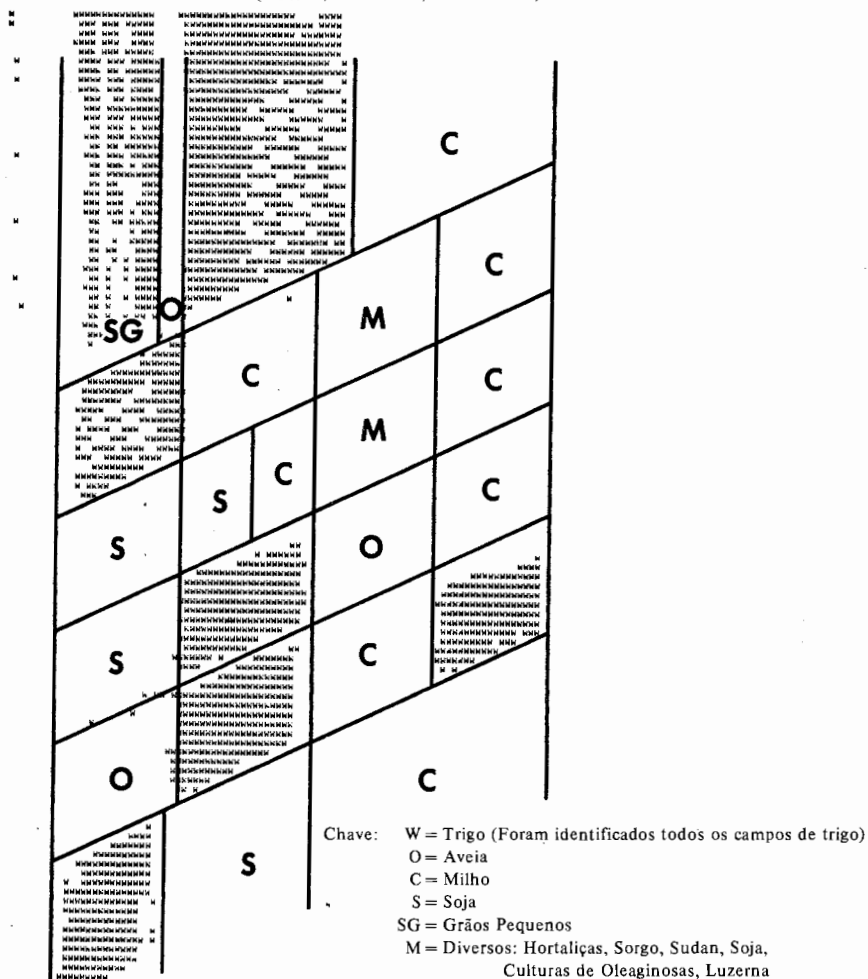
Figura 18-6. Mapa real do solo de uma área da Propriedade Agrícola de Purdue, em fins de Junho, 1966.

através de espessuras de gelo da ordem dos 2500 metros (Rinker *et al.*, 1966). O recente desenvolvimento de detectores sensíveis à radiação térmica e de instrumentos magnéticos sensíveis é um produto da necessidade militar que está a encontrar uma rápida aplicação na economia civil. Neste contexto, um dos problemas tem consistido no rápido incremento do desenvolvimento de sistemas «hardware» e o atraso resultante no conhecimento do homem sobre como e com que grau de confiança tais sistemas podem ser efectivamente utilizados. Considere-se, por exemplo, o número de termómetros requeridos para delinear a drenagem de ar frio

### MAPA DE IDENTIFICAÇÃO PARA O TRIGO

Possibilidade Máxima de Processamento dos Dados obtidos com um Explorador Digitado de 12 Canais  
(A assimetria é devida ao movimento do avião e à distorção da amostragem)

(6/30/66, 1514 Horas, Alt. = 650 m)



Infrared and Optical Sensor Laboratory

Willow Run Laboratories

INSTITUTE OF SCIENCE AND TECHNOLOGY

B

UNIVERSITY OF MICHIGAN

Figura 18-6. Mapa de identificação para o trigo (sombreado) e outras culturas, baseado em análise de computador de imagens de canal múltiplo, nos comprimentos de onda visíveis. A manifesta distorção angular dos campos também pode ser corrigida por tratamento com computador.

num dado vale, em contraste com uma carta de isotérmicas obtida por detecção remota (Figura 18-10).

### Fluxos de Matéria e de Energia

A incapacidade para compreender os processos ecológicos é, frequentemente, a causa do planeamento defeituoso ou contraditório dos recursos. Nos ecossistemas, para avaliar a função face à estrutura é necessário o estudo de processos, interações e velocidades de transferência entre diferentes organismos, bem como entre organismos e o respectivo ambiente. Frequentemente, são desejáveis medições da actividade metabólica. Estas constituem as respostas mais difíceis de obter a partir, tanto de detectores remotos, como de sensores na terra. Não obstante, a descoberta por sensores aero-transportados de produtos metabólicos ou de alterações físicas, provocadas pelos processos biológicos activos, constituem dados importantes para inferências e conclusões acerca da direcção e da quantidade dos fluxos de matéria

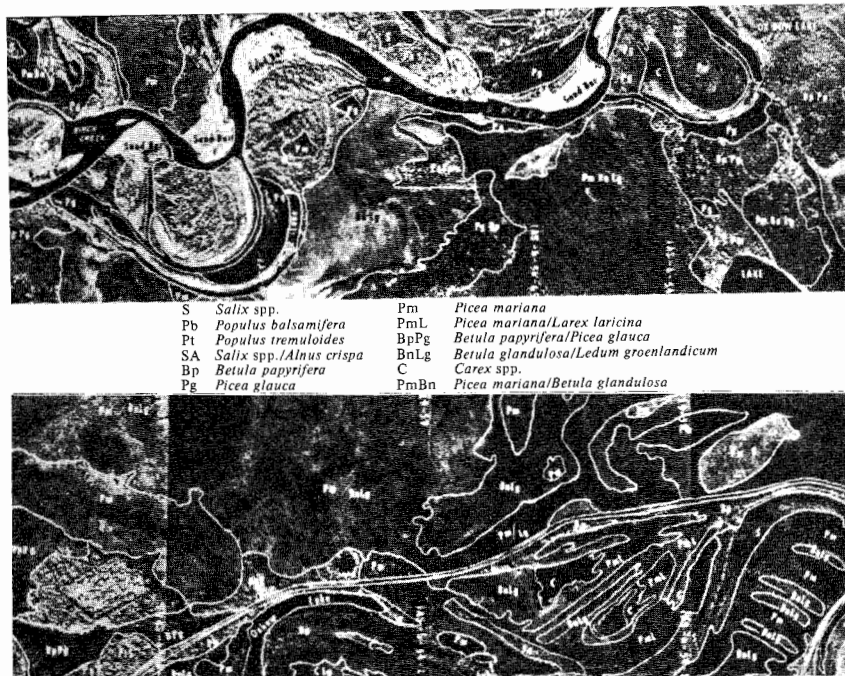


Figura 18-7. Em cima. Mosaico ilustrando um mapa, baseado em fotografia, dos tipos de vegetação representativos dos tributários do Rio Yukon quando entram nas planícies do sueste de Yukon Flats, Alasca. Em baixo. Mosaico das várzeas inundáveis do Rio Yukon perto de Circle, Alasca, ilustrando um mapa, baseado em fotografia, de tipos de vegetação.

e de energia nos ecossistemas (Barringer *et al.*, 1968; Lohman e Robinove, 1964), tal como para seleccionar pontos de amostragem para posteriores medições.

### Quadro 18-3

#### *Parâmetros e Classes Utilizadas para Cartografar a Estrutura da Vegetação na Tailândia a Partir de Fotografia Aérea Pancromática*

SÍMBOLO DO MAPA

$$V = \frac{SDH}{HC}$$

Na fórmula, o zero indica que o elemento aplicável não pode ser determinado na fotografia. Os espaços em branco indicam que o item aplicável não o pode ser ou não existe. Assim, a vegetação do andar superior é caracterizada no numerador e a vegetação dos andares inferiores no denominador.

S = ESPAÇAMENTO ENTRE OS TRONCOS DAS ÁRVORES

1. < 1,20 m
2. 1,20 – 2,40 m
3. 2,40 – 3,60 m
4. 3,60 – 4,80 m
5. 4,80 – 6,00 m
6. 6,00 – 9,00 m
7. > 9,00 m

D = DIÂMETRO DAS PLANTAS LENHOSAS (DAP)

1. < 1,25 cm
2. 1,25 – 5,00 cm
3. 5,00 – 15,00 cm
4. 15,00 – 30,00 cm
5. > 30,00 cm

H = ALTURA DAS PLANTAS

1. < 1,80 m
2. 1,80 – 4,80 m
3. > 4,80 m

C = COBERTO (% DE SOLO COBERTO)

1. 1 – 10 %
2. 10 – 25 %
3. 25 – 50 %
4. 50 – 75 %
5. 75 – 100 %

A previsão aérea da resposta vegetativa a um gradiente ambiental foi demonstrada na experiência que se segue. A vigilância fotográfica dos efeitos da radiação gama persistente na floresta Brookhaven, representada na Figura 17-4 (página 726), foi realizada com quatro emulsões de filme (Johnson, 1965). As zonas concêntricas da vegetação que rodeavam a fonte de  $^{137}\text{Cs}$  num povoamento de pinheiros e carvalhos foram avaliadas com informação qualitativa e quantitativa proveniente de fotografia aérea de suporte manual, de grande escala. A microdensitometria, com uma abertura eficaz de  $40\mu$ , proporcionou expressões quantitativas como função do tipo do filme, do desenvolvimento da folha, das espécies e do gradiente de radiação gama. A resolução conseguida, com estas abertura e escala de fotografia, aproximou-se das dimensões de uma folha média de carvalho. Verificou-se uma boa correlação ( $r=0,88$ ) entre a expressão logarítmica da base diária da radiação gama em roentgens e a densidade óptica da fotografia pancromática ao longo deste gradiente





Figura 18-8. Mapa de vegetação e fotografia aérea da estrutura da vegetação. Chanthaburi, Tailândia. Ver no Quadro 18-3 a chave para os símbolos.

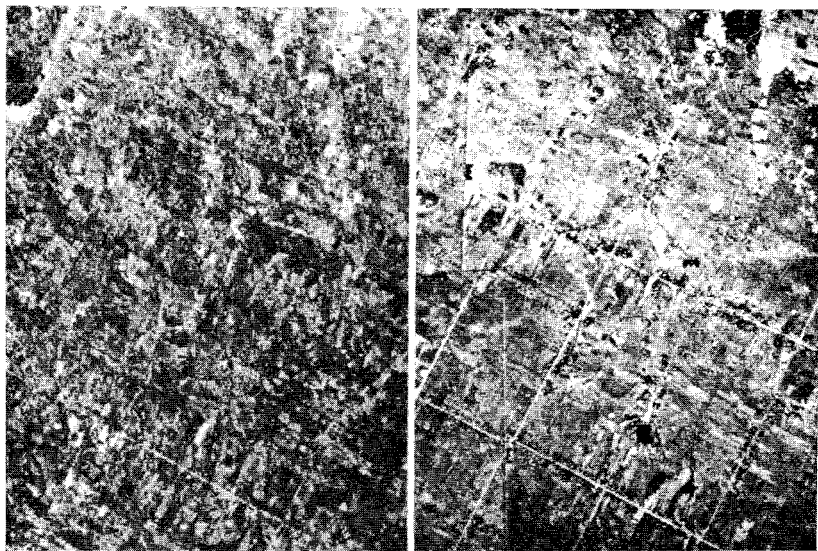
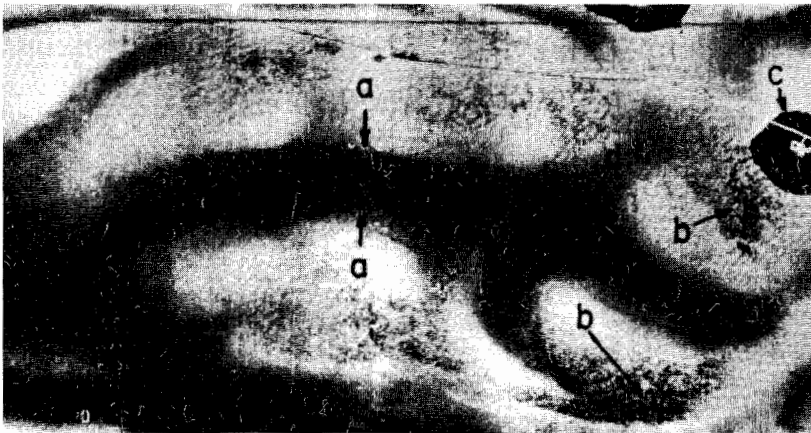


Figura 18-9. Esquerda. Fotografias aéreas de cultivo móvel em Lopburi, Tailândia, tiradas em 1953. Direita. A mesma área quase inteiramente convertida em campos de milho, em 1964.



(Figura 18-11). Outras fotografias do cerramento do copado, tiradas do solo a distâncias crescentes da fonte, proporcionaram índices de desfolha no andar dominante correlacionados ( $r = 0,97$ ) com os dados da densidade resultantes do filme panorâmico. Assim, as medições fotográficas, quer acima, quer abaixo do copado, descreveram os efeitos da radiação ionizante. Uma escala cinzenta, em filme infravermelho, mostrou a relação exactamente oposta, em contraste com o filme panorâmico; isto é, o filme infravermelho apresentava tons claros (densidade baixa) próximo da fonte, onde todas as plantas vasculares tinham sido exterminadas, progredindo com tons mais escuros para a floresta a distâncias para além da influência da radiação. O filme colorido pode ser avaliado, de forma semelhante, através da medição da saturação do pigmento de cada uma das três camadas de emulsão, vermelho, verde e azul. Assim, a análise quantitativa do filme aéreo convencional, em combinação com os dados de campo, poderá descrever espacialmente uma resposta complexa no interior de um ecossistema.



*Figura 18-10.* Drenagem de ar frio num vale de montanha (a) na Pensilvânia, ilustrado de forma impressionante por imagens da circulação térmica à noite. As cumeadas (b) estão cobertas por carvalhais e as vertentes dos vales por folhosas do norte. Uma clareira (c) para uma torre de comunicação contém arbustos baixos, especialmente espécies de ericáceas.

## **Avaliação da Alteração e Soluções Alternativas**

A alteração de ecossistemas naturais é manifesta, naturalmente, em todos os problemas de recursos. Sem alteração, isto é, sem esgotamento, erosão, poluição, acréscimo ou epidemia, o problema só raramente se reconhece. Este é, porventura,

o tipo mais fácil de informação a procurar por vigilância aérea repetitiva, e tem sido explorado com a fotografia nos comprimentos de onda visíveis. Assim, a velha fotografia aérea convencional poderá adquirir valor com o tempo, como um índice de alteração, porém, até que o reconhecimento aéreo repetitivo seja extensamente praticado (e financiado!), a alteração generalizada a longo prazo, natural ou provocada pelo homem, será muitas vezes difícil de avaliar. Uma vez avaliadas as tendências de alteração ou as consequências da tecnologia, podem com frequência desenvolver-se alternativas a partir dos mesmos dados. Isto é, porventura, a aplicação mais promissora para a fotografia obtida do veículo espacial (Brock *et al.*, 1965; Lowman, 1966).

Uma contribuição significativa da tecnologia desenvolvida para explorar o espaço será a de facultar informação sobre as ciências naturais, a partir dos veículos espaciais em órbita à volta da Terra (Badgley e Vest, 1966). Os satélites já estão, presentemente, a transmitir dados telemétricos sinópticos sobre os padrões meteorológicos. Uma vez posto em órbita o satélite, o custo da fotografia repetida é mínimo. Algumas transparências, em cor, obtidas com aparelhos de mão nas missões «Gemini», mostraram o valor e a qualidade da presente fotografia espacial.

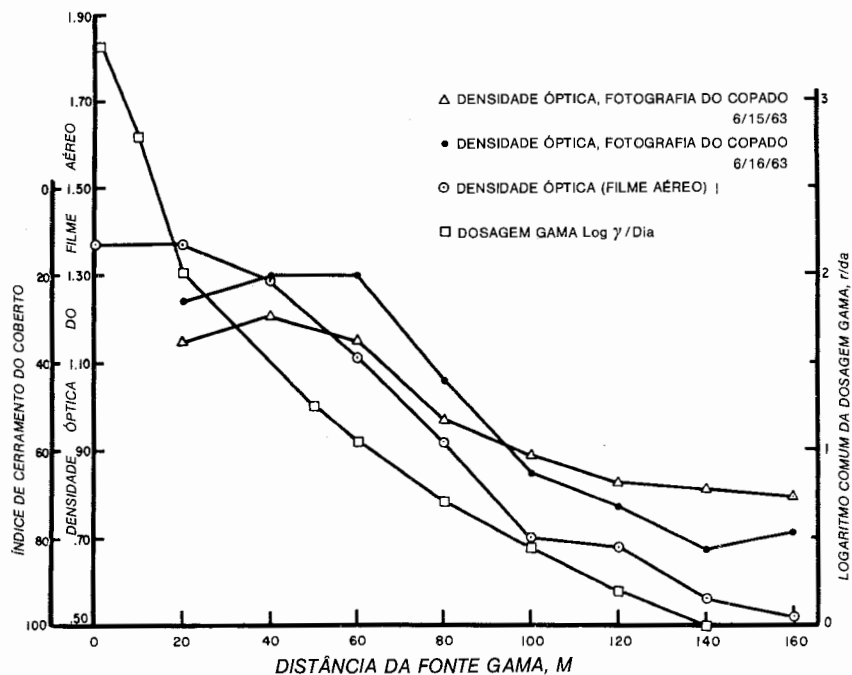


Figura 18-11. A relação entre o gradiente de radiação, ICC, em duas datas, e a densidade óptica de fotografia aérea com a distância a uma fonte de radiação gama crônica, numa floresta de pinheiro-carvalho no Brookhaven National Laboratory, Long Island, N. Y. (Veja-se diagrama desta radiação na Figura 17-4.)

Por exemplo, o remoinho do Mar dos Sargaços nunca tinha sido observado antes da fotografia dos Gemini. À medida que os sistemas de detecção são melhorados e concebidos especificamente para plataformas espaciais, poderão esperar-se melhoramentos na qualidade. No Quadro 18-4, apresentam-se alguns parâmetros antecipados

### Quadro 18-4

#### *Resolução Orbital Antecipada de Alguns Sensores Seleccionados \**

ESPECTRO	SISTEMA	ÁREA A 200 MILHAS NÁUTICAS	RESOLUÇÃO NO SOLO
Visual	Câmara FL de 15 cm	766 km <sup>2</sup>	6 - 30 m
		SENSIBILIDADE À TEMP.	
Infravermelho	Explorador da alta resolução	± 0,5 °K	60 m
Micro-onda	Radar, banda Ka, de 8 mm	± 0,5 °K	0,5 - 1 km

\* Extracto da publicação 7219-2-F 13 da University of Michigan, intitulada *Peaceful Uses of Earth Observation Spacecraft*, vol. 1, 1966.

para detectores remotos colocados em plataforma orbital a uns 370 km. Porventura, o benefício mais valioso e imediato das plataformas espaciais (satélites) será a obtenção de fotografias sinópticas cobrindo áreas extensas e a alteração de condições motivada pelas nossas tecnologias.

A solução da confrontação do homem com a natureza envolve muitas decisões fora do âmbito de um ecologista. Na medida em que muitas dessas decisões têm raízes em conceitos biológicos, vale a pena comparar o ordenamento de uso-múltiplo com a zonagem do ecossistema. É óbvio que não se pode, por mais tempo, permitir utilizações múltiplas contraditórias em algumas áreas (ver Capítulo 9, Secção 3 para efeitos de análise deste importante ponto). Porventura, o estabelecimento de prioridades e zonas de utilização baseadas na compreensão do ecossistema, auxiliado por instrumentos de detecção remota, é uma alternativa plausível para o abuso múltiplo e irreversível.

## Capítulo 19 — PERSPECTIVAS EM ECOLOGIA MICROBIANA (\*)

*Por William J. Wiebe*

Departamento de Microbiologia e Instituto de Ecologia,  
Universidade da Geórgia.

---

As contribuições microbianas para os processos de nutrição e de energia foram postas em relevo nos capítulos da Parte I. Os microrganismos, em virtude da sua pequena dimensão e da capacidade de resistir a condições ambientais adversas durante longos períodos de tempo, encontram-se na biosfera por toda a parte. Possuem, *colectivamente*, um enorme número de capacidades metabólicas e são capazes de um ajustamento rápido a alterações ambientais. Uma tal diversidade metabólica assegura que a maior parte dos substratos orgânicos naturais introduzidos em qualquer ambiente serão transformados, embora a ritmo lento no caso de substâncias húmicas ou quando em ambientes anaeróbios (ver Capítulo 2, Secção 3). Porventura, por motivo da sua versatilidade natural, o homem tem suposto com demasiada frequência que todo o tipo de resíduo que possa considerar útil lançar para o ambiente acabará por ser transformado de uma forma qualquer e «purificado» pelos ubíquos micróbios. Consequentemente, quase ninguém se preocupou em estudar microrganismos no seu estado natural; deste modo, até há bem pouco tempo, a ecologia microbiana permaneceu um assunto desprezado. Tornou-se agora por demais evidente que muitos dos produtos orgânicos produzidos pelo homem, como sejam alguns pesticidas, herbicidas, detergentes e subprodutos industriais, são «recalcitrantes», segundo a expressão de Alexander (1965), isto é, são lentos em matéria de degradação no ambiente natural. Como consequência disso, estas substâncias recalcitrantes, não apenas se acumulam lentamente até níveis tóxicos, mas interferem também com a reciclagem de nutrientes críticos e reduzem fortemente a qualidade

---

(\*) O autor agradece ao Dr. Holgar W. Jannasch, da Woods Hole Oceanographic Institution, a autorização para incluir neste capítulo alguns materiais da sua conferência em homenagem póstuma a Edgardo Baldi, intitulada «Current Concepts in Aquatic Microbiology» (Jannasch, 1969).

do ar, da água e do solo. Payne, Wiebe e Christian (1970) salientaram que se encontra disponível o conhecimento de sistemas enzimáticos de micróbios para prever as perspectivas da degradação de muitas substâncias químicas, e sugerem métodos para utilizar esta tecnologia com vista a determinar a biodegradabilidade antes de se permitir a utilização ampla e geral de agentes ou produtos químicos. Contudo, os maiores desafios actuais que se colocam na ecologia microbiana centram-se, menos frequentemente, na demonstração de que um processo particular pode ou não ocorrer, do que na quantificação da resposta microbiana *in situ* no ecossistema.

## 1. UMA BREVE NOTA HISTÓRICA

Nos fins do século XIX, os princípios básicos e as perspetivações necessárias para o estudo da ecologia microbiana foram desenvolvidos por dois investigadores, Winogradsky e Beijerinck. Winogradsky (1949), resumindo mais de 50 anos de investigações, deu ênfase à necessidade de estudar os microrganismos no seu ambiente natural. Bass-Becking (1959) confirmou as duas «regras de Beijerinck»: (1) todas as coisas estão em toda a parte e (2) o meio selecciona. Tal como assinalou o próprio Beijerinck (1921), o método ecológico aplicado à microbiologia consiste em duas fases complementares: a investigação das condições para o desenvolvimento dos organismos que, porventura, por alguma razão já despertaram casualmente a atenção, e a descoberta de novos organismos que surgem sob culturas ou condições de campo pré-determinadas, isto é, aqueles que foram «seleccionados pelo meio», seja porque só eles se podem desenvolver, seja porque triunfaram dos seus competidores.

Nos últimos 30 anos, desenvolveu-se um outro ponto de vista sobre a investigação da actividade microbiana ambiental, a análise da função e o ritmo da actividade sem levar em atenção os tipos específicos de microrganismos presentes. Este método, que dá ênfase ao *efeito quantitativo* do metabolismo microbiano no seio de um ambiente, é medido, por exemplo, pelo consumo total de O<sub>2</sub>, a evolução do CO<sub>2</sub>, a renovação de compostos orgânicos específicos, como por exemplo aminoácidos, ou a cinética de absorção de substratos. Os avanços da biologia molecular e da bioquímica facultaram ao ecologista dos micróbios muitos instrumentos para ensaios funcionais.

Muitas das dificuldades associadas com o estudo dos microrganismos nos respectivos ambientes são, em grande parte, como fica implícito, de natureza técnica. As questões a colocar são, em grande medida, conhecidas. O difícil é promover a experimentação para responder a essas questões. Neste capítulo será dado destaque aos métodos e às técnicas que têm sido desenvolvidos para lhes dar resposta.

## 2. A QUESTÃO DOS NÚMEROS

À primeira vista, não parece haver problema mais simples de resolver do que o de avaliar o número de organismos existentes numa amostra, e no entanto nenhum problema é tão sedutoramente complexo de solucionar experimentalmente quando se trata de microrganismos. Há para isso dois métodos gerais: contagens directas utilizando o microscópio de luz e as contagens de viáveis, nas quais o crescimento macroscópico na superfície de uma placa constitui o critério para indicar a presença de uma célula bacteriana numa amostra.

### Contagens de Viáveis

Robert Koch (1881) criou engenhosamente a técnica de contar células bacterianas como colónias desenvolvidas num meio solidificado. A sua ideia baseou-se em dois pressupostos: as células a contar devem crescer no meio seleccionado e cada colónia deve representar o crescimento a partir de uma só célula, a fim de que a contagem seja reproduzível e exacta (isto é, as células não devem estar inicialmente amontoadas). A técnica de Koch é aplicável para avaliar a população de tipos específicos de células e para efectuar comparações relativas entre populações mistas de um dado tipo metabólico específico, embora *não possa ser utilizada para determinar a densidade da população ou «contagens totais de bactérias»*. A técnica das placas facultada dados semi-quantitativos para identificação de um tipo metabólico particular, como por exemplo, redutores de sulfato, heterotróficos aeróbios não exigentes e bactérias fixadoras de azoto. São correntemente utilizados três métodos de contagem em placas: placas por mistura, espalhamento em superfície e membranas filtrantes. No método das placas por mistura é misturado agar fundido (42°C) com amostras

### Quadro 19-1

*Números de Microrganismos por Mililitro de Água do Mar, Segundo Diferentes Métodos de Contagem. Erro Percentual Entre Parêntesis \**

PROFUNDIDADE (m)	TEMPERATURA DA ÁGUA (°C)	MÉTODOS DE LÂMINA		DILUIÇÃO EM SÉRIE		MACRO- COLÓNIAS EM FM†	MICRO- COLÓNIAS EM FM†	CONTAGEM DIRECTA EM FM†
		(5 DIAS)	(21 DIAS)	(5 DIAS)	(21 DIAS)			
Superfície	20,1	6 (10%)	11 (10%)	7	7	8 (9%)	68 (3,1%)	244 (1,8%)
25	20,1	14 (12%)	14 (12%)	5	5	14 (7%)	31 (5,2%)	262 (2,1%)
50	19,1	9 (19%)	10 (6%)	7	7	10 (12%)	30 (8,7%)	166 (6,4%)
100	13,0	4 (14%)	6 (29%)	2	2	1 (15%)	29 (6,6%)	82 (11,3%)

\* De Jannasch e Jones, 1959.

† Filtros de membrana.

apropriadas, diluídas e distribuídas em placas de Petri. Depois de uma incubação adequada contam-se as colónias. Na técnica do espalhamento em superfície as diluições da amostra são espalhadas directamente na superfície de agar arrefecido, incubadas e contadas as colónias. As contagens por filtração em membrana realizam-se fazendo passar uma quantidade medida de água através de um filtro, geralmente com uma porosidade de 0,22 a 0,45  $\mu$  de diâmetro, colocando o filtro numa placa de meio líquido ou sólido, incubando e contando as colónias. Jannasch e Jones (1959) compararam vários destes métodos utilizando amostras repetidas de água do mar. Como se ilustra no Quadro 19-1, as estimativas de bactérias num mililitro de água foram mais elevadas utilizando os métodos de contagem directa ao microscópio, mais reduzidas com as membranas filtrantes e mais baixas ainda utilizando contagens em placas por mistura. Cada método tem vantagens e desvantagens, podendo estas variar em ambientes distintos. O estudante poderá obter mais informação sobre estas técnicas num texto de microbiologia geral (Stanier, Douderoff e Adelberg, 1970). Pode dizer-se que, geralmente, as contagens de viáveis apenas representam 0,1 ou menos do número total de células em populações autóctones, isto é, populações num estado de crescimento reduzido, como acontece usualmente na natureza não poluída. Em tais situações, não se observa correlação directa entre estimativas resultantes das contagens de viáveis e das contagens directas (como se examina subseqüentemente). Por outras palavras, os meios utilizados no trabalho bacteriológico convencional estão muito «enriquecidos» («poluídos» por assim dizer) para muitas populações naturais que estão adaptadas a ambientes nutritivos diluídos.

Na microbiologia da poluição, faz-se a determinação de rotina do Número Mais Provável (NMP) (ver APHA, 1966) de coliformes. A presença de bactérias coliformes numa amostra é utilizada por muitos departamentos sanitários como indicação do nível de contaminação fecal de um manancial de água. O termo «coliformes» refere-se a um grupo de bactérias que reside nos intestinos de muitos vertebrados. Existem métodos para detectar as estirpes de origem humana. Embora por si inofensivas, a presença de coliformes indica que poderão estar presentes microrganismos patogénicos mais difíceis de detectar. Embora haja grande controvérsia acerca da aplicabilidade desta técnica, a *contagem de coliformes* é presentemente o método principal para avaliar a potabilidade da água. O método recorre à análise estatística do crescimento, numa série de diluições com repetições, para determinar o número aproximado de coliformes numa amostra de água. Embora a contagem de coliformes apenas seja um índice grosseiro, as contagens muito altas indicam, certamente, uma forte poluição com resíduos humanos ou animais e são justificação bastante para colocar sinais de «contaminada» nas linhas de água.

*As estimativas por contagens de viáveis dão, assim, números relativos de um grupo particular de microrganismos mas não facultam «contagens totais ou absolutas». Com esta restrição poderão constituir um instrumento de análise útil da microbio-*

logia de um ecossistema. Os métodos das placas permitem também o isolamento de estirpes de microrganismos para estudos em cultura pura.

## Microscopia

O outro método geral para avaliar o número de microrganismos numa amostra consiste no exame microscópico directo. Também neste caso se têm utilizado uma variedade de técnicas; com alaranjado de acridina (Wood, 1967) e uma diversidade de outros corantes fluorescentes tem sido possível tornar as células fluorescentes. Têm sido utilizadas várias colorações, e tentado o exame directo em microscopia óptica. Estas técnicas são adequadas no caso de muitos protozoários e algas, embora a taxonomia não possa ser, com frequência, determinada com tais métodos. Quando porém se fazem estimativas de bactérias por contagem directa, encontram-se três dificuldades principais: (1) É frequentemente difícil reconhecer as células bacterianas individuais, dado que a morfologia «característica» das células cultivadas no laboratório se altera muitas vezes sob condições *in situ*. (2) Os microrganismos surgem, com frequência, em agregados ou aderentes a partículas, não podendo distinguir-se claramente as células individuais. (3) É necessário dispor de  $10^6$  bactérias por mililitro para ver um organismo por campo, com uma ampliação de 1000 vezes. Em muitos ambientes o número de bactérias é muito inferior a  $10^6$  por ml, necessitando-se de concentração dos microrganismos. Em muitas situações apenas é possível realizar uma concentração limitada. Acresce, por outro lado, que se não pode efectuar facilmente uma contagem exacta caso muitas das células se encontrem amontoadas ou aderentes a detritos, por motivo do ocultamento das células individuais e da distribuição não casual da população.

O reconhecimento de bactérias numa amostra natural deve ser considerado como um processo subjectivo, aconselhando-se o estudante a estabelecer critérios cuidados de avaliação baseados num exame preliminar. Até ao momento da elaboração deste texto, não é possível distinguir ao microscópio com precisão as células vivas das mortas.

Os problemas relacionados com as contagens, quer de viáveis, quer directas, encontram-se bem ilustrados no trabalho de Gorden *et al.* (1969). Estes examinam a sucessão bacteriana num microecossistema (ver página 31 e Figura 2-6 III). No Quadro 19-2, os dados de contagem de viáveis de *Bacillus* sp. aumentam de início a ritmo elevado, depois decrescem para um nível baixo, embora constante. Contudo, contagens microscópicas directas mostraram que, depois de três dias, o *Bacillus* sp. esporolou, tornando-se assim inactivo neste sistema. Nestas condições, as contagens de viáveis não deram indicação nenhuma sobre a sequência real dos acontecimentos e conduziram a uma *sobreavaliação* dos números de células activas no sistema,



dado que os esporos do *Bacillus* sp. germinaram e cresceram no meio onde se efectuaram as contagens de viáveis.

O microscópio electrónico com poder estereoscópico constitui um outro instrumento, potencialmente poderoso para a observação de microrganismos no ambiente (Gray, 1967). Os microrganismos podem ser examinados nos respectivos habitats físicos, pelo que se podem observar as relações espaciais e os padrões de crescimento. A Figura 19-1 apresenta fungos decompondo uma agulha de pinheiro na folhada da floresta. Este método funciona, particularmente bem, com os protistas superiores, se bem que até bactérias possam ser analisadas com sucesso. O microscópio electrónico de varrimento, um método não estritamente quantitativo até ao presente, possibilitou observar directamente organismos nos seus micro-habitats.

### Quadro 19-2

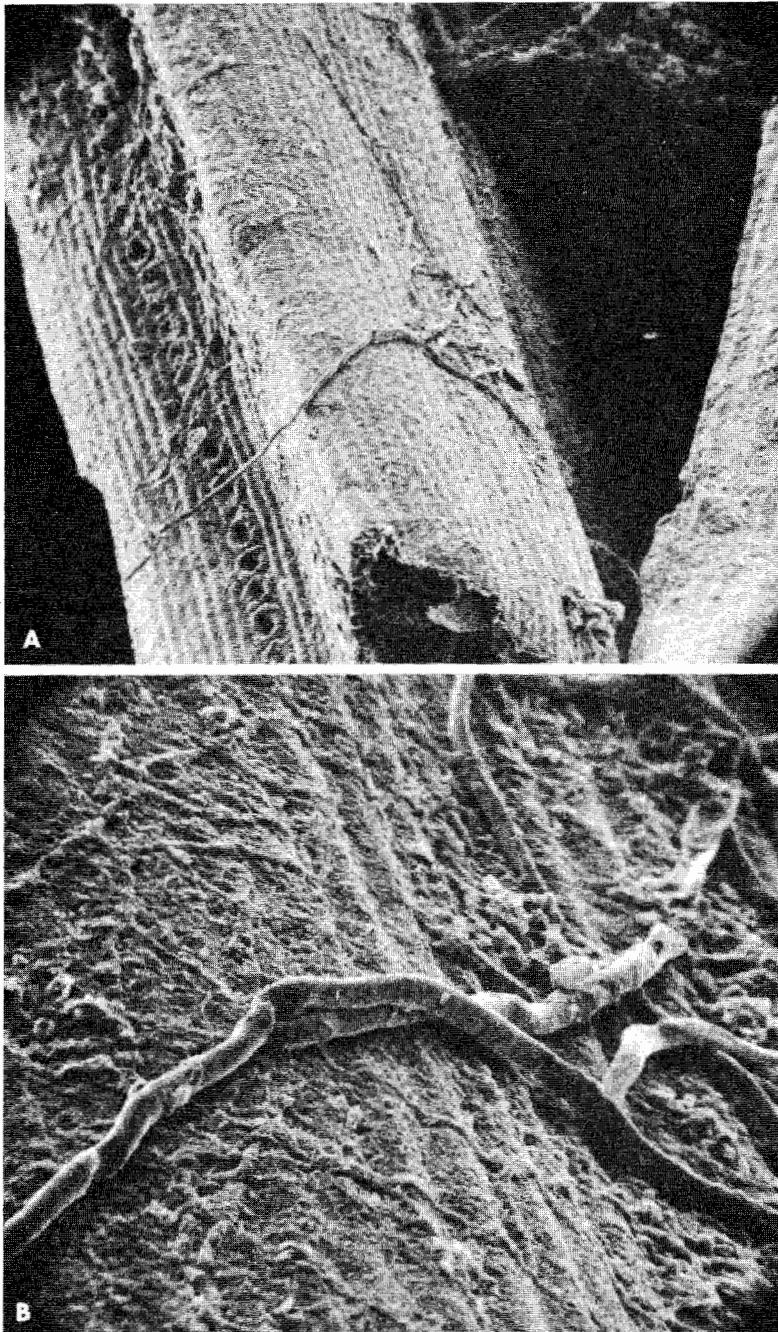
*Sucessão de Microrganismos num Microcosmo Derivado, de Sistema Fechado (Semelhante ao Ilustrado nas Figuras 2-6 III e 2-7A) †*

ORGANISMO *	CONTAGEM BACTERIANA VIÁVEL DE SISTEMAS MISTOS/ML									
	10 <sup>3</sup>	10 <sup>9</sup>	10 <sup>8</sup>	10 <sup>7</sup>	10 <sup>6</sup>	10 <sup>5</sup>	10 <sup>6</sup>	10 <sup>7</sup>	10 <sup>6</sup>	10 <sup>6</sup>
	DIAS									
	0	1	5	10	20	30	40	50	60	70
<i>Bacillus</i> (vegetativo)	A	A	A							
<i>Bacillus</i> (esporos)			C	R	R	R	R	R	R	R
W		A	A			C		C	C	C
Y		C	A	C	C	C				
L		C	A	A	A	A	A	A	C	R
G		C	C	C	A	A	A	A	R	R
C		C	A	A	C		A	A	A	A
T		C					A	A	A	
B		A					C	A	A	A
O	A	R	R	R	R	R	R	C	C	C
P		R	A	R	R	R	R	C	C	C
<i>Chlorella</i>		C	A	A	A	A	A	C	C	C
<i>Schizothrix</i>		C	C	C	C	A	A	A	A	A
<i>Scenedesmus</i>										
<i>Cypridopsis</i>		R	R	R	C			C	C	C

Convenção: R raro; C comum; A abundante.

\* As letras W, Y, L, etc., representam bactérias isoladas funcionalmente distintas que podem ou não ser «espécies» no sentido taxonómico convencional. O dia «0» marca a altura em que foi inoculado novo meio de cultura a partir de uma cultura velha clímax; em 70 dias o microcosmo alcança novamente um estado de equilíbrio. Ver um gráfico do metabolismo de uma tal sucessão de microcosmo na Figura 9-2.

† De Gorden *et al.*, 1969.



*Figura 19-1.* «Decompositor» em acção. Electromicrografia de exploração de um micélio de fungo numa agulha de pinheiro em decomposição na folhada do solo da floresta. A fotografia superior mostra uma secção das agulhas de pinheiro com uma ampliação de 100 vezes, enquanto que a fotografia inferior mostra uma imagem próxima do fungo ramificado com uma ampliação de 500 vezes. (Fotografias do Dr. Robert Todd, Institute of Ecology, University of Geórgia.)

## Medições Totais da Biomassa

As insuficiências das contagens directas ou indirectas de células conduziram à pesquisa de indicadores mais precisos da biomassa ou existência permanente microbiana. Esses dados são particularmente importantes para o cálculo de relações tróficas. Em culturas de uma só espécie, as densidades das populações, usualmente elevadas, são medidas por turbidimetria, peso seco, teor em proteína e outros parâmetros. Todas estas provas são demasiado pouco específicas para as condições que se encontram tipicamente na natureza, em virtude de se encontrar geralmente presente matéria orgânica não viva. O trifosfato de adenosina (ATP) está profusamente distribuído e é bioquimicamente essencial para o crescimento e a manutenção da célula, sendo a determinação de ATP uma medida potencialmente sensível da biomassa viva. Dado que normalmente se *encontra apenas no interior das células vivas* (ver página 15) e é um componente essencial para as transformações de energia e os processos biossintéticos, o ATP é um índice promissor da biomassa total. A principal dificuldade, na utilização deste método, reside na variação intrínseca num dado quantitativo de ATP por unidade de peso das células. Infelizmente, o tempo de renovação e a constância de ATP por célula (Harrison e Maitfa, 1968) variam com o estado fisiológico das células e o tipo de microrganismo. A amplitude de variação para o ATP por unidade de peso, publicada para uma ampla variedade de organismos, é cerca de 50 vezes. Esta amplitude pode provavelmente ser reduzida para um ambiente particular, uma vez que a heterogeneidade de organismos deverá ser menor num dado tipo de ecossistema do que numa selecção mista de organismos de todo o mundo. Subsiste o problema de determinar a amplitude dos níveis de ATP na biomassa dos principais ecossistemas.

De momento, a determinação completamente precisa dos números de células ou de biomassa não se pode efectuar na maioria dos sistemas naturais. Contudo, os dados de números e de biomassas relativos são úteis para fins comparativos. São necessários dados exactos sobre a existência permanente para avaliar a biomassa microbiana disponível como alimento para os consumidores de micróbios num dado volume de solo ou água.

### 3. A QUESTÃO DA IDENTIFICAÇÃO

Existem duas razões principais para investigar os tipos de organismos que se encontram presentes numa dada amostra. Em primeiro lugar, é necessário identificar os microrganismos activos, como um primeiro índice da diversidade de tipos funcionais presentes e para comparação entre amostras e ambientes. Em segundo

lugar, o conhecimento de tipos presentes é necessário para vigiar flutuações que ocorrem num dado sistema. Caso seja de aplicar provas de índices de diversidade (ver página 235) ou de realizar estudos de sucessão, é necessária a identificação de organismos.

A identificação e a classificação da maior parte dos metazoários e das plantas multicelulares baseia-se, quase exclusivamente, em características morfológicas grosseiras. Os protistas superiores são também separados em bases morfológicas. Afirma-se, com frequência, que a morfologia das bactérias pouco pode ajudar para finalidades taxonómicas, por motivo da pequena dimensão das células e da sua forma geralmente uniforme. Este enunciado pode ser aplicado, razoavelmente bem, às duas ordens principais de bactérias (isto é, as mais vulgarmente estudadas, não necessariamente as mais importantes), a saber, as Pseudomonadales e as Eubacteriales, e em parte limitada a várias outras ordens. O que deverá, porém, apontar-se é que presentemente *todas as ordens de bactérias são exclusivamente separadas em bases morfológicas*. Muitas famílias, géneros e espécies, são também identificados em bases morfológicas — por exemplo, as espécies do género *Beggiatoa* e *Sorangium* (Breed *et al.*, 1957). Assim, a identificação morfológica directa é possível para alguns grupos de bactérias. Este enunciado aplica-se a muitas das bactérias fotossintéticas; é menos verdadeiro para os quimiolitótrofos, e a validade mais fraca corresponde aos heterótrofos (ver páginas 37-39 para efeitos de definição). Infelizmente, os heterótrofos constituem a maioria dos micróbios em muitos ambientes. Uma dificuldade que ocorre com estes organismos é a de que a sua morfologia, tanto ao nível da estrutura grosseira como de pormenor, pode variar grandemente, de acordo com as condições ambientais (Brock, 1966).

O taxonomista das bactérias tem sido forçado a complementar a observação directa com provas para actividades bioquímicas e fisiológicas. Os problemas ligados à distinção de géneros e espécies de bactérias são muito complexos para que aqui possam ser considerados, dispendo-se nesta matéria de uma excelente revisão devida a Skerman (1967). Estudos recentes sobre a classificação microbiana estão a atribuir cada vez menos importância às relações filogenéticas deficientemente fundamentadas e estão a promover um sistema de identificação de base prática. Esse sistema tem sido desenvolvido com a ajuda da análise numérica de dados para um modelo taxonómico computarizado (Sokol e Sneath, 1963). Por este método são determinadas características morfológicas, bioquímicas e fisiológicas de culturas e estabelecida a taxonomia na base de semelhanças gerais analisadas matematicamente. A vantagem deste sistema reside no facto de se obterem, igualmente, dados sobre o funcionamento bacteriano, isto é, a dissimilação da glucose, as necessidades de aminoácidos, e assim por diante, em acrescento a um esquema taxonómico. Embora não seja possível extrapolar directamente capacidades que ocorrem em cultura pura para capacidades *in situ*, quer quantitativa quer qualitativamente, «é justificável, e operacionalmente

necessário, admitir que na maioria das características relativas ao habitat as culturas puras se assemelham aos seus progenitores na natureza» (Hungate, 1962). Para exemplo de uma análise numérica aplicada à ecologia, ver Lovelace, Colwell e Tubiash (1968).

A desvantagem mais séria inerente à utilização da análise taxonómica numérica na ecologia microbiana consiste no número relativamente grande de provas que têm de ser efectuadas e registadas para cada elemento isolado, e no grande número de elementos que usualmente é necessário examinar.

Cabe aqui mencionar duas vias taxonómicas recentes. Baseiam-se ambas na constância dos pares de bases no ácido deoxirribonucleico (DNA) nas células. No primeiro método, determina-se a composição total nas bases guanina e citosina. O método baseia-se no facto de tipos semelhantes de organismos conterem DNAs semelhantes; o seu valor reside em distinguir entre grupos superficialmente semelhantes, como por exemplo os dos géneros *Vibrio* e *Aerobacter*, que têm valores de G + C de 40 e 55, respectivamente, uma vez que grupos muito diversos podem ter as mesmas proporções G + C. Um resumo de valores G + C publicados ao longo de 1966, foi compilado por Hill (1967). O segundo método envolve a comparação directa dos DNAs ou DNA-m-RNA (ácido ribonucleico mensageiro) provenientes de duas espécies diferentes e determinar a semelhança, por meio do nível geral de homologia (ver Marmur, Falkow e Mandel, 1963, e Mandel, 1969, para efeitos de um exame mais completo desta matéria). O segundo método absorve muito tempo e é difícil de aplicar com precisão. A sua utilização corrente espera o desenvolvimento de uma técnica padronizada e simplificada. É, não obstante, útil, dado comparar directamente os genótipos de duas estirpes.

Finalmente deverá dizer-se uma palavra sobre a utilização da técnica da imunofluorescência para a identificação de tipos de células em ecologia. Podem ser produzidos anticorpos contra os antígenos de superfície de espécies bacterianas singulares, e estes anticorpos podem ser marcados com uma variedade de fluorocromos. Quando se prepara, desta maneira, um anticorpo e se mistura com uma suspensão de células, estas tornam-se fluorescentes sob luz ultravioleta e podem ser vistas directamente com o microscópio de fluorescência (para detalhes ver Quinn, 1968, páginas 163 a 165). Esta técnica tem sido aplicada à identificação de espécies homólogas de células *in situ* (Hill e Gray, 1967) e para detectar agentes patogénicos dos alimentos directamente nestes (Fantasia, 1969); é um instrumento potencialmente útil para detectar uma população específica num determinado ambiente.

Mais importantes do que as determinações de biomassa e de tipos de organismos, especialmente no estudo dos fluxos de energia num dado ecossistema, são as medições das actividades levadas a cabo por uma população microbiana e as susceptíveis de o ser, e as medições directas das actividades *in situ*. Estas matérias constituem os temas das duas últimas secções desta revisão.

## 4. A QUESTÃO DA EXECUÇÃO

### Culturas Puras e Enriquecimentos

As medições do grau da actividade microbiana, num dado ecossistema, podem realizar-se tanto com culturas puras como por análise química do ambiente. Para o caso de estudos de culturas puras, já se expôs a utilização de várias provas para classificação e já se assinalou que estes resultados também servem para esboçar algumas das capacidades fisiológicas e bioquímicas das bactérias. As culturas puras continuam a ser um componente essencial e justificável das investigações ecológicas microbianas, embora a interpretação directa dos resultados com referência ao ambiente devam ser feitas cautelosamente, dado não haver segurança de que (1) as actividades observadas em culturas puras se realizam *in situ*, (2) as condições culturais não hajam reprimido ou induzido padrões metabólicos, ou (3) as interacções de populações mistas não possam alterar actividades de estirpes individuais. Estes enunciados são válidos mesmo à luz do enunciado de Hungate (1962) (ver página 776).

A técnica do enriquecimento selectivo revela, de facto, actividades metabólicas potenciais que podem ter lugar no ambiente. Por exemplo, um recente simposio sobre enriquecimentos e isolamentos microbianos (Schlegel, 1964) provou que ainda estão por descobrir tipos metabólicos inteiramente novos, no âmbito dos microrganismos, e que *compreendendo as condições de enriquecimento para o crescimento e o isolamento se ganha conhecimento sobre os tipos de ambiente envolvidos*. Formas de bactérias fotossintéticas, recentemente descritas, ilustram o significado ecológico da absorção de luz e da composição de pigmentos (Pfenning, 1967; Truper e Jannasch, 1968). Eimhjellen *et al.* (1966) descobriram uma nova bacterioclorofila que absorve luz no infravermelho longínquo (1020 nm\*), demonstrando a utilização de um comprimento de onda que antes se não considerava apropriado como fonte de energia luminosa para a fotossíntese.

Os ciclos de nutrientes inorgânicos, particularmente os ciclos do azoto e do enxofre (ver Brock, 1966), têm sido investigados por intermédio de processos de enriquecimento. Virtualmente, todos os tipos de organismos nestes ciclos foram isolados utilizando enriquecimentos específicos (ver Capítulo 4, Secção 1, para uma listagem destes microrganismos chave). Este método tem sido e continuará a ser um instrumento poderoso para a ecologia nos estudos metabólicos, embora seja necessário desenvolver técnicas adicionais para tratar mais directamente com populações naturais.

(\*) Nanometro; 1 nm =  $10^{-9}$  m.

## **Análise Química do Produto Final**

Uma outra abordagem do problema da mensuração das actividades metabólicas dos microrganismos é a análise química directa do ambiente para averiguar os «produtos finais» do metabolismo. A determinação de carbono orgânico solúvel ou em partículas, as existências permanentes de aminoácidos, lípidos e hidratos de carbono proporcionam medições quantitativas e qualitativas das existências permanentes para o sistema inteiro. Os dados da existência permanente facultam uma medida instantânea da quantidade e da qualidade de compostos, e isto tem importância, como previamente se indicou, para conhecer que nutrientes se encontram disponíveis para os organismos vivos em qualquer momento.

Tais dados podem, porém, ser enganosos, uma vez que não reflectem o ritmo de renovação dos compostos, isto é, a velocidade a que um composto está a ser produzido e utilizado. Por exemplo, Hobbie *et al.* (1968) verificaram que as existências permanentes de treonina e de metionina no estuário de St. John, em Chesapeake Bay, Virgínia, eram semelhantes — 1,50 e 1,31  $\mu\text{g}$  por litro, respectivamente — embora a metionina fosse regenerada e utilizada 8 vezes mais rapidamente do que a treonina. Assim, durante um dado período de tempo a metionina representa 8 vezes a importância quantitativa da treonina, embora em cada instante as respectivas quantidades sejam as mesmas. Este ponto será examinado mais completamente na secção seguinte.

Na maior parte dos ecossistemas, apenas se pode avaliar que actividades se encontram relacionadas entre si. Sabe-se agora que os ciclos dos vários elementos (ver páginas 136 a 143) se encontram associados para actividades metabólicas específicas; em alguns sistemas — por exemplo, lagoas anaeróbias pouco profundas — têm sido explicadas com êxito as interacções de heterótrofos e autótrofos no ciclo do enxofre. A utilização de traçadores radioactivos (ver página 144) têm tido sucesso nos anos recentes para elucidar vias ecológicas complexas. Por exemplo, Pomeroy *et al.* (1966) traçaram a utilização e a distribuição do fósforo num ecossistema de sapal seguindo o movimento do  $^{32}\text{P}$  introduzido. Utilizando esta técnica demonstraram, não apenas que organismos eram responsáveis pela absorção de fósforo, mas também quais eram as relações entre organismos no seio da cadeia alimentar.

Não será possível medir as interacções entre actividades ou vias na maior parte dos ecossistemas enquanto se não compreenda quantitativa e qualitativamente a natureza dos vários ciclos individuais. Felizmente, a modelação matemática destas interacções facilitará grandemente a via experimental.

## 5. A QUESTÃO DO RITMO DA FUNÇÃO

A medição da natureza quantitativa e do fluxo das actividades *in situ* é porventura o problema mais importante na ecologia microbiana. O facto da «intensidade» ser nos organismos pequenos mais importante do que a «existência permanente» foi fortemente destacado no Capítulo 3 (página 130). O que pode e deverá ser medido? As tentativas iniciais para avaliar os ritmos naturais da transformação microbiana ocupavam-se com (1) a respiração ou (2) a degradação de certas fontes ou substratos de energia orgânica para o crescimento microbiano. A actividade heterotrófica total de uma população mista pode ser medida determinando a produção de  $\text{CO}_2$  ou o consumo de  $\text{O}_2$  — utilizando eléctrodos de oxigénio (Kanwisher, 1959), recipientes de Warburg de tamanho maior que o normal ou medindo o B.O.D. (biochemical oxygen demand = consumo bioquímico de oxigénio; ver página 22). A medição da degradação da fonte orgânica de energia tem-se efectuado adicionando uma quantidade conhecida de substrato a uma amostra e calculando a perda de substrato com o correr do tempo. Tem sido utilizada uma variedade de técnicas semelhantes. Nas secções seguintes serão analisadas algumas das técnicas recentes para a medição de actividades *in situ* de populações microbianas mistas globais.

### Medição «in situ» dos Níveis dos Componentes Orgânicos e seus Tempos de Renovação

Em alguns ambientes, como por exemplo em muitos lagos e rios ou no mar aberto, as actividades metabólicas totais são muito baixas. Tem-se conseguido o necessário aumento de sensibilidade para a medição de muitas destas reacções, aplicando técnicas de isótopos radioactivos (ver página 729). Seguindo o desenvolvimento da técnica do  $^{14}\text{C}$  para medição da produtividade fotossintética por plantas verdes (ver página 92), Kusnetsov (1958) e Sorokin (1964) procuraram determinar as velocidades da fotossíntese e da quimiossíntese bacterianas. Embora Kusnetsov (1967) tenha mostrado que a absorção heterotrófica do bicarbonato pode ser considerável, particularmente na obscuridade, provocando assim um decréscimo no montante de  $\text{CO}_2$  libertado, o método promete ajudar a determinar a contribuição bacteriana *in situ* para as velocidades da circulação de  $\text{CO}_2$ .

Em 1962, Parsons e Strickland sugeriram a adição de substratos orgânicos marcados com  $^{14}\text{C}$  (inicialmente glucose e acetato) a amostras de água, medindo a absorção do  $^{14}\text{C}$  depois de um curto período de incubação. De uma forma surpreendente, a relação entre a velocidade de absorção e a concentração no substrato



conduziu a uma curva de saturação que sugere o envolvimento de uma cinética estritamente de primeira ordem, como ocorre nas actividades de permease de suspensões de culturas puras de células inteiras (Kepes e Cohen, 1962). Por outras palavras, *as populações naturais mistas da amostra de água comportaram-se como uma cultura pura*, já que a curva de absorção foi uma linha recta, indicando uma reacção de uma só enzima. A principal crítica ao trabalho realizado foi o de terem adicionado substratos radioactivos a níveis várias vezes superiores aos encontrados no ambiente.

O estudo precursor de Parsons e Strickland encorajou Wright e Hobbie (1966) a aperfeiçoar esta técnica. Utilizando a modificação de Lineweaver-Burke da equação de Michaelis-Menten<sup>(\*)</sup> procuraram avaliar o montante de glucose e de acetato originalmente presente nas águas do Lago Erken, Suécia, adicionando uma gama de concentrações de substrato radioactivo. Encontraram dois mecanismos separados de absorção, um para algas outro para bactérias. Foram detectados sistemas específicos de transporte activo a níveis de substrato baixos para bactérias, ao passo que foi observado para as algas um gradiente de difusão a níveis de substrato mais elevados. Este método de marcação foi aperfeiçoado de tal forma que pode ser calculado o tempo de renovação ou o tempo de substituição de um dado substrato. Hobbie *et al.* (1968) relataram tempos de renovação de horas a dias para diversos aminoácidos no estuário de St. John, Chesapeake Bay. As tentativas iniciais para aplicar este método ao mar aberto não tiveram êxito (Vaccaro e Jannasch, 1966), possivelmente em virtude de uma actividade natural muito baixa. É útil observar que todas as bactérias em crescimento podem considerar-se como aquáticas, quer estejam no mar, na água que rodeia uma partícula de solo ou no interior de um outro organismo vivo.

## Relações entre Célula e Energia

Podem também avaliar-se as produções teóricas de energia e de células de um dado sistema. Tais valores permitem calcular um limite máximo para a troca de energia no interior de um ecossistema. Embora este conceito ainda se encontre actualmente em fases de formação, é muito grande o seu potencial para efeitos de aplicação ecológica, sendo esta a razão do seu exame, com um certo detalhe, nesta secção.

† Há alguns anos, Monod (1942) observou ser o crescimento das bactérias directamente proporcional à quantidade do substrato produtor da energia propor-

(\*) Esta equação define a relação entre o ritmo de absorção e a concentração do substrato. Para efeitos de uma explicação, ver Fruton e Simmons (1959) ou qualquer texto geral de bioquímica.

† Esta secção sobre  $Y_{kcal}$  e  $Y_{div}$  - foi preparada pelo Dr. W. J. Payne, do Departamento de Microbiologia da Universidade da Geórgia.

cionada no meio de cultura. Desde então têm-se desenvolvido esforços consideráveis para obter constantes de crescimento para utilização nos tratamentos matemáticos do crescimento. Sabe-se agora que *a produção em peso seco de células (biomassa) de bactérias anaeróbias se encontra razoavelmente relacionada com a quantidade de energia disponível para fermentação* como moles de ATP (trifosfato de adenosina). A produção média ( $Y_{ATP}$ ) é de 10,5 g de células por mole de ATP produzida por mole de substrato catabolizado. Apenas em casos em que a via fermentativa completa do catabolismo produtor de energia não se conhece, se encontram resultados aparentemente discordantes relativamente ao  $Y_{ATP}$  previsto.

O  $Y_{ATP}$  não pode, porém, ser utilizado para vias aeróbias pois que o número de moles do ATP produzido pelo catabolismo aeróbio não pode ser especificado e varia consideravelmente entre as bactérias e outros microrganismos. O relacionar as produções de crescimento com (1) moles do substrato utilizado ( $Y_{substrato}$ ), (2) equivalentes de carbono de substrato utilizado ( $Y_{carbono}$ ) ou (3) moles de oxigénio consumido durante o crescimento ( $Y_{O_2}$ ) não tem proporcionado valores constantes.

Examinando o crescimento de pseudomonas do solo num grande grupo de compostos orgânicos distintos, Mayberry, Prochazka e Payne (1967) verificaram ser mais útil considerar substratos, de acordo com o número de electrões disponíveis ( $av e^-$ ) que os constituem, do que com o número de carbonos. Por exemplo, a glucose compreende 24  $av e^-$ , o ácido acético 8, o glicerol 14 e o ácido benzóico 30. (O número de  $av e^-$  para qualquer composto orgânico pode ser determinado calculando o  $O_2$  requerido para a combustão completa de um mole e multiplicando depois os moles de oxigénio requeridos por quatro — o número de electrões requeridos para reduzir um mole de oxigénio). Quando esses investigadores dividiram os valores de  $Y_{substrato}$  obtidos nos seus próprios estudos e nos de muitos outros investigadores pelo  $av e^-$  por mole de substrato específico utilizado, obtiveram valores entre 2,00 e 3,92 com uma média de  $Y_{av e^-}$  de 3,14 g de peso seco de células por  $av e^-$ . Neste intervalo, 78 por cento dos valores situavam-se entre 2,75 e 3,50.

*Mesmo para o crescimento de microrganismos em culturas mistas, o  $Y_{av e^-}$  é muito próximo de 3,14.* Dados de 33 experiências publicados por quatro investigadores diferentes, que introduziram substâncias bioquímicas puras em culturas de lamas de águas residuais e mediram o  $Y_{substrato}$ , facultaram uma média de  $Y_{av e^-}$  de 2,95.

Estas condições sugerem fortemente que para os microrganismos heterotróficos, que crescem aerobiamente numa diversidade de substratos, consumindo-os totalmente, e não produzem outros produtos finais para além de células e de  $CO_2$ , a produção em meios mínimos será de aproximadamente 3,14 g de peso seco por  $av e^-$ , independentemente da espécie e do substrato orgânico utilizado.

Mayberry, Prochazka e Payne (1967) previram, além disso, que a produção de células a partir de qualquer tipo de crescimento bacteriano estaria constantemente relacionado com a quantidade de energia obtida do meio de cultura, tanto pela assi-

milação como pela desassimilação. Examinaram os calores de combustão de um grande número de compostos orgânicos — como fora determinado por Kharash (1929) — e aceitaram um número médio de 26,5 kcal por  $\text{av e}^-$  como sendo representativa dos substratos orgânicos que as bactérias podem utilizar para o crescimento. Foi formulada a relação simples

$$Y_{\text{kcal}} = \frac{Y_{\text{av e}^-}}{E_c} = \frac{3,14 \text{ g/av e}^-}{26,5 \text{ kcal/av e}^-} = 0,118 \text{ g/kcal}$$

Para fins experimentais  $E_c$ , ou a energia total obtida das culturas, considerou-se representada por

$$E_a + E_d = E_c$$

onde  $E_a$  é energia assimilada na estrutura das células e  $E_d$  a energia desassimilada por metabolismo oxidativo ou fermentativo.  $E_a$  é sempre calculável, a partir de dados experimentais, como  $Y_{\text{substrato}}$  multiplicado pelo calor de combustão das células bacterianas. Estes investigadores verificaram por bomba calorimétrica que o calor médio de combustão das células bacterianas é de 5,3 kcal por g. Portanto,

$$E_a = Y_{\text{substrato}} \times 5,3 \text{ kcal/g}$$

Para o crescimento fermentativo  $E_d$  é igualmente calculável, requerendo-se apenas dados de equilíbrios experimentais de fermentação. Na fermentação do ácido láctico, por exemplo, 1 mole de glucose com um calor de combustão de 673 kcal por mole é fermentado para 2 moles de lactato, com um calor combinado de combustão de duas vezes 326 ou seja 652 kcal por mole. A energia desassimilada é assim 673-652, ou 21 kcal por mole. No trabalho de Bauchop e Elsdén (1956) sobre a fermentação da glucose por *Streptococcus fecalis*, onde  $Y_{\text{glucose}}$  é de 22 g por mole,

$$Y_{\text{kcal}} = \frac{22 \text{ g/mole}}{117 \text{ kcal/mole} + 21 \text{ kcal/mole}} = 0,159 \text{ g/kcal}$$

A análise dos resultados de seis estudos utilizando nove espécies anaeróbias e facultativas diferentes, crescendo anaerobiamente em sete substratos distintos, proporcionou uma média para  $Y_{\text{kcal}}$  de 0,130 g por kcal.

A determinação de  $Y_{\text{kcal}}$  para o crescimento aeróbio requer um método diferente para calcular  $E_d$ . Os valores para  $Y_{\text{substrato}}$  e  $E_a$  obtêm-se da mesma maneira que para o crescimento anaeróbio; porém, para o crescimento aeróbio toma-se  $E_d$  como o produto dos moles de oxigénio consumido por mole de substrato utilizado durante o crescimento ( $\text{O}_2$  por mole) multiplicado por quatro vezes a energia média por  $\text{av e}^-$  para as moléculas orgânicas (4  $\text{av e}^-/\text{mole} \times 26,5 \text{ kcal/av e}^-$  ou 106 kcal/

/mole). Das experiências de Mayberry, Prochazka e Payne com uma bactéria do solo do género *Pseudomonas* crescendo em ácido benzóico, onde  $O_2$  por mole = 3,46, resulta

$$Y_{\text{kcal}} = \frac{86,8 \text{ g/mole}}{460 \text{ kcal/mole} + 366 \text{ kcal/mole}} = 0,105 \text{ g/kcal}$$

O exame dos resultados de cinco estudos com sete espécies distintas de microrganismos, crescendo aerobiamente em 26 substratos diferentes, proporcionou uma média para  $Y_{\text{kcal}}$  de 0,116 g por kcal. Em conjunto, obteve-se para  $Y_{\text{kcal}}$  um valor médio de 0,121 para o crescimento aeróbio e anaeróbio, valor que se ajusta bem à previsão de 0,118 g por kcal.

Obteve-se outro valor vizinho do previsto a partir dos resultados das experiências anteriormente mencionadas com culturas de lamas de esgotos a que foram adicionados produtos bioquímicos puros. Para estes estudos a média de  $Y_{\text{kcal}}$  foi calculada em 0,110 g por kcal.

*É assim manifesto que uma média de 0,118 gramas de células é, muito provavelmente, produzida aeróbia e anaerobiamente a partir de qualquer tipo de cultura microbiana por cada quilocaloria de energia removida do meio de cultura pelas células em crescimento (ver Payne, 1970, para efeitos de uma revisão sobre este assunto).*

### **Medição dos Ritmos das Actividades (\*)**

Há duas grandes categorias de ambientes no que se refere a níveis nutritivos: (1) aqueles em que os níveis do substrato são altos (g por litro ou g por kg) e (2) aqueles em que são baixos (mg por litro ou mg por kg). Com respeito ao fluxo ou abastecimento de nutrientes há também duas dimensões: (1) contínua e (2) descontínua. Ocorrem, naturalmente, todos os graus intermédios. Em geral, os ecossistemas com nível de substrato elevado, descontínuos, são os mais fáceis de simular e de analisar em laboratório — por exemplo, a decomposição e a sucessão de acontecimentos a que é sujeita a folhada enterrada. Têm sido realizados estudos sobre a sucessão em diversas preparações de alimento, como por exemplo as fermentações de chucrute e conservas ácidas de vegetais. Prestam-se mais a estudo, uma vez que os sistemas de alta actividade metabólica e de nível de substrato elevado são tecnicamente menos difíceis de medir. Tais ambientes representam modelos excelentes para o estudo da sucessão.

De todos os ambientes que têm sido estudados, a transformação microbiana da celulose no rúmen dos vertebrados é um dos que melhor se conhecem (Hungate,

(\*) Algumas partes desta secção baseiam-se em Jannasch (1969).

1963). Este sistema representa um ambiente contínuo, rico em nutrientes. As actividades podem ser descritas em termos de velocidades, com uma confiança relativamente grande de que a actividade é constante. Hungate e seus colaboradores deram notícia dos organismos envolvidos na transformação da celulose, dos produtos formados e do equilíbrio de energia para o sistema completo. A natureza anaeróbia deste sistema não é eficiente para o crescimento bacteriano (isto é, apenas 10 por cento da energia é assimilada pelas bactérias), embora a própria natureza desta ineficácia constitua a razão pela qual os ruminantes podem subsistir face a um substrato como a celulose. A parte principal da energia residual da acção microbiana consta de ácidos gordos convertidos a partir da celulose, embora não sejam posteriormente degradados. Esses produtos finais estão directamente disponíveis para assimilação pelos ruminantes. Assim, a «eficiência» poderá ser um termo enganador. Neste exemplo o metabolismo anaeróbio é ineficiente para as bactérias, embora altamente eficiente para o ruminante.

Outro sistema contínuo rico em nutrientes extensamente estudado é o de lamas activadas. Javornichy e Prokesova (1963) utilizaram este sistema para demonstrar o papel vital que os protozoários desempenham, nutrindo-se de bactérias, na manutenção do metabolismo bacteriano a um nível constante. Tais sistemas são excelentes para o estudo dos ritmos metabólicos.

Não deveria esperar-se que os ambientes descontínuos, pobres em nutrientes, estivessem, pela sua própria natureza, representados nos habitats principais. Contudo, muitos cursos de água e lagos podem ser classificados nesta categoria de sistemas. Durante muitas alturas do ano, os níveis orgânicos são bastante baixos, embora depois das tempestades entrem nas águas quantidades significativas de materiais provenientes das terras vizinhas. A natureza quantitativa e qualitativa da água é alterada, embora mesmo com este acréscimo o sistema seja da categoria pobre em nutrientes, segundo as definições aqui utilizadas. Em muitos destes ecossistemas as bactérias imobilizadas formam revestimentos nas rochas e nas estruturas de superfície; assim, o sistema tem uma componente contínua, a massa da água da corrente ou lago, e uma componente descontínua, os bênticos. Nos estudos sobre a microbiologia de tais sistemas deveriam considerar-se juntamente ambas as componentes.

O tipo de ambiente mais difícil de analisar é o sistema de fluxo contínuo, pobre em nutrientes, como alguns rios e fontes e o mar alto. Sem embargo, as respectivas velocidades cinéticas têm importância capital por motivo das áreas grandes da terra que cobrem. O conhecimento em bacteriologia geral do metabolismo microbiano baseia-se em estudos feitos na presença de concentrações relativamente grandes de substratos (como se observou na Secção 2). Trabalho recente sobre a regulação metabólica (Maaløe e Kjeldgaard, 1966) demonstra que *não podem efectuar-se extrapolações directas de dados obtidos em concentrações de substrato «óptimas» para condições de crescimento a níveis de substrato extremamente baixos*. As capacida-

des biossintéticas das células bacterianas, tal como as suas exigências mínimas, são fortemente afectadas por alterações no ritmo de crescimento ou pela concentração do nutriente limitante do crescimento. Por outro lado, a natureza do substrato limitante — a sua função como fonte de energia ou como nutriente essencial — condiciona a proporção entre os metabolismos respiratório e biossintético (Herbert *et al.*, 1956). *Estas circunstâncias reclamam medições de actividade feitas directamente no habitat natural e provas experimentais de crescimento em concentrações de substrato próximas das que se encontram no ambiente natural.*

Brock (1967) deu um exemplo do primeiro método, determinando a incorporação de timidina marcada no DNA de células individuais de *Leucothrix* sp. por auto-radiografia. A vantagem deste método radica na sua especificidade quando comparado, por exemplo, com a absorção relativamente não específica na obscuridade de bicarbonato marcado. As desvantagens desta técnica consistem na aplicação limitada a espécies que possam ser cultivadas em cultura pura e reconhecidas morfológicamente *in situ*, bem como nos erros em que se incorre pela necessidade de incubação num tubo de ensaio descrita mais adiante.

O segundo método, a medição do crescimento ou de actividades metabólicas a concentrações extremamente baixas do nutriente limitante, confronta-se com outras dificuldades técnicas. No seu trabalho fundamental sobre o crescimento bacteriano, Monod (1942) verificou que a relação entre o ritmo de crescimento e a concentração do substrato limitante podia ser descrita por uma curva «ajustada aos dados», que correspondia à relação de Michaelis-Menten, entre a velocidade da reacção enzimática e a concentração do substrato. É, porém, impossível obter dados de crescimento para a secção mais baixa da curva próximo da origem — aquela parte da função que é mais interessante para o ecologista. Parte das células inoculadas auto-lizam-se na presença de níveis de nutrientes extremamente baixos, libertando assim substratos adicionais e dando origem ao chamado «crescimento críptico» que esconde a verdadeira intensidade do crescimento na sua relação com o substrato (Postgate e Hunder, 1963).

Monod, em 1950, e independentemente Novick e Szilard, desenvolveram o quimiostato, um instrumento basicamente simples utilizado para cultivar bactérias em presença de condições ambientais constantes, incluindo a concentração do substrato limitante. Em vez de se servirem de um sistema fechado ou parcelar («batch»), como, por exemplo, um frasco de cultura com tampa em que a concentração do substrato se altera com o crescimento e o tempo, foi utilizado um sistema aberto simplesmente por adição contínua de meio fresco e retirando uma quantidade igual da cultura, contendo os produtos do crescimento, incluindo células (ver um diagrama de um quimiostato simples na Figura 2-6 D).

As técnicas de cultura contínua já existiam anteriormente a 1950, especialmente para a manutenção de culturas microbianas ou, em microbiologia aplicada,

para a produção contínua de células ou de produtos metabólicos. Contudo, só depois de ter sido descoberto que uma cultura contínua, homogeneamente misturada, de um microrganismo crescendo exponencialmente, representa um sistema de auto-regulação (quimiostato), é que esta técnica se tornou um instrumento de incalculável valor nos estudos quantitativos. Passando por um «estado de transição», em que o ritmo de crescimento se ajusta à concentração escolhida do substrato limitante, o sistema atingirá um «estado de equilíbrio» traduzido por uma densidade de população contante. Enquanto as condições externas, incluindo a composição e o fluxo de meio, se mantiverem sem alteração, o ritmo de crescimento permanecerá constante e igual ao ritmo de diluição do sistema. Durante este estado constante, os parâmetros importantes para a determinação do crescimento e da actividade metabólica podem ser expressos por relações matemáticas simples (Herbert *et al.*, 1956).

A passagem do estudo das actividades microbianas em sistemas de cultura fechados à aplicação em sistemas de fluxo contínuo abertos marcou um novo e significativo avanço para o estudo da ecologia microbiana dos ambientes contínuos. Um ano antes de se descobrir o quimiostato, van Niel (1949) produziu o seguinte enunciado:

O crescimento é a expressão *por excelência* da natureza dinâmica dos organismos vivos. Entre os métodos gerais disponíveis para a investigação científica de fenómenos dinâmicos, os mais úteis foram aqueles que se ocupam de aspectos cinéticos. ...As investigações cinéticas em culturas de microrganismos estão particularmente indicadas para o estabelecimento de relações entre o crescimento e os factores ambientais, especialmente a natureza e a quantidade de nutrientes.

O desenvolvimento do quimiostato tornou possível aplicar este raciocínio na análise da cinética do ecossistema microbiano.

O princípio da competição pelo substrato limitante, num habitat natural, aplica-se igualmente ao quimiostato. Porém, uma vez que a remoção contínua de células do quimiostato por diluição se processa de uma forma indiscriminada e ao mesmo ritmo para todas as espécies presentes, o sistema é fortemente selectivo: as espécies que atingem a taxa de crescimento mais rápida, nas condições oferecidas, competirão com sucesso e, eventualmente, ultrapassarão todas as outras espécies. Assim, *o quimiostato não permite a reprodução das condições naturais. O seu verdadeiro valor reside no facto de que nele se pode estabelecer um estado de equilíbrio, que constitui a base para a maior parte dos estudos cinéticos.*

Na literatura ecológica a expressão «estado de equilíbrio» é utilizada para estudos cíclicos, dependentes do tempo, de populações mistas. Quando a sua definição original, obtida em estudos de cinética química, se perde, o termo também perde o seu valor como instrumento de estudo da dinâmica da população ecológica. Em populações naturais, as espécies individuais podem *não* estar em estado de

equilíbrio, mas antes em estados transitórios, isto é, a aumentar ou a decrescer ao longo das estações ou de outras alterações ambientais periódicas. Assim, *o estado de equilíbrio, definido microbiologicamente, de uma população é uma ferramenta experimental útil e é uma situação que se observa sob condições naturais apenas nos ambientes mais estáveis*, como, por exemplo, no mar profundo ou no solo sob uma floresta madura. O conceito de factor limitante relativamente a condições de estado de equilíbrio e de estado transitório foi analisado no Capítulo 5, Secção 1.

O habitat natural dos microrganismos tem de ser visualizado como composto de tantos sistemas individuais abertos quantas as espécies presentes, sendo cada população controlada pelo seu próprio factor limitante individual e estando todas elas, mais ou menos, inter-relacionadas pela disponibilidade de energia. As relações principais entre densidade de população, taxa de crescimento e concentração do nutriente limitante nos sistemas abertos são nitidamente diferentes das que ocorrem em sistemas fechados de cultura. Por exemplo, em sistemas abertos, a densidade da população está no máximo quando os ritmos de crescimento e as concentrações em nutrientes são mínimas. As concentrações de nutrientes aumentam com o decréscimo da densidade da população, e a máxima taxa de crescimento alcança-se, naturalmente, quando os nutrientes são abundantes e a densidade baixa (ver conceito de «produção óptima», página 359). Deste ponto de vista torna-se compreensível que o processo de mera amostragem simples, ou a mudança de um sistema aberto para um outro fechado, conduza a diferenças ambientais drásticas.

Os estudos de culturas contínuas têm mostrado (Jannasch, 1963 e 1967*b*) que muitos isolamentos de bactérias são incapazes de manter o crescimento, em certas águas naturais, abaixo do limiar de concentração do nutriente limitante. A quantidade destas concentrações «excedentes», disponíveis embora não utilizadas por microrganismos, depende dos factores ambientais — por exemplo, o pH ou o Eh do sistema.

Ao passo que as técnicas clássicas de enriquecimento estão limitadas a espécies microbianas com pronunciada especificidade de substrato (isto é, bactérias oxidantes do sulfureto, bactérias redutoras do nitrato, etc.), as propriedades selectivas do quimiostato têm sido utilizadas para produzir enriquecimentos e isolamentos daqueles tipos metabólicos menos conspícuos que poderiam, na realidade, ser responsáveis por uma parte importante da degradação da grande variedade de substratos orgânicos existentes na água (Jannasch, 1967*a*). Estes estudos reafirmam que os meios bacteriológicos ricos, como os habitualmente utilizados em placas de agar, seleccionam tipos de organismos «infestantes» que são incapazes de metabolizar substratos sob condições naturais e que assim seriam raros na natureza não poluída. As espécies crescendo activamente em concentrações naturais de substrato tendem a ser ultrapassadas por essa espécie infestante no meio comum de prova. Os microrganismos «clímaxes» de ambientes pobres em nutrientes poderiam, assim, passar des-



percebidos por motivo do nível de nutrientes relativamente alto que se encontra, como regra, no meio bacteriológico.

Esta ideia de comparar partes activas e inactivas da microflora de um habitat natural pode encontrar-se na definição de Winogradsky (1949) dos microrganismos «autóctones» e «zimogéneos», os primeiros exibindo processos de renovação mais ou menos constantes a concentrações de nutrientes baixas, e os últimos exibindo necessidades de concentrações elevadas de substrato e mostrando apenas crescimento vegetativo ou «floração» aquando de uma subida ocasional ou sazonal do nível de nutrientes. A consequência implícita nesta distinção é clara: caso se pretenda estudar as actividades microbianas em ambientes de fluxo constante, pobres em nutrientes, é preciso considerar os organismos apropriados, isto é, aqueles que se encontram activos sob condições naturais pobres em nutrientes. Estes poderão não ser porventura os «bichos de laboratório» que têm sido objecto de estudo mais intensivo.

Brock e Brock (1968) estudaram *in situ* os ritmos de crescimento de algas bênticas, numa tentativa de utilizar um pequeno rio como uma cultura contínua. Eliminando a fonte de energia, por cobertura de uma secção limitada do rio com chapa negra e medindo o ritmo de desaparecimento das células algais da área obscurecida, calcularam as velocidades iniciais de crescimento. Foram feitos estudos semelhantes, embora num sistema de laboratório, alimentando um quimiostato com água esterilizada por filtro ou água não esterilizada inoculada com o isolamento bacteriano que se pretendia estudar. A temperatura e outros factores do meio específico foram reproduzidos experimentalmente. A partir da diferença entre o ritmo de diluição do sistema e a velocidade de arrastamento dos organismos pode calcular-se, com elevado grau de precisão, o seu ritmo de crescimento na ausência ou na presença de microflora competitiva na água natural não suplementada (ver também Jannasch, 1969).

## 6. RESUMO

A *ecologia microbiana* como um domínio de estudo não deve ser separada da ecologia «geral»; embora algumas respostas a questões precisas requeiram técnicas analíticas especializadas, os fundamentos de ecologia deverão manter-se para as interações relativas aos microrganismos. Este capítulo põs em destaque as técnicas por que, como se enunciou na introdução, são conhecidas as grandes questões postas na ecologia microbiana; é a metodologia para formular respostas o que, na maior parte das vezes, falta. Foi salientada a necessidade de desenvolver métodos

*in situ* para o estudo da actividade microbiana nos ecossistemas, uma vez que as técnicas de culturas puras enriquecidas dos laboratórios convencionais de microbiologia não são apropriadas para o ensaio ecológico. O estudante deverá recordar-se que a ecologia microbiana não é um aspecto lateral da ecologia, mas antes um aspecto muito central, especialmente no que respeita à compreensão da ciclagem de elementos, à bioenergética de sistemas e ao controlo da poluição provocada pelo homem.

## Capítulo 20 — ECOLOGIA DO VOO ESPACIAL

*Por G. Dennis Cooke (\*)*

Universidade Estatal de Kent, Kent, Ohio

---

### **Introdução**

Uma das novas e mais apaixonantes áreas da ciência é a do desenvolvimento de ecossistemas com reciclagem total ou parcial de materiais para a sustentação da vida humana durante longos voos espaciais, ou durante a exploração prolongada de ambientes extraterrestres. Embora já tenham sido aperfeiçoados sistemas adequados de sustentação temporária de 1 a 3 astronautas durante voos breves de 1 a 30 dias, orbitais ou de exploração (como sejam as alunagens), é ainda pequeno o esforço feito ou progresso alcançado no âmbito do desenvolvimento de um ecossistema de reciclagem, estável, completamente fechado, capaz de sustentar populações humanas no espaço durante longos períodos de tempo. A construção deste tipo de sistema de sustentação da vida tem particular relevância para a ecologia e para a teoria do ecossistema, dado ser opinião generalizada que tais sistemas hão-de assegurar, pelo menos parcialmente, a biorreciclagem dos materiais. Uma outra área com interesse ecológico é a «exobiologia», isto é, a questão da existência de vida noutros planetas. A exobiologia admite a possibilidade de vir a ser eventualmente encontrado um ecossistema primordial, ou pelo menos um estado pré-biótico na evolução química, como se supõe ter existido na Terra em eras passadas (ver Capítulo 9, páginas 435-438).

Para os seus aspectos gerais, os problemas da sobrevivência humana no veículo espacial artificial são os mesmos que se colocam à sobrevivência continuada na nave espacial que é a Terra, nave que está a atingir rapidamente níveis críticos

---

(\*) Este capítulo foi preparado enquanto o autor auferia de uma bolsa de pós-doutoramento no Instituto de Ecologia, Universidade da Geórgia, com o apoio da NIH Training Grant ES 00074 e do contrato NsG 706/11-003 da NASA.

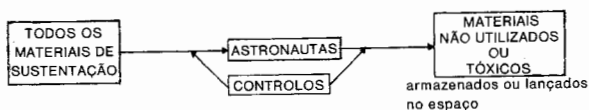
de sobrepopulação. Por exemplo, a detecção e o controlo da poluição do ar e da água, a garantia de uma adequada quantidade e qualidade de alimento, o tratamento dos resíduos e do lixo acumulados e os problemas sociais criados pela redução do espaço vital, são problemas comuns às cidades e à nave espacial. Em acrescento, o viajante do espaço confronta-se com dois problemas ambientais novos, a saber: a falta de peso (gravidade zero, ou grandemente reduzida) e um campo de radiação que inclui raios potencialmente letais, de que na Terra se está protegido pela atmosfera. O facto de ainda não se ser capaz de criar um ecossistema completamente fechado em que se possa confiar para uma existência prolongada no espaço (nem se prever quando se estará em condições de o fazer, dado que ainda se não dedicou a esta questão uma atenção profunda), constitui prova manifesta da ignorância e do desprezo do homem pelos equilíbrios vitais que mantêm a nossa própria biosfera operacional, e da falta de interesse pelo estudo de tais equilíbrios. Portanto, a construção de um sistema capaz de sustentar a vida, criando uma miniatura da biosfera e definindo o ecossistema mínimo para o homem, é um objectivo tão importante para a qualidade de vida do homem na Terra como o é para a exploração com êxito dos planetas.

## **1. TIPOS DE SISTEMAS DE SUSTENTAÇÃO DA VIDA**

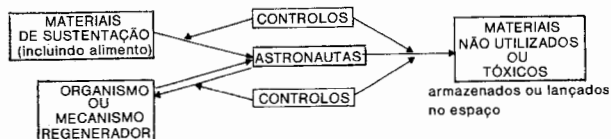
Na Figura 20-1, apresentam-se modelos de compartimento de três tipos correntes de sistemas capazes de sustentar a vida. Comparam-se três estádios no grau de regeneração no que respeita ao fluxo de energia, à ciclagem de materiais e ao tipo de regulação. No tipo de armazenamento, sem reciclagem ou regeneração, o fluxo de materiais é unidireccional, e a vida do sistema baseia-se na quantidade de materiais que pode ser armazenada. A regulação é totalmente assegurada por meios externos. Com uma reciclagem ou uma regeneração parcial, uma parte da matéria é reciclada entre o astronauta e os organismos de suporte, ou dispositivos mecânicos, embora o controlo permaneça quase inteiramente externo e mecânico, e a vida do sistema dependa inteiramente da fiabilidade e da longevidade do equipamento. Fechando o sistema de sustentação, excepto para a energia, há um ciclo de matérias e um fluxo de energia que podem ser controlados ou estabilizados tanto por meio de dispositivos externos como de mecanismos biológicos internos, ou de ambos. Neste caso, a longevidade é limitada tanto pela fiabilidade do equipamento como pela continuidade das interacções homeostáticas entre os componentes bióticos.

Em todas as missões espaciais realizadas (até 1970) tem-se recorrido ao sistema de armazenamento sem reciclagem, apenas com re-utilização de uma pequena quantidade de materiais. Neste caso, todos os materiais necessários à vida,

## 1. SISTEMA DE ARMAZENAMENTO OU SEM RECICLAGEM DE MATERIAIS



## 2. RECICLAGEM DE MATERIAIS PARCIAL (água e/ou gases respiratórios)



## 3. RECICLAGEM COMPLETA DE MATERIAIS (sistema fechado)

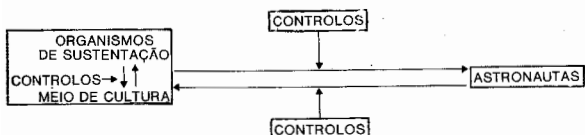
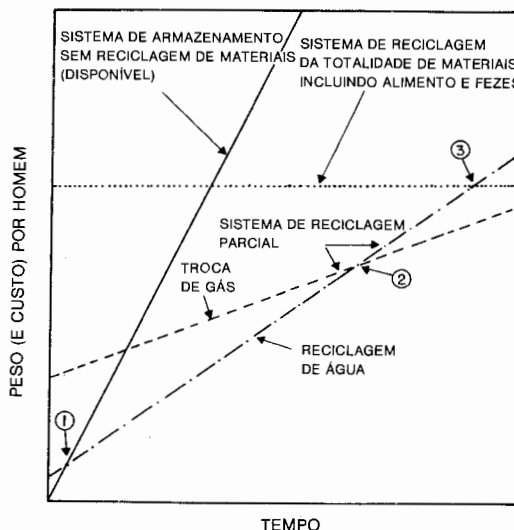


Figura 20-1. Modelos de compartimento simplificados para três etapas de desenvolvimento de sistemas de reciclagem de materiais.

incluindo a água, alimentos e oxigênio, são acondicionados a bordo do veículo, juntamente com o equipamento para depurar e armazenar (ou descarregar no espaço) os resíduos metabólicos. Porém, à medida que aumenta o número de astronautas por veículo e a duração do voo espacial, o peso do sistema de armazenamento aumenta rapidamente até ao ponto em que as exigências da propulsão se tornam críticas. A relação entre o peso e a duração, ou a extensão, da missão encontra-se ilustrada na Figura 20-2. As ordenadas representam o custo fixo, expresso em peso do equipamento de sustentação, incluindo a fonte de energia, mas não o combustível consumível. O sistema de armazenamento sem reciclagem tem as menores dimensões

Figura 20-2. Relação entre peso, duração da missão e grau de reciclagem de materiais no veículo espacial. À medida que o tempo de permanência no espaço aumenta, a reciclagem torna-se cada vez mais importante. Os números 1, 2, e 3, em círculos, indicam pontos em que é compensador reciclar a água, os gases respiratórios e o alimento, respectivamente. (Reproduzido de Meyers, 1963.)



e os menores custos para curtos períodos de tempo, e requer controlos relativamente simples, embora o custo, expresso em peso por dia de missão no espaço, aumente muito rapidamente.

Em teoria, o custo, expresso em peso, para um sistema de armazenamento pode ser parcial ou completamente evitado reciclando tudo ou parte do que corresponde às necessidades fisiológicas do astronauta (Figuras 20-1, 20-2). Com uma fonte de energia, quer seja a luz solar ou eléctrica, ou ambas, e com os resíduos brutos ( $\text{CO}_2$ , urina, águas residuais), é possível regenerar quimicamente o oxigénio e a água. Além disso, associando a matéria excretada pelo astronauta e uma fonte de energia com certos organismos (algas, bactérias e outros), podem ser reciclados os gases envolvidos na respiração e a água potável, podendo-se cultivar e colher alimentos. À medida que se caminha no sentido de assegurar uma mais completa reciclagem aumenta o custo do peso fixo (Figura 20-2), embora a taxa de aumento por dia de viagem decresça, em comparação com o equipamento não regenerador. Um sistema de sustentação de reciclagem total terá de ser grande e dispendioso, embora o seu custo seja o mesmo independentemente da duração da missão, sendo, assim, altamente desejável.

Na Figura 20-2, os números dos círculos 1, 2 e 3 indicam as durações das viagens espaciais para além das quais se justifica reciclar a água, o oxigénio e o alimento, respectivamente. Por enquanto (1969) não é possível ser-se muito explícito no que se refere à escala do tempo das abcissas. Presume-se que alcançar o ponto 1 seja questão de algumas semanas, o ponto 2 questão de alguns meses e o ponto 3 de um ano. Como salientou Hock (1960), a vida de um sistema de armazenamento ou de reciclagem parcial poderia ser prolongada caso se pudesse induzir a hibernação no homem!

Têm sido propostos para o voo espacial vários tipos de sistemas de reciclagem parcial ou completamente fechados. São eles: (1) a quimiorreciclagem mecânica, (2) a reciclagem fotossintética algal, (3) a reciclagem quimiossintética bacteriana e (4) um microssistema multitrófico, com múltiplas espécies, à semelhança dos sistemas de autocontrolo ou «clímax» da natureza. O critério mais importante para seleccionar um deles para base de um sistema de manutenção de vida são as exigências de energia e peso, a estabilidade e a longevidade. Do ponto de vista do engenheiro que tem de colocar em órbita uma carga, o sistema total mais pequeno (energia, peso, área e volume) susceptível de suportar a vida durante longos períodos de tempo, e que ofereça fiabilidade dentro das possibilidades do equipamento, será o óptimo. Do ponto de vista do astronauta, uma vez que a cápsula deixa a atmosfera da Terra, a estabilidade e a longevidade do equipamento são mais importantes do que a eficiência da reciclagem. Em termos da teoria do desenvolvimento do ecossistema, como se analisou no Capítulo 9 (página 406), o objectivo do engenheiro é alcançar uma eficiência  $P/B$  tão alta quanto possível (onde  $P$  = taxa de reciclagem dos gases

ou de produção de alimentos e  $B$  = peso dos equipamentos de reciclagem), à semelhança do que na natureza acontece nos sistemas nos inícios da sucessão. Infelizmente, uma tal eficiência deverá ser alcançada a expensas da estabilidade interna e da dimensão do espaço vital para os astronautas, que, portanto, poderão eventualmente preferir a mais baixa eficiência  $P/B$  (ou a razão  $B/P$  mais alta) característica dos sistemas maduros, ou clímax, da natureza!

A investigação actual em matéria de desenvolvimento de sistemas que sustentem a vida tem-se orientado em duas direcções: mecânica e biológica. O complexo sistema mecânico de reciclagem química, capaz de recuperar gás e água, embora não alimentos, e delineado para eliminar os resíduos, está quase operacional. Esse sistema, relativamente seguro, é capaz de sustentar a vida por períodos de tempo bastante longos. Para missões muito longas, impõem-se custos altos devido ao peso da quimiorreciclagem mecânica, uma vez que o material é volumoso e pesado, as necessidades enérgicas altas e os alimentos e certos gases precisam ser armazenados e reabastecidos. Também surgem problemas relacionados com a temperatura elevada necessária para remover o  $\text{CO}_2$  e com a acumulação gradual de toxinas (como por exemplo o monóxido de carbono), que nas missões de curta duração não constituem preocupação. Para os voos espaciais envolvendo longos períodos de tempo, em que o reabastecimento e, portanto, o armazenamento e a reciclagem química não são possíveis, terá de ser utilizada a outra alternativa, um ecossistema que assegure uma reciclagem total ou parcial.

A investigação no âmbito de sistemas de essência biológica é, presentemente, orientada para a possibilidade de utilizar bactérias quimiossintéticas ou pequenos organismos fotossintéticos, como a *Chlorella* ou a lentilha de água, como «produtores» para o ecossistema, uma vez que, como se referiu anteriormente, limitações de engenharia obrigam a prescindir de organismos maiores. Por outras palavras, o problema do peso versus eficiência volta a surgir na escolha de um «permutador de gás» biológico. Como se viu no Capítulo 3, o «princípio metabolismo – dimensão» é tal que quanto mais pequeno é o organismo maior é a sua eficiência de reciclagem; porém, tal eficiência alcança-se à custa da longevidade dos organismos (o que representa uma outra maneira de exprimir o contraste entre  $P/B$  e  $B/P$  atrás referido). Quanto mais curta é a vida de um indivíduo, mais difícil é prevenir ou atenuar oscilações no tamanho e nos genótipos da população. Um quilograma de bactérias quimiossintéticas pode remover mais  $\text{CO}_2$  da atmosfera de uma cabine do que um quilograma de algas *Chlorella*, se bem que as bactérias sejam mais difíceis de controlar. Do mesmo modo, as algas *Chlorella* são mais eficientes como permutadores de gás, em termos de peso, do que as lentilhas de água ou outras plantas superiores, embora neste caso a *Chlorella* seja mais difícil de controlar.

Até à data (1969), não se dispõe de um sistema de reciclagem fechado, que sustente a vida numa base biológica, assente quer em bactérias quer em algas, em

vias de alcançar uma fase operacional, principalmente por causa do grande volume e da falta de fiabilidade do equipamento de controlo mecânico externo (ver Figura 20-1) concebido até hoje, e por motivo da tendência que um ecossistema de baixa diversidade tem para se reorganizar (sucessão). Uma alternativa ecologicamente justificável para o sistema produtor microbiano de uma só espécie, embora ainda não considerada seriamente, é a de um ecossistema mais pesado de tipo maduro, de múltiplas espécies, que possua mecanismos internos de autocontrolo susceptíveis de substituir, pelo menos em parte, esses controlos externos.

As secções seguintes deste capítulo constituem uma apreciação mais detalhada dos sistemas de sustentação da vida do ponto de vista do ecologista. Aduzem-se argumentos para apoiar a utilização de sistemas mecânicos de reciclagem químicas para missões curtas e para rejeitar o uso, em missões longas, de ecossistemas com base numa só espécie de microrganismo produtor. Sugere-se que apenas o ecossistema maduro de múltiplas espécies tem a estabilidade necessária para uma exploração realmente prolongada do espaço. A investigação sobre tais sistemas tem, para além disso, um valor de retroacção do mais elevado grau para a compreensão dos limites que o homem tem de colocar, aqui na Terra, à sua própria vida.

### **A Quimiorregeneração Mecânica**

O único tipo de equipamento de manutenção da vida operacional no futuro próximo será baseado na quimiorreciclagem mecânica de gases e água e no armazenamento dos alimentos e materiais complementares. Este tipo de sistemas parcialmente fechados representa uma economia de peso considerável relativamente ao tipo de sistema sem reciclagem, e é concebível que possa sustentar missões tripuladas durante centenas de dias. Segundo Foster (1966), a água e o oxigénio representam 94 por cento do peso de todos os materiais necessários para manutenção da vida. Garantindo um reabastecimento periódico, como será possível no caso da exploração da Lua ou a partir de estações espaciais de reabastecimento, este sistema poderia utilizar-se por períodos muito longos de tempo para certos tipos de missões. A Figura 20-3 representa um «Sistema Integrado de Sustentação da Vida» (ILSS), um dos vários projectos possíveis para uma nave espacial construída para operar com um sistema mecânico de reciclagem química. Este protótipo do sistema químico-físico foi projectado e testado pela General Dynamics para o Centro de Investigação de Langley (Armstrong, 1966; NASA CR-614). Uma vez aperfeiçoado será capaz de manter quatro seres humanos durante um ano em regime de alimentos secos armazenados e de oxigénio e água reciclados, embora com reabastecimento de alimentos e de certos gases de 90 em 90 dias. Apresenta-se na Figura 20-4 um diagrama esquemático do processo de reciclagem químico-mecânica.

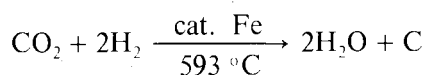


A recuperação da água constitui o procedimento de reciclagem mais importante em termos de economia de peso. A água é utilizada na cápsula espacial para beber, para reconstituir alimentos, para lavagens, e na unidade de electrólise de reciclagem de oxigénio. Cerca de metade da água que o homem bebe diariamente reaparece sob a forma de urina, e o resto nas fezes e no vapor de água proveniente da transpiração e da exalação. O teor de água das fezes é muito baixo para justificar a sua recuperação. Devido ao seu odor e ao risco de contaminação bacteriana, a água das fezes será provavelmente descarregada no espaço.

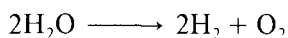
Para recuperação da água potável proveniente destas fontes recorre-se ao método da evaporação pelo ar quente residual. A urina é tratada com desinfectantes à medida que passa numa unidade de evaporação de ar contendo mechas fibrosas que ficam saturadas de urina. A corrente de ar quente evapora a água, e deixa na mecha as impurezas que estavam em suspensão ou dissolvidas. O ar quente humedecido passa para um condensador de refrigeração, sendo a água extraída e armazenada. As águas de lavagem e a humidade do ar da cabine são tratadas de forma semelhante.

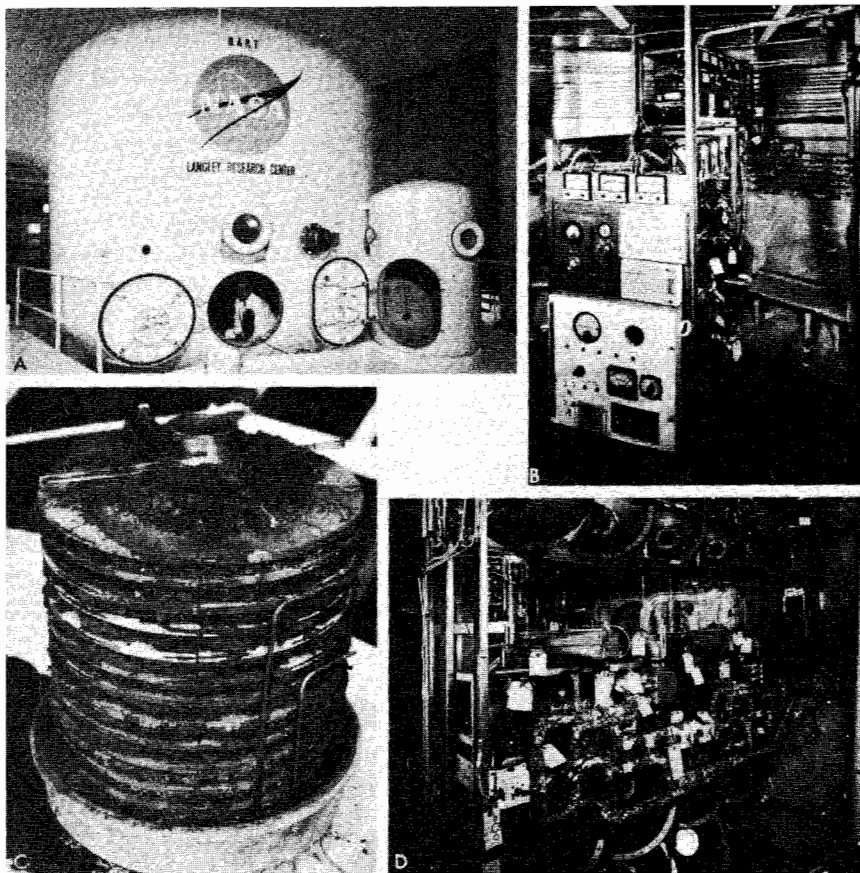
A água recuperada é testada quanto a bactérias, condutibilidade e contaminação química depois de ter passado para tanques de depósito, sendo reprocessada se os padrões de qualidade não foram satisfeitos. As dificuldades mais sérias que se colocam na recuperação da água são a recolha da água condensada na ausência de gravidade e a prevenção da sua contaminação química ou bacteriológica.

A maior parte do oxigénio consumido por um homem reaparece sob a forma de dióxido de carbono; o resto reaparece como água. O sistema utilizado para reciclar o oxigénio envolve a redução de dióxido de carbono a água e carbono, sendo a água, juntamente com alguma que é produzida metabolicamente, submetida a electrólise, que separa o H<sub>2</sub> do O, produzindo assim oxigénio gasoso (ver unidade de electrólise na Figura 20-4). Faz-se circular o ar da cabine sobre um gel de sílica regenerável (desumidificador, Figura 20-4) para absorção de água, sendo o ar desumidificado passado através de um crivo molecular que remove o CO<sub>2</sub> (concentrador de CO<sub>2</sub>, Figura 20-4). O leito adsorvente é aquecido para remover o CO<sub>2</sub> da unidade concentradora para o reactor de redução de CO<sub>2</sub>, sendo este reduzido por uma reacção de Bosch, de acordo com a equação seguinte:



A água, obtida sob a forma de vapor, é arrefecida e desviada para o depósito de água, e a electrólise de uma parte da água produz oxigénio para atmosfera da cabine e hidrogénio para a unidade de redução, como se segue:





*Figura 20-3.* Um «Sistema Integrado de Sustentação da Vida» simulado que recicla água e gases por meios mecânicos e químicos. *A.* Vista exterior da câmara de sustentação da vida. A pequena câmara lateral, à direita, é a câmara sob pressão por onde os astronautas entram e saem. *B.* Equipamento de reciclagem atmosférica. *C.* Fotografia das placas catalizadoras de redução do  $\text{CO}_2$  de Bosch, mostrando carbono acumulado que deve ser expelido da cápsula. *D.* Controlos de administração da água com tanques de armazenamento em cima e em baixo. As imagens *B* e *D* ilustram de forma impressionante quanto material de «engenharia» complicado é preciso para substituir as mais elementares funções da natureza! (Fotografias reproduzidas por cortesia do Langley Research Center, Langley, Virgínia.)

O metano, o monóxido de carbono e o carbono elementar são subprodutos que têm de ser expelidos da nave espacial. A perda de carbono é compensada com o reabastecimento de alimentos, porém, o azoto, o oxigénio e o hidrogénio têm de ser armazenados para compensar os défices provenientes de fugas do sistema e de perdas por lançamento de resíduos no espaço.

A fiabilidade do sistema mecânico, até onde tem sido testada no solo, parece muito boa para missões até 100 dias. Como com qualquer outro dispositivo mecânico, poderão esperar-se, com o prolongamento do tempo de funcionamento, falhas ou rendimentos reduzidos provocados por desgaste, que necessitarão de reparação

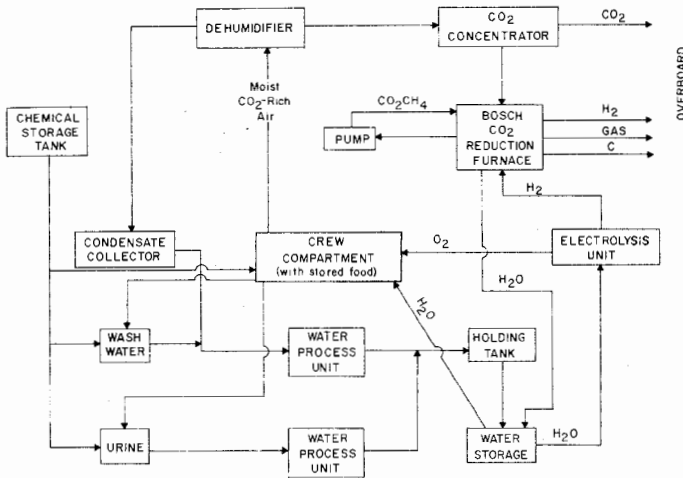


Figura 20-4. Diagrama simplificado da teoria de um sistema mecânico-químico de reciclagem de materiais. Veja-se na Figura 20-3 um modelo em funcionamento.

a bordo ou provocarão o insucesso da missão. Finalmente, é difícil construir um sistema que tem de manipular líquidos e gases, a temperaturas e pressões muito altas, sem fugas, que poderão ser fontes sérias de contaminação e de fogos. O procedimento de lançar para o espaço resíduos e, assim, de contribuir para a sua poluição ou, porventura, para a contaminação de sistemas de vida extraterrestres, a existirem, é uma questão a não ignorar. Embora em teoria o sistema de reciclagem pareça relativamente simples (como se ilustra na Figura 20-4), é impressionante o tamanho e a complexidade do equipamento (Figura 20-3) necessário para substituir a função mais elementar da natureza!

## Sistemas de Biorreciclagem

Como já se referiu, a investigação dos dois tipos de sistemas de reciclagem biológica de sustentação da vida está a receber apoio corrente da NASA. Baseiam-se ambos na ligação do astronauta a uma população de reciclagem uni-específica ou «produtora». Com o objectivo de atingir a elevada eficiência P/B exigida por motivos de engenharia, tem-se preferido estirpes de algas e bactérias com potenciais de crescimento elevados, ainda que (como também foi salientado) tais estirpes sejam em grande parte «produtores de laboratório», e transitórias nos sistemas do mundo real (isto é, na biosfera). Como se ilustra na Figura 20-1, os organismos produtores poderiam utilizar-se apenas como permutadores de gás na nave com reciclagem parcial, ou poderiam também proporcionar alimento num sistema fechado com reciclagem completa, como se ilustra no diagrama esquemático da Figura 20-5.

Um permutador de gás para as cápsulas espaciais baseado na fotossíntese foi, no início dos anos 50, sugerido independentemente por diversos investigadores. Esta ideia foi mais tarde ampliada, como base fundamentalmente no trabalho do Dr. Jack Myers, da Universidade do Texas, até à concepção de um sistema com reciclagem total (Figura 20-5), no qual se proporciona às plantas  $\text{CO}_2$  e nutrientes provenientes do metabolismo heterotrófico (astronauta), convertendo-os as plantas, na presença da luz, em alimento e oxigénio, a serem utilizados pelo astronauta. As experiências de Eley e Myers (1964), investigadores que mantiveram durante 82 dias um sistema algas-rato sem quaisquer trocas com o exterior, representam uma das uniões mais prolongadas de um mamífero e de um organismo de sustentação. Na base da teoria ecológica, pode prever-se que estes sistemas excessivamente simplificados, muito semelhantes às fases jovens de crescimento explosivo, ou de «floração», na natureza, serão difíceis de estabilizar.

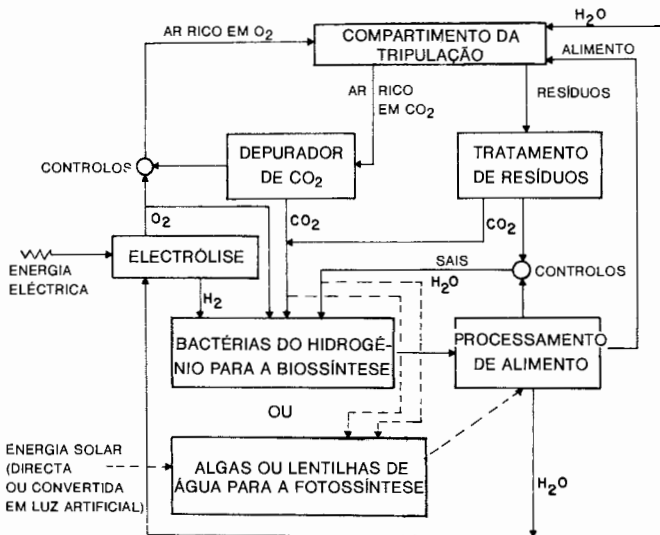


Figura 20-5. Diagrama simplificado de um sistema de bio-reciclagem de materiais baseado em bactérias quimiossintéticas ou em plantas fotossintéticas.

A escolha de um organismo fotossintético para um sistema de sustentação da vida centrou-se na alga *Chlorella*, que é pequena, relativamente fácil de cultivar a densidade elevada em meio enriquecido, tem um teor em celulose muito baixo e possui uma elevada taxa fotossintética por unidade de biomassa. As lentilhas de água (*Spirodela*, *Lemna*) têm recebido alguma atenção principalmente porque, como plantas flutuantes, trocam  $\text{O}_2$  e  $\text{CO}_2$  directamente com o ar, reduzindo assim muitos problemas da troca gasosa (Jenkins, 1966). As plantas maiores, embora constituam a base principal da cadeia alimentar do homem na Terra, não têm sido seriamente consideradas no programa espacial dos Estados Unidos da América. Segundo infor-

mações disponíveis, embora incompletas, estas plantas estão a ser consideradas no programa russo.

Têm ocorrido dificuldades durante as experiências com a união de algas e mamíferos; entre elas contam-se a invasão por competidores ou predadores (bactérias ou zooplâncton), a acumulação de toxinas das algas e a presença de mutantes algais que baixam as intensidades do metabolismo. Estes problemas são de esperar num sistema simplificado que não possui controlos internos adequados. Os problemas mais sérios respeitam à nutrição das algas e dos mamíferos e aos ritmos das trocas gasosas, aspectos que serão examinados em maior detalhe.

A nutrição da população de plantas e do astronauta é muito complexa e representa um dos mais sérios obstáculos à utilização de um sistema fotossintético algal único. O problema básico consiste em evitar a sucessão num ecossistema de tipo muito jovem. Uma vez que as algas têm de crescer em cultura contínua (e não em cultura descontínua), com uma remoção constante de células e renovação do meio de cultura, tem de ser facultado continuamente às plantas um abastecimento adequado de nutrientes. Caso os nutrientes removidos durante a colheita não sejam repostos a partir das fezes e da urina, ou de uma reserva de nutrientes, a elevada taxa fotossintética inicial declina. Além disso, alguns nutrientes poderão perder-se nos detritos ou em processos de acumulação do astronauta, limitando assim a vida de um sistema fechado. Uma fixação progressiva de elementos nutrientes deste tipo na matéria orgânica é exactamente o que se verifica ao longo da sucessão nos ecossistemas naturais. Caso as algas se destinem a ser utilizadas como alimento do astronauta, a manutenção no meio de uma quantidade e de uma proporção constantes de nutrientes para as plantas será uma questão crítica, uma vez que uma deficiência de azoto, por exemplo, determinará uma produção de grandes quantidades de lípidos nas células das algas (Fogg, 1965). Assim, se os níveis de nutrientes não forem mantidos entre limites apertados por equipamento externo complicado, baixarão os pretendidos níveis da taxa fotossintética e a qualidade das algas como alimento.

As fezes e a urina humanas, juntamente com um pequeno abastecimento de micronutrientes, proporcionarão provavelmente uma fonte adequada de nutrientes para o crescimento contínuo das algas (Golueke e Oswald, 1964). Contudo, se algas forem os únicos regeneradores de nutrientes a partir desta fonte, o sistema não funcionará, dado que as algas não têm a capacidade de degradar rapidamente a matéria orgânica até um nível elementar. Seria necessário, ou um dispositivo mecânico para preparar o meio, ou um sistema de bactérias-protozoários-algas capaz de reciclar nutrientes, como o que é utilizado para tratar os esgotos humanos (Oswald e Golueke, 1964).

A fim de fechar o sistema fotossintético para o gás e o alimento, o astronauta terá de obter a sua energia das algas. Contudo, os seres humanos não podem aparentemente utilizar uma dieta exclusiva de algas. As algas, tal como as bactérias,

são muito ricas em proteínas e muito pobres em hidratos de carbono. Para além de terem mau odor e mau sabor (Powell, Nevels e McDowell, 1964) e de produzirem perturbações gástricas (McDowell e Leveille, 1964), as algas são pobres em certos aminoácidos essenciais (Krauss, 1962), e são fracamente utilizadas no intestino sem rompimento mecânico das células (Dam *et al.*, 1965). As algas poderão provavelmente ser utilizadas como uma dieta complementar, mas não como a única fonte de energia, no caso do astronauta e a sua flora intestinal serem os únicos heterótrofos no sistema.

Uma pequena alteração no quociente respiratório (QR) do astronauta (relação entre o CO<sub>2</sub> produzido e o O<sub>2</sub> consumido), ou uma alteração no quociente de assimilação (QA) da planta (relação entre o O<sub>2</sub> produzido e o CO<sub>2</sub> consumido), conduzirá a uma perda ou a uma acumulação de oxigénio ou de dióxido de carbono no sistema. O equilíbrio QA/QR terá de ser mantido dentro de limites muito estreitos enquanto durar a missão, embora seja de esperar que a intensidade do metabolismo do astronauta varie consideravelmente, consoante o esforço desenvolvido, a dieta, os ritmos diurnos e outros factores que afectam o metabolismo. De forma semelhante, o QA da planta sofrerá alterações com as variações no teor em nutrientes do meio. Assim, Eley e Myers (1964) relataram que o metabolismo do rato foi muito irregular durante os 82 dias de união com a população algal, o que conduziu a problemas no equilíbrio QA/QR. Bowman e Thomae (1961) também relataram uma dificuldade semelhante. Até à data, nenhuma investigação demonstrou que o ecossistema de duas espécies possa manter durante longos períodos de tempo um QA/QR equilibrado, mesmo com o recurso a um grande número de controlos externos.

A instabilidade de uma população algal uni-específica é notória, mesmo quando cresce num sistema de cultura contínuo em que todas as necessidades celulares (nutrientes, luz, temperatura, etc.) se mantêm presumivelmente constantes. Apesar do recurso a um equipamento bastante engenhoso, tendem a ocorrer grandes oscilações na densidade da população. A objecção básica à utilização de um sistema de sustentação da vida de duas espécies (homem e organismo de sustentação) consiste na sua falta de fiabilidade. Não existem outras fontes de energia, água, ou oxigénio (não há diversidade de teia alimentar) para o astronauta no caso de redução ou falha do metabolismo da população algal — uma perspectiva sombria para o astronauta a várias centenas de milhares de quilómetros da Terra.

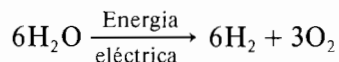
Todas as dificuldades aqui descritas para o sistema de manutenção da vida de duas espécies são exactamente as mesmas que surgem na natureza quando ocorre uma sucessão desde as comunidades jovens até às mais maduras, embora estas sejam mais lentas. Afigura-se baixa a probabilidade do funcionamento estável, a longo prazo, com uma só espécie de «floração», ou de crescimento explosivo, como produtor no sistema, a menos que se possam gastar grandes quantidades de energia para fins de controlo. Para que um sistema como o representado na Figura 20-5 seja

prático, os controlos, ilustrados por círculos pequenos no diagrama, teriam de ser desmesuradamente grandes, complexos, e energeticamente dispendiosos.

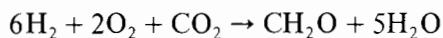
Um sistema quimiossintético de sustentação da vida de bactérias e astronauta, em que a bactéria do hidrogénio deverá substituir a alga (ver Figura 20-5), foi proposto nos princípios da década de 60, e, até à data, pouco se sabe acerca das propriedades de um tal sistema. Os métodos de cultura, as características de crescimento, a bioquímica e a genética da bactéria têm sido as principais preocupações da investigação (Bongers, 1964a, 1964b; Repaske, 1962, 1966). Recordar-se-á do Capítulo 1 que a bactéria quimiossintética oxida um grande número de compostos inorgânicos como fontes de energia para a assimilação do dióxido de carbono em constituintes celulares (daí que sejam quimioautótrofos). Alguns tipos de bactérias podem utilizar hidrogénio molecular desta forma, entre elas certas *Pseudomonáceas* que se encontram agrupadas no género *Hydrogenomonas*. É importante anotar que estas bactérias, que estão a ser cultivadas e estudadas como uma possibilidade para sistemas de sustentação da vida, não são fixadoras obrigatórias de hidrogénio, mas antes heterótrofos facultativos que normalmente vivem da matéria orgânica no solo. É também importante assinalar que quando funcionam como autótrofos não libertam oxigénio, pelo que este tem de ser fornecido ao astronauta por outras vias.

O ecossistema quimiossintético devia combinar características dos sistemas de reciclagem mecânico e fotossintético. O oxigénio e o hidrogénio são obtidos por electrólise da água como no sistema de reciclagem mecânica (comparar Figuras 20-4 e 20-5), embora o hidrogénio, em vez de ser incorporado na atmosfera, seja utilizado pela bactéria do hidrogénio para reduzir o CO<sub>2</sub> e formar água e protoplasma bacteriano. O astronauta devia utilizar o oxigénio da electrólise para respirar e, em teoria, as bactérias como alimento; o astronauta fornece a água, o dióxido de carbono e os nutrientes para o metabolismo bacteriano subsequente. Um sistema fechado, teoricamente equilibrado, podia ser atingido de acordo com as equações seguintes:

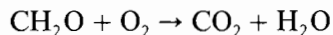
Electrólise:



Biossíntese pela bactéria do hidrogénio:



Respiração humana:



Este sistema apresentaria as vantagens de ter um peso baixo e baixas necessidades em energia. De acordo com o estudo realizado por Jenkins (1966), o sistema electró-

lise-*Hydrogenomonas* teria metade do peso e requeria menos várias ordens de grandeza em energia por homem do que um sistema biológico de reciclagem com algas que utilizasse iluminação artificial controlada. Contudo, o sistema apresentaria todos os inconvenientes culturais e nutricionais descritos para o sistema algal, e mais alguns. Não há prova de que a bactéria de hidrogénio proporcione uma dieta adequada para o homem, e a bactéria poderá facilmente «desviar-se» para um comportamento heterotrófico em vez de «trabalhar» na fixação de hidrogénio. Além do mais, estirpes de alta produção, seleccionadas em laboratório, poderiam facilmente sofrer mutações no espaço sob influência da radiação, com o aparecimento de estirpes de baixa produção, e a invasão bem sucedida de um fagótrofo poderia destruir todo o sistema. Está-se em presença, novamente, da familiar situação de uma alta eficiência de produção embora de um baixo nível de fiabilidade. De momento, pelo menos, seria de admitir que a *Hydrogenomonas* é mais prometedora como «depurador» suplementar de CO<sub>2</sub> num sistema de reciclagem parcial do que como elo crucial num sistema fechado.

Resumindo, das muitas exigências que um sistema de sustentação da vida tem de satisfazer, apenas duas são de importância capital. São elas (1) a de ser acondicionável numa nave espacial e (2) a de ser estável e fiável. Os dois ecossistemas microbianos simples (fotossintético e quimiossintético) podem ser suficientemente pequenos e leves, e portanto satisfazer a primeira condição. Porém, estes sistemas simples são intrinsecamente instáveis e dependem, para efeitos de controlo, de um dispêndio muito grande em energia. É alta a probabilidade de fracasso da associação de duas espécies (o homem e o microrganismo) durante uma longa viagem espacial, devido a processos de sucessão ou a pressão. Parecerá óbvio que estes ecossistemas simples representam um grave risco para o astronauta, e que deveriam ser abandonados como base de trabalho para a criação de um sistema de sustentação da vida. Antes de tudo, não se pode aplicar à reciclagem biológica o critério apertado da engenharia. Os organismos não podem ser «desenhados» e «testados», como transistores ou baterias, para executar «uma função» ou para resolver «um problema»; evoluíram com outros organismos como uma unidade, e realizam uma diversidade de funções que têm de se ajustar com outras actividades do ecossistema. O «ecossistema mínimo» para o homem deverá ser claramente um ecossistema de múltiplas espécies.

### **Considerações sobre um Sistema de Sustentação da Vida de Múltiplas Espécies**

Embora, como se viu, o homem provavelmente não seja capaz de viver apenas com uma ou duas espécies de microrganismos autotróficos de «tipo floração» para



satisfazer as necessidades vitais, subsiste ainda a questão de se saber que outros componentes complementares ou adicionais, bióticos e físicos, serão indispensáveis. Por outras palavras, qual é a diversidade mínima para uma dada exigência de tempo e estabilidade? Nesta altura, não se pode dar uma resposta a esta questão, nem se estará em condições de o fazer até que os projectistas de sistemas de reciclagem biológica passem a preocupar-se mais com os princípios ecológicos básicos, como sejam os que respeitam às relações diversidade-estabilidade, aos ciclos biogeoquímicos, às cadeias alimentares e ao desenvolvimento do ecossistema (sucessão). O conceito de entrada máxima para a dimensão mínima tem que ser abandonado em favor da regra ecológica que estabelece que «a eficiência óptima é sempre inferior à máxima». Por outras palavras, deve-se «planear com a natureza», não contrariá-la. Isto obriga a que a ênfase recaia sobre ecossistemas numa fase madura ou «clímax» que têm um elevado grau de autocontrolo e que são, portanto, resistentes a perturbações e menos sujeitos a experimentar alterações no decurso do seu desenvolvimento.

As vantagens de um sistema de sustentação da vida maduro, de múltiplas espécies, têm sido repetidamente analisadas na literatura americana (Golueke, Oswald e McGauhey, 1959; Taub, 1963; Patten, 1963a; H. T. Odum, 1963; E. P. Odum, 1966; Cooke *et al.*, 1968; e outros), e em revistas periódicas russas (Shepelev, 1965; Ivlev, 1966). A objecção básica que se levanta à utilização do ecossistema maduro consiste, como já foi assinalado, na sua elevada proporção biomassa/produktividade e, conseqüentemente, na sua grande dimensão. H. T. Odum (1963) estimou que, com excepção de 2 por cento, toda a produção fotossintética dos ecossistemas maduros é despendida na manutenção respiratória dos componentes do sistema distintos dos grandes consumidores. Baseado nestes cálculos estimou *uma área de 0,8 hectares por ser humano como o ecossistema mínimo*. A consideração das necessidades psico-sociais do homem, enquanto membro por longo período de tempo de uma comunidade isolada, pode implicar o alargamento do espaço mínimo para, porventura, *quatro hectares*. Caso se prove que esta é a dimensão mínima do ecossistema, então, será preciso assegurar que na Terra cada homem, mulher e criança tenha pelo menos quatro hectares como parte do seu sistema de sustentação da vida. Não é preciso estar-se limitado no planeamento aos limites correntes da «carga bruta» que pode ser lançada no espaço, porque seria possível construir uma grande estação espacial reunindo cápsulas lançadas individualmente. O lançamento de cargas muito grandes será grandemente facilitado pela utilização de estações espaciais em órbita, ou da Lua, onde a força de gravidade é muito baixa.

Independentemente de considerações relativas a peso e a dimensão, o argumento para utilização de um sistema maduro de múltiplas espécies é ecologicamente justificado, desde que se garanta que todos os ciclos biogeoquímicos básicos e os fluxos de energia tenham a possibilidade de evoluir como uma unidade. Estudos realizados em microssistemas de laboratório (como foi analisado nos Capítulos 2

e 10), conquanto não directamente aplicáveis, por serem demasiado pequenos para incluir o homem, demonstraram a maior estabilidade que advém da diversidade. Assim, Beyers (1962) demonstrou que o metabolismo de culturas mistas é menos influenciado pelas alterações de temperatura do que o das culturas puras, e que o estado clímax é mais resistente à radiação ionizante do que é o estado transitório ou juvenil da sucessão (ver Cooke *et al.*, 1968). H. T. Odum (1963) resumiu a posição dos ecologistas como se segue:

Ao ponderar os custos potenciais de diferentes tipos de sistemas fechados, coloca-se a alternativa entre um ecossistema complexo com manutenção, respiração e controlos próprios na forma de espécies múltiplas, segundo um modelo de engenharia ecológica, e restrição da produção a algum sistema reduzido, como um quimiostato algal artificial, com fornecimento da estrutura, da manutenção, dos controlos e do resto das funções segundo um modelo de engenharia metalomecânica. Quando as combinações naturais de circuitos e de «biomaterial» já foram seleccionados relativamente à energia e à miniaturização durante milhões de anos, provavelmente nos limites termodinâmicos, é muitíssimo questionável que se possa obter uma mais eficiente utilização de energia para finalidades de manutenção e controlo, com produtos pesados de engenharia, não reprodutivos e sem capacidade de automanutenção.

## 2. EXOBIOLOGIA

Ainda não se encontrou qualquer prova totalmente convincente da existência de vida para além da Terra, ou de uma «exobiologia», como Lederberg (1960) a expressou, embora a possibilidade não esteja posta de parte pelo que se sabe do ambiente de Marte e de outros planetas com atmosfera. Embora as temperaturas e outras condições físicas da existência sejam extremas, não se encontram para além dos limites de tolerância de alguns dos nossos habitantes terrestres mais resistentes (bactérias, vírus, líquenes, etc.), especialmente quando se considera a viabilidade da existência de microclimas mais amenos sob a superfície ou em áreas protegidas. É, porém, certo que não pode haver grandes «tragadores de oxigénio», como o homem ou os dinossauros, nos outros planetas do nosso sistema solar, dado haver muito pouco ou nenhum oxigénio nas respectivas atmosferas. É agora certo que as áreas verdes e os chamados «canais» de Marte não representam vegetação ou o trabalho de seres inteligentes. Contudo, as observações espectroscópicas infravermelhas das áreas marcianas escuras são interpretáveis em termos de matéria orgânica, e os modernos veículos espaciais não tripulados (Mariners VI e VII) em órbita à volta do planeta detectaram amoníaco, que poderá ser de origem biológica.

Como se analisou no Capítulo 9, uma atmosfera de oxigénio não é necessária para a existência de vida. De facto, de acordo com a teoria geralmente aceite de

Oparin (1938), a origem, ou a «geração espontânea», da vida tem mais probabilidade de ocorrer depois de um período de síntese abiótica, induzida por radiação, de macromoléculas orgânicas complexas numa atmosfera redutora, como aquela que se crê ter existido na Terra nos primeiros tempos do Pré-câmbrico e se encontra presente em Marte e Júpiter. As sínteses bem sucedidas de constituintes bioquímicos essenciais à vida, sob condições que pretendiam simular as da Terra primitiva, realizadas por Calvin (1951), Miller (1953; 1957), Oro (1967), Fox (1965) e outros, dão crédito a esta teoria. Portanto, os futuros veículos espaciais não tripulados, tal como os tripulados, que viagem para outros planetas procurarão anaeróbios primitivos, ou pelo menos os seus primórdios prebióticos. Há, naturalmente, outra possibilidade, a de que a vida tenha existido nos planetas nossos vizinhos mas que neles se tenha extinguido, porventura porque os ecossistemas nunca se tenham tornado suficientemente organizados para que tivessem sido melhorados os fluxos de radiações letais, ou, ainda, porque alguns organismos se tornaram excessivamente ambiciosos e destruíram o seu próprio sistema de sustentação da vida. Neste caso, é bem possível que estejamos a olhar para o futuro da Terra!

Se, e quando, se encontrar vida extraterrestre, o «princípio do patógeno instantâneo» (Capítulo 7, página 358) adverte quanto à necessidade de se ser muito cuidadoso em matéria de contaminação recíproca. Um «bacilo» planetário poderia prosperar no ambiente enriquecido da Terra e destruir indiscriminadamente, ou, inversamente, microrganismos provenientes da Terra poderão destruir sistemas de vida primitiva de outros planetas. Por essas razões a investigação sobre a esterilização da nave espacial está a ser acelerada. Todos os seres humanos, como cidadãos da Terra, deveriam insistir para que fossem aplicados a todas as naves espaciais padrões rígidos de descontaminação, mesmo naquelas que retornam da Lua ou de outros corpos sem vida, uma vez que mesmo aí ainda se podem encontrar esporos. Temos trabalho que chegue com organismos mal colocados na biosfera para que se possa correr o risco pesadíssimo de introduzir organismos desconhecidos!

Para efeitos de um cenário condensado e apreensível em matéria de ecologia e biologia do espaço, veja-se a publicação especial, número 92, da National Aeronautics and Space Administration, editada por Jenkins (1966). Para encontrar material básico sobre Marte, veja-se Pittendrich, Vishniac e Pearman (1966).

## **O Ambiente Extrabiosférico**

Para além da manutenção interna dos ciclos de nutrientes, de uma corrente de energia regulada e do controlo da temperatura, o ecossistema do veículo espacial terá de fazer face a um ambiente físico externo que é diferente, pelo menos em grau, daquele que se encontra sob os escudos atmosférico e gravitacional protectores

da Terra. Colocam-se de imediato três aspectos: (1) as flutuações na gravidade variam desde a total falta de peso à aceleração da gravidade experimentada durante o lançamento; (2) três tipos de radiação, a saber, a radiação cósmica, as Cinturas de Van Allen e as protuberâncias solares com fluxo intenso de prótons, todos criando níveis energéticos potencialmente muito mais elevados do que os encontrados à superfície da Terra; e (3) a ausência de pulsações ambientais regulares para impulsionar os «relógios» biológicos, circadiano e outros, que coordenam, quer os sistemas de órgãos nos organismos, quer estes nos ecossistemas. Mesmo que exista um relógio celular interno verdadeiramente independente (ver Capítulo 8, página 394), na ausência de indução periódica pelo ambiente externo os ritmos biológicos sairiam de fase.

Não obstante ser necessário adquirir mais conhecimentos sobre todas estas novas questões, parece não haver qualquer razão para supor que elas sejam insuperáveis. Em certa medida, é possível a protecção contra a radiação, a gravidade zero pode ser suportada (pelo menos o tempo suficiente para que se alcancem os campos de gravidade de outros planetas), podem conceber-se sucedâneos da gravidade, e a nave espacial pode ser provida de reguladores de tempo. Como em tantas outras situações envolvendo novas pressões, serão as interacções ou as adições de factores (a falta de peso mais o fluxo de prótons, por exemplo) que se revelarão como os elementos mais críticos das viagens espaciais. Será necessário realizar na Terra uma grande dose de simulação, tanto de ordem empírica como teórica, antes que seja possível dominar completamente o impacto destes factores.

## RESUMO

A presente exploração do espaço, e a que está planeada para os próximos 20 anos, envolve a utilização de sistemas para a sustentação temporária da vida de armazenamento ou de reciclagem parcial. Um sistema de sustentação da vida com reciclagem total, capaz de manter o homem durante longos períodos de tempo e requerendo apenas a entrada de energia luminosa, representa um microssistema fechado que funciona basicamente da mesma forma que a biosfera. A construção bem sucedida de um tal «ecossistema mínimo para o homem no espaço» ainda não é possível. Deverão, de qualquer maneira, acelerar-se a investigação e o desenvolvimento de sistemas fechados, uma vez que assumem igualmente uma importância básica para questões mais prementes respeitantes ao ecossistema mínimo para o homem na Terra. É cada vez mais evidente que o homem carece aqui na Terra de um «lebensraum» que não satisfaça apenas as necessidades fisiológicas necessárias à vida. O homem necessita de um ambiente complexo e diverso que satisfaça, não só as necessidades fisiológicas, mas também todo um conjunto de interacções psicológicas e sociológicas. O ecossistema mínimo para o homem na biosfera é

algo mais do que o estritamente necessário para o manter vivo; os limites ao crescimento da população humana não podem ser simplesmente definidos em termos de quantidade de alimento, água e oxigénio disponíveis para o homem. Um conhecimento mais amplo na definição do ecossistema mínimo é, portanto, tão importante para a sobrevivência do homem na nave espacial Terra como em qualquer satélite que se lance no espaço.

A contribuição da teoria ecológica, tal como ficou delineada do Capítulo 1 ao Capítulo 10, para a construção de sistemas fechados é óbvia, mesmo que uma tal teoria não tenha sido considerada nas primeiras tentativas de engenharia para construir sistemas de reciclagem. Os princípios referentes à diversidade e à estabilidade, níveis tróficos, ciclos biogeoquímicos, bem como os relacionados com a sucessão ecológica são especialmente relevantes. O princípio determinante «o óptimo é menor do que o máximo» é especialmente importante, uma vez que a selecção de componentes bióticos para o sistema não pode ser apenas baseada na respectiva eficiência metabólica. Considerações de ordem ecológica indicam claramente que um sistema fechado tem de ter mais componentes biológicos do que apenas o homem e uma ou duas espécies de micróbios amigos. As algas microscópicas ou as bactérias do hidrogénio não proporcionam qualquer vantagem relativamente aos dispositivos químico-mecânicos para efeitos de recuperação dos gases da respiração e da água. Torna-se claro que a atenção tem de ser focalizada em ecossistemas grandes, diversificados, com autocontrolo, contendo organismos que sejam mais fáceis de conjugar com o homem.

Certos factores ambientais encontrados no espaço, particularmente a gravidade zero e o elevado fluxo de radiação, serão novos ou quantitativamente diferentes em comparação com o ambiente energético na Terra. Presentemente, parece que estes factores não serão seriamente limitantes, desde que os seus efeitos sobre os sistemas biológicos sejam compreendidos e compensados.

Embora seja certo que não existe em qualquer dos planetas do nosso sistema solar qualquer ecossistema altamente desenvolvido à base de oxigénio, como aquele que agora controla o ambiente da Terra, a probabilidade de vida primitiva, ou pelo menos dos primórdios orgânicos da vida, não é demasiado remota, uma vez que a atmosfera redutora e outras condições de existência em alguns desses planetas se assemelham às que se supõe terem existido na Terra na altura em que nela despontou a vida.

## Capítulo 21 — PARA UMA ECOLOGIA HUMANA APLICADA

---

O óptimo para a qualidade é sempre inferior à máxima quantidade que pode ser mantida (ver páginas 34, 315, 360, 668, 804).

A Terra pode suportar mais «corpos quentes», sustentados como muitos animais domésticos num comedouro poluído, do que pode suportar seres humanos de qualidade disfrutando do direito a um ambiente livre de poluição, com uma razoável oportunidade de liberdade pessoal e uma variedade de opções para a busca da felicidade (ver páginas 85, 676).

Não é a energia em si mesma que é limitante, mas sim as consequências da poluição resultante da exploração da energia (Capítulo 17, página 736). A poluição é agora o factor limitante mais importante para o homem (Capítulo 16, página 685).

É o homem como agente geológico, e não tanto o homem como animal, que se encontra demasiado sob a influência da retroacção positiva e que necessita, portanto, ser sujeito a retroacção negativa (Capítulo 2, página 56).

Para manter a ordem num ecossistema, tem de ser gasta energia para a bombagem da desordem; tanto a poluição como a colheita são pressões que aumentam o custo de manutenção. Quanto mais se exige da natureza, menor é a energia de que a natureza dispõe para a manutenção, e, portanto, mais custa ao homem evitar a desordem (Capítulo 3, páginas 55, 57, 118).

Até à data, e no geral, o homem actuou no seu ambiente como um parasita, tomando o que deseja com pouca atenção pela saúde do seu hospedeiro, isto é, do sistema de sustentação da sua vida (Capítulo 7, página 373).

Para resolver conflitos de uso, e manter um espaço vital óptimo, não poluído, a paisagem precisa ser compartimentada (isto é, «zonada») para proporcionar um equilíbrio seguro entre os ecossistemas produtores e protectores. As restrições no uso da terra e da água são

os únicos meios práticos à disposição do homem para evitar a sobrepopulação, ou a excessiva exploração dos recursos, ou ambas as coisas (ver páginas 434, 676).

A diversidade é uma necessidade da vida, não apenas o seu condimento (Capítulo 9, página 411).

O conceito de reciclagem tem de tornar-se para a sociedade num objectivo principal (Capítulo 4, páginas 135, 162; também página 655).

O reconhecimento geral de que as funções de depósito de abastecimento e de espaço vital do nosso ambiente estão relacionadas entre si, são mutuamente condicionantes e não possuem capacidade ilimitada, representou uma «atitude revolucionária» histórica que constituiu um sinal promissor de que o homem poderá estar pronto a «aplicar» os princípios de controlo ecológico em grande escala (Parte 3, Introdução, página 645).

A tecnologia não pode resolver, só por si, o dilema da população e da poluição; será igualmente necessário que se tornem efectivas coacções morais, económicas e legais, resultantes da total e completa consciência pública de que o homem e a paisagem constituem um só todo (Parte 3, Introdução, página 646).

Estes extractos, seleccionados de vários capítulos deste livro, integram-se numa conclusão: *Chegou o momento de o homem administrar tanto a sua própria população como os recursos de que depende*, dado que pela primeira vez na sua breve história se encontra perante limitações definitivas, e não puramente locais. *O ordenamento do ecossistema e a ecologia humana aplicada tornaram-se assim novos empreendimentos que requerem a fusão de um conjunto de disciplinas e de missões que até agora têm sido promovidas independentemente umas das outras*. Os princípios ecológicos, tal como têm sido apresentados neste livro, proporcionam uma base para um modelo teórico, por assim dizer; porém, neste momento da história apenas é possível antever vagamente de que modo a ecologia humana deve concretamente desenrolar-se e estruturar-se para que possam ser alcançados, no mundo real da sociedade, objectivos convenientes.

## 1. RESUMO HISTÓRICO

Os sociólogos, antropologistas, geógrafos e ecologistas do reino animal foram os primeiros a interessar-se pelo método ecológico no estudo da sociedade humana. Agora, como se viu, quase todas as disciplinas e profissões, tanto no campo das ciências como no das humanidades, estão ávidas por encontrar na área da ecologia humana um campo comum de encontro. Justifica-se um breve resumo das primeiras

aproximações, como base para o delineamento do provável desenvolvimento da ecologia humana aplicada.

O impacto do homem na paisagem constituiu sempre uma preocupação principal na geografia e na antropologia. Marsh escreveu um tratado clássico sobre este tema em 1864, intitulado *Man and Nature: or Physical Geography as Modified by Human Action* (ver página 17). O livro *Man's Role in Changing the Face of the Earth*, editado por W. L. Thomas, Jr. (1956), constitui um estudo extenso, mais recente, sobre este mesmo tema.

Debatem-se, com frequência, dois pontos de vista opostos sobre a relação entre cultura humana e ambiente: (1) O ambiente físico exerce uma influência dominante na cultura e na civilização («determinismo ambiental»; ver Meggers, 1954), como fica evidenciado, por exemplo, pelas diferenças nos costumes humanos em regiões áridas e húmidas. (2) O ambiente físico apenas exerce uma limitação menor no desenvolvimento da cultura humana avançada, como o demonstra a existência de civilizações urbanas bastante semelhantes desenvolvidas no passado, em épocas diferentes, numa diversidade de ambientes naturais. Hoje em dia a questão poderá ser re-colocada como se segue: Até que ponto a constante dificuldade sentida pelo homem com a deterioração dos ambientes não resulta do facto da sua cultura ter realmente tendido a ser muito independente do ambiente natural? Vários geógrafos têm-se ocupado da reconstrução dos ambientes passados e da influência sobre eles exercida pelo homem. Butzer (1964) escreveu um excelente livro sobre a geografia e a ecologia do Pleistoceno, dando ênfase às relações entre o homem e a terra na pré-história do Velho Mundo. Para o Novo Mundo, Sauer (1966) reconstruiu a ecologia dos aborígenes do «Continente Espanhol inicial» (Caraíbas, América Central e parte norte da América do Sul). Constitui outro exemplo o trabalho de Bennett (1968) sobre as influências humanas na zoogeografia do Panamá, desde o tempo dos primeiros caçadores e colectores, através da ascensão e do declínio do império agrícola densamente povoado, até aos dias de hoje, quando grandes áreas foram outra vez convertidas em floresta secundária. Tais investigações documentaram, com clareza, o significativo impacto que os povos aborígenes tiveram no ambiente, e mostraram que a alteração ecológica, com frequência em detrimento do homem, não se confinou às sociedades industriais, nem ao século XX. A utilização do fogo (ver número 9 da Secção 5, Capítulo 5) e a domesticação de plantas e animais (ver Secção 5, Capítulo 8) alteraram a face da Terra muito antes da revolução industrial. Como já se referiu, a domesticação libertou o homem da dependência directa da natureza selvagem para efeitos de alimento, embora a incapacidade de controlar os seus simbioses (especialmente os animais domésticos e herbívoros feráis, e a agricultura de grãos) tenha determinado uma destruição muito generalizada de solo e de vegetação produtiva (ver página 392). Muitos destes temas encontram-se tratados em *Land and Life*, uma colecção de artigos de Carl O. Sauer, editada por Leighly (1967),



estando os pontos de vista antropológicos tratados em *Culture and the Evolution of Man*, uma colecção de artigos editada por Ashley Montagu (1960).

Os livros de Hawley (1950) e Quinn (1950) resumem o desenvolvimento da ecologia humana no aspecto sociológico, que começou com o trabalho de Galpin (1915) sobre a sociologia rural e com os estudos sobre a ecologia das cidades realizados por Park, Burgess e McKenzie (1925) e os seus discípulos. A urbanização continua a ser o tema principal da investigação sociológica, uma vez que as cidades estão a crescer a um ritmo muitas vezes superior ao da população em geral. Porém, apenas recentemente os sociólogos (Duncan, 1964) adoptaram o tema ecológico deste capítulo, a saber, de que é o declínio na qualidade do espaço vital, e não no abastecimento de energia ou recursos, que constitui o problema crítico; ou pondo a questão de outra forma: é o *como* os materiais e a energia são utilizados, e o *como* o crescimento e o uso do espaço são planeados e controlados que determina *se* os valores humanos são preservados ou perdidos (ver Secção 8, Capítulo 15). O arquitecto Eliel Saarinen, no seu livro *The City* (1943), liga a origem do declínio das cidades (1) à substituição da arquitectura criativa pela inovação sem criatividade, falha de «correlação e ordem orgânicas» e (2) ao declínio do interesse público pelo planeamento da cidade, resultante da sobrevalorização atribuída aos valores económicos. O planeador Ian McHarg expressa um ponto de vista semelhante (ver página 674). Neste sentido, o conceito de *indicadores sociais*, num paralelismo com os *indicadores da poluição* (ver página 698), é importante na «vigilância» da qualidade da vida urbana. Alguns exemplos de índices da qualidade de vida doméstica, como os enumerados por Bauer (1966), incluem a percentagem da população casada, a percentagem de divórcios, a percentagem de famílias sem pai, a percentagem de famílias que vivem da assistência pública, a percentagem de desemprego juvenil, a taxa da criminalidade, e assim por diante. Do mesmo modo, a percentagem da população que vota e o número de anos escolares completados pelos membros da população podem servir como índices da qualidade da vida política. Smock (1969) sugere que se tais indicadores tivessem sido bem aceites e regularmente medidos no passado (como o foram, por exemplo, os indicadores económicos), possivelmente não teria sido permitido que os problemas urbanos atingissem o actual estado de crise. O mesmo pode dizer-se, por certo, acerca da poluição (ver Capítulo 16, Secção 5).

O dilema sociológico pode porventura ser resumido considerando dois cenários da cidade: (1) É a suprema criação da civilização humana, onde as lutas e as carências são desconhecidas e a vida, o lazer e a cultura podem ser usufruídos confortavelmente pelo homem ao abrigo da dureza dos elementos do ambiente físico. (2) A cidade é uma alteração bruta da natureza que proporciona mil maneiras de destruir e rebaixar as condições básicas de que dependem a dignidade e a vida humana. No entender do ecologista, a situação (1) apenas se produzirá quando a cidade funcionar como uma parte integrante do ecossistema biosférico total, e a

situação (2) é inevitável enquanto se permitir que as cidades cresçam à margem de controlo de retroacção negativa, ou sejam «administradas» como alguma coisa à parte dos seus sistemas de sustentação da vida.

Qualquer que seja o prisma por que se pretenda considerar a interacção entre os atributos «naturais» e «culturais» do homem, a ecologia humana tem de ir mais além dos princípios da ecologia geral, uma vez que a flexibilidade do homem em matéria de conduta, a sua capacidade para controlar as respectivas vizinhanças imediatas e a sua tendência para desenvolver cultura independentemente do ambiente, são maiores do que as dos outros organismos. Howard W. Odum (1953) definiu cultura como «a forma como as pessoas vivem em áreas, tempos e meios identificados»; é a soma total de processos e produtos acumulados da actividade da sociedade. Assinala que há uma componente básica, ou «cultura popular», relativamente constante, e uma «cultura tecnológica», que ao longo do tempo pode sofrer rápidas alterações. William F. Ogburn (1922) introduziu o conceito de «desfasamento cultural» para indicar que as atitudes do homem e os costumes sociais (isto é, a cultura popular) não acompanham, com frequência, o desenvolvimento técnico. A menos que a sociedade faça um esforço consciente, através da educação e regulamentações, para reduzir o «desfasamento», ocorrem, em alturas de alterações tecnológicas rápidas, desequilíbrios e transtornos sérios no sistema social (ver página 471 e 657).

Uma contribuição sociológica importante para a integração do homem e da natureza contém-se no conceito de *regionalismo*, especialmente como foi desenvolvido por Howard W. Odum e seus discípulos (ver H. W. Odum, 1936; Odum e Moore, 1938; H. W. Odum, 1951). O regionalismo, como método de estudo da sociedade, baseia-se no reconhecimento de diferenças nos atributos, quer culturais quer naturais, de áreas distintas, se bem que interdependentes. Assim, inventários cuidados do homem e dos recursos, a nível local, estatal e regional, proporcionam a base para a coordenação nacional e internacional. Tal como acontece com o planeamento para a conservação do solo (ver páginas 670-672), o estudo social regional teve a sua motivação inicial no desejo de fazer progredir as regiões «atrasadas» (como, por exemplo, o «Sul» dos anos trinta), por forma a que estas pudessem contribuir para o desenvolvimento económico total da nação, em vez de o prejudicar. Porém, «os objectivos principais do regionalismo encontram-se no produto final da integração de regiões, mais do que no mero estudo e desenvolvimento das regiões em si mesmas» (H. W. Odum, 1951). O conceito de que somente unidades culturais diferentes funcionam como conjuntos é paralelo ao conceito ecológico de «ecossistema». Um problema prático que se coloca na «integração» de dados culturais e ambientais provém do facto das estatísticas sociológicas, em que se baseiam os índices culturais, se referirem a entidades políticas (municípios, distritos, estados) que, com frequência, não coincidem com unidades naturais (zonas climáticas, tipos de solos, biomas, re-

giões fisiográficas). Como se sugeriu no Capítulo 2 (página 22), a bacia hidrográfica constitui uma unidade de ecossistema prática para ordenamento que combina atributos naturais e culturais.

O ensaio *Man's Place in Nature* de Thomas Huxley, escrito há mais de cem anos (reimpresso em 1963), tipifica a atitude do biólogo do século XIX perante o homem e o seu ambiente. Reflectindo a influência do Darwinismo, estes biólogos do passado abordavam o papel do homem na natureza do ponto de vista da sua *linhagem ou parentesco natural* com os outros organismos. Depois de mais de 50 anos, a ideia do parentesco evolutivo com a natureza começou a ser aceite por uma maioria de pessoas, e a atenção voltou-se, então, para a ideia da *ligação natural* do homem, ou *interdependência ecológica*, com o biota, um conceito que hoje se encontra longe de ser universalmente aceite. Charles C. Adams (1935), J. W. Brews (1935), Frazier Darling (1951) e Marsten Bates (1952) figuram entre os primeiros ecologistas do reino animal a escrever sobre «ecologia humana» nessa acepção. W. C. Allee (1938 e 1951) abordou a ecologia humana do ponto de vista dos paralelismos entre a organização social humana e animal. O «princípio de Allee» (ver página 332), que respeita à subpopulação e à sobrepopulação, é especialmente relevante, uma vez que o homem tem em primeiro lugar de se agrupar, desenvolver uma estrutura social e modificar o ambiente para poder prosperar; porém, como acontece com qualquer outra espécie, também pode sofrer gravemente com a sobrepopulação.

A fusão da conduta e da psicologia dos animais para formar a nova ciência do «comportamento ou conduta», como se descreveu das Secções 7 a 9 do Capítulo 8, constitui um passo importante na integração conceptual do homem e da natureza. O texto *Deserts on the March* (1935), de Paul Sears, introduziu uma era de livros sobre a conservação dos recursos, entre os quais se destacam *The Road to Survival* (1948), de Vogt, e *Plundered Planet* (1948), de Osborn, profusamente lidos e que influenciaram a transformação da «ética da terra» de Leopold (ver página 17) em acção política e legislativa. A abordagem posterior de Sears (ver o seu ensaio, *The Ecology of Man*, 1957) destinou-se a comparar os padrões culturais que estão bem adaptados ao ambiente com os que o não estão. Entre os padrões bem adaptados, citou os sistemas de explorações agrícolas familiares nos pequenos e prósperos países europeus e a cultura milenária do arroz nas Filipinas (que, em qualquer dos casos, estão agora a ser substituídos por sistemas de firmas agrárias; páginas 71 e 657). Entre os padrões que não se encontram bem adaptados, cita muitos exemplos de fracasso no ajustamento da tecnologia ao ambiente natural — por exemplo, a construção de habitações e fábricas nas margens planas e inundáveis de rios, fatalmente destruídas pelas águas que, mais cedo ou mais tarde, não poderiam deixar de surgir. Sears sustentou que um grande número de «desastres naturais» resultantes de inundações, tempestades de poeira, etc., de que temos notícia pelos jornais (e pelos quais pagamos, para efeitos de reabilitação ou de dispendiosos mecanismos de «con-

trolo)), não são na realidade provocados pela natureza, mas sim pela estupidez com que o homem a trata, o que é certamente um ponto de vista válido nos dias de hoje! Com a publicação de *Silent Spring*, de Rachel Carson, em 1962, os defensores da conservação dos recursos e os biólogos passaram a sua atenção, da destruição do ambiente natural provocada pelo homem, para a ameaça, ainda mais perigosa, da poluição e do «revés ecológico», como se analisou nos Capítulos 15 e 16. Ilustram esta tendência os livros populares de Udall (1963), que dá ênfase à conservação da terra; Rienow e Rienow (1967), focando a poluição; Whyte (1968), sobre o planeamento; Dasman (1968), destacando a necessidade de diversidade; e Marine (1969), denunciando os inconvenientes do método de engenharia e da política dos «fundos eleitorais».

Assim, só nos anos sessenta é que os pontos de vista dos geógrafos, sociólogos, biólogos e dos especialistas dos recursos começaram a fundir-se num consenso sobre o que é, ou deverá ser, a ecologia humana. À maneira de prova da busca quase frenética de um denominador comum, podem citar-se os numerosos simpósios, muitos deles de âmbito internacional, publicados nos anos sessenta. Permitiram eles reunir especialistas de todas as ciências e humanidades, e proporcionaram um terreno de encontro aos especialistas das ciências aplicadas e básicas, que nunca haviam estado em contacto. São também importantes os relatórios governamentais preparados por «comissões interdisciplinares de redacção» (ver E. P. Odum, 1967), como se citou em capítulos da Parte 3 deste texto. Para o estudante interessado em diversos (e divergentes) pontos de vista sobre ecologia humana que têm sido apresentados por numerosos autores, recomendam-se os volumes editados por Darling e Milton (1966), Bresler (1968) e Shepard e McKinley (1969). Não se espere, porém, encontrar em tais livros muito trabalho de síntese; é trabalho que está, na maior parte, por fazer.

## 2. A ECOLOGIA DA POPULAÇÃO HUMANA

Caso se conceba a ecologia da população no seu sentido amplo, como se analisou no Capítulo 7, então a ecologia humana pode ser considerada a ecologia da população de uma espécie muito especial — a do homem! A ecologia humana é mais ampla do que a demografia, que constitui o domínio da análise da população humana (ver Thomlinson, 1965, para efeitos de um bom resumo desta matéria), uma vez que trata das relações da população com factores externos e unidades mais amplas, tanto como com dinâmica interna. Como se destacou insistentemente, as populações humanas, à semelhança das outras, constituem uma parte de comunidades bióticas e de ecossistemas.

Como ficou atrás referido, um dos traços principais que distinguem as populações humanas das outras populações consiste no grau de dominância de que o homem, como grupo, é capaz (ver Capítulo 6, Secção 2, para efeitos de análise da dominância ecológica). Embora a dominância seja um conceito óbvio e fácil de abordar em termos gerais, é difícil de avaliar quantitativamente. O homem admite, com frequência, que é 100 por cento dominante sobre o ambiente circundante, quando o caso é que poderá estar muito longe disso. Poderá, por certo, instalar em sua casa ou no escritório ar condicionado, e julgar-se independente do clima; porém, continuará a ser muito afectado pelo tempo quente e frio, pelas secas e outros fenómenos climáticos, a menos que também submeta a ar condicionado todas as plantas e animais que lhe servem de alimento. Do mesmo modo, um agricultor poderá pensar que tem o seu campo de milho sob completo controlo, porém, o fósforo poderá estar a perder-se, encosta abaixo, para o oceano a um ritmo por tal forma rápido que, do ponto de vista da sua futura prosperidade, não controla de nenhuma maneira a situação, apenas a compromete! É oportuno referir nesta altura a discussão teórica da «biosfera» versus a «noosfera» (página 53) e as citações de Hutchinson (páginas 54 e 161) e de Leopold (páginas 650 e 651) acerca do lugar do homem nos ecossistemas e do papel por ele desempenhado nos ciclos biogeoquímicos. O completo domínio da natureza não é provavelmente possível, e seria de qualquer forma muito precário, ou instável, uma vez que o homem é um heterótrofo muito «dependente» que vive «alto» na cadeia alimentar. Seria muito mais seguro e muito mais agradável se o homem aceitasse a ideia de que existe um grau desejável de dependência ecológica, o que significaria compartilhar o mundo com muitos outros organismos, em vez de olhar para cada centímetro quadrado como uma fonte possível de alimento e de prosperidade, ou um local para converter em algo artificial. Se o comportamento humano se baseia realmente, e em última instância, na «razão» (ver página 398), torna-se claro que o homem tem (1) de estudar e compreender a forma de crescimento da sua própria população (ver explicação sobre a forma de crescimento da população no Capítulo 7, Secção 8), (2) de determinar quantitativamente quais são a configuração e o volume óptimos de uma população humana relativamente à capacidade de sustentação de uma dada área, e então (3) de estar preparado para aceitar a «regulação cultural» onde a «regulação natural» é inoperante (ou insuficiente ou demasiado tardia).

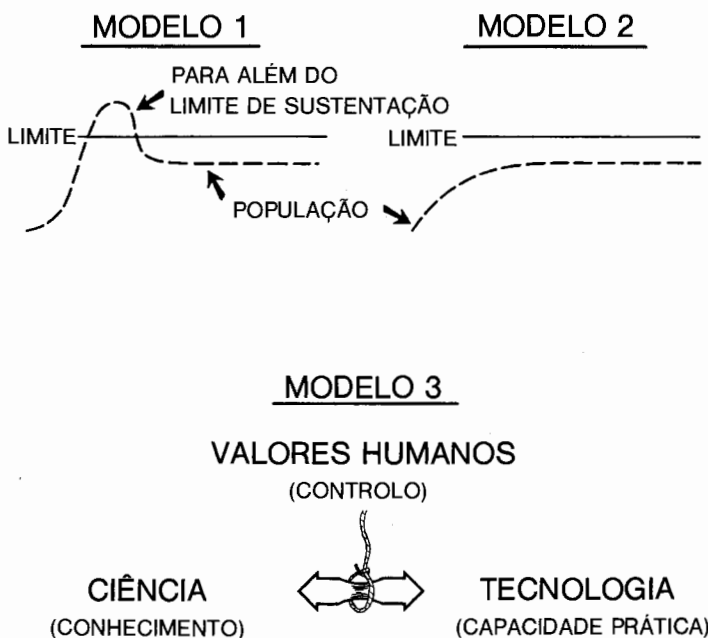
A forma de crescimento da população humana tem sido um dos assuntos mais controversos, o que explica a razão pela qual a sociedade, em conjunto, tenha vacilado quanto à adopção de iniciativas nesta matéria. Ao discutir o «problema da população» humana, muita gente reporta-se a Thomas R. Malthus, cujo famoso *Essay on the Principle of Population* foi objecto de seis edições entre 1798 e 1826. Malthus pôs em destaque o facto, que se demonstrou aplicar-se aos organismos em geral, das populações terem uma capacidade intrínseca de «retroalimentação positiva»

para o crescimento exponencial (ver Secção 7 do Capítulo 7). Isto não significa que as populações ultrapassem *necessariamente* o seu abastecimento alimentar. Malthus não se encontrava advertido de que existe uma diferença entre factores dependentes da densidade e independentes da densidade, ou de que os primeiros podem actuar como retroacção negativa na prevenção da sobrepopulação (ver Secção 10 do Capítulo 7). Malthus não podia tão pouco ter antecipado que a utilização da energia total (e não apenas da energia alimentar) e seus produtos secundários poluentes podem ser, hoje em dia, os factores que limitam o número de pessoas susceptíveis de habitar a Terra. Portanto, não é justo condenar Malthus como um «falso profeta»; deverá antes ficar-se-lhe agradecido por haver clarificado um princípio importante do crescimento da população. O que importa destacar é que o *controlo dependente da densidade não é agora evidente no padrão de crescimento da população humana*; retome-se da página 300 um estudo recente em que se mostra que, à *escala mundial*, o crescimento da população apresenta uma correlação positiva com a densidade (isto é, a população está a crescer mais depressa quando a densidade aumenta, num pronunciado contraste com as populações da maioria dos organismos, nas quais a taxa de crescimento decresce com o aumento da densidade). Sem dúvida, a natalidade e, em menor grau, a taxa de crescimento, começam a declinar nos países industrializados, embora este fenómeno aumente, infelizmente, a razão tão desproporcionada entre pobres e ricos (ver página 657).

Uma coisa é certa: a forma de crescimento da população humana não se ajusta ao modelo sigmóide ou logístico simples, por razões já explanadas na página 295; o crescimento não se deterá «automaticamente» a certo nível de estado de equilíbrio, ao contrário do que acontece com o crescimento de células de levedura num recipiente confinado, onde os indivíduos são imediatamente afectados pelos seus próprios produtos residuais (ver Figura 7-11, página 297). Uma vez que para o homem haverá sempre longo atraso temporal nos «efeitos da auto-aglomeração», e também nos efeitos do uso em excesso de um recurso, a densidade da população tenderá a «transbordar», a menos que haja factores que reduzam rapidamente a taxa de crescimento, *antes* de se começarem a fazer sentir os efeitos perniciosos da aglomeração. Assim, parece que o homem tem duas «opções» básicas, como se ilustra na Figura 21-1. Pode deixar-se continuar, sem restrições, o crescimento da população até que a densidade exceda alguma capacidade vital (alimento, recursos, espaço, poluição, etc.), como ilustra o Modelo 1 (Figura 21-1); então, grande número de pessoas morrerão, serão mortas, ou sofrerão duras privações até que a densidade seja reduzida (ou porventura até que a limitação seja levantada, se isso for possível). Se o controlo não for estabelecido a esse ponto, poderão ocorrer ultrapassagens adicionais do ponto de equilíbrio (ver Figura 7-20). É evidente que algumas áreas da Terra já são tão sobrepopoadas que uma só perturbação desfavorável, como seja uma inundação, um furacão, ou a perda da colheita numa estação, determinará a

morte de milhares, se não de milhões, de pessoas. Como se referiu na Secção 1 deste capítulo, são com demasiada frequência deitadas as culpas por tais mortes às «causas naturais», absolvendo-se assim o homem de toda a responsabilidade (ver Hardin, 1971). A alternativa para o homem consiste em enfrentar o facto de que essas mortes são na realidade provocadas pela sobrepopulação. Uma vez que o homem aceite a responsabilidade, será possível antecipar limites, estabelecer controlos de população (controlo de nascimento, restrições ao uso do solo e da água, conservação de recursos e reciclagem, redução dos «estimulantes de crescimento» de carácter económico, e assim por diante), de tal forma que a densidade permaneça francamente abaixo dos limites críticos, como se ilustra no Modelo 2. Para o conseguir, os valores humanos têm de controlar a interacção entre a ciência (que se pode identificar com a «compreensão») e a tecnologia (que se pode identificar com a «prática»), como se ilustra no Modelo 3.

Em 1959, quando estava a ser preparada a segunda edição deste texto, os livros e os artigos que tratavam da população humana estavam divididos em partes



*Figura 21-1.* Duas «opções» básicas para o futuro crescimento da população humana. É provável o Modelo 1, pelo menos numa escala parcial ou local, caso se permita que o crescimento continue sem restrições obrigatórias até que a densidade «ultrapasse» algum limite ou capacidade vital. O Modelo 2 é possível caso se desenvolvam forças que reduzam fortemente a taxa de crescimento *antes* de se comecarem a sentir os efeitos perniciosos da aglomeração, da poluição, ou do uso excessivo de recursos. Para assegurar que prevaleça a «opção» ilustrada pelo Modelo 2, será necessário que valores humanos, mais do que valores económicos, controlem a interacção entre a ciência e a tecnologia, como se ilustra no Modelo 3. Ver texto para análise mais aprofundada.

aproximadamente iguais quanto à questão do perigo da sobrepopulação. Nessa época, pessoas sensatas e preparadas, tanto nas ciências naturais como sociais, advertiram que o perigo era muito grande, havendo autores igualmente responsáveis (representando também muitas disciplinas) que adoptaram o ponto de vista oposto. Em 1970, os autores são quase unânimes em expressar a necessidade de algum tipo de controlo do crescimento da população humana. Mesmo os «agricultores» mais entusiásticos admitem que a «revolução verde» (e outros avanços técnicos) apenas adiam a altura em que o crescimento tem de ser controlado, especialmente em face do alarmante aumento da proporção entre gente pobre e rica (ver página 657). Presentemente, a controvérsia tomou outra forma, como já se assinalou na Introdução da Parte 3 (ver página 646), que pode, porventura, ser exemplificada pelos dois enunciados seguintes:

1. A tecnologia pode resolver os problemas da população e da poluição.

2. Não há solução técnica para o dilema população e poluição; são necessários condicionalismos éticos, legislativos, políticos e económicos.

O ecologista toma a posição de considerar que ambos os enunciados são correctos, embora cada qual por si seja inadequado como uma base para normas, objectivos ou acção. Se o primeiro enunciado se destinar a ser concretizado, então, deverá ser aceite o segundo.

### **3. COMPONENTES PARA UMA ECOLOGIA HUMANA APLICADA**

Como se destacou neste capítulo, não existem presentemente os meios para aplicar os princípios ecológicos à solução dos problemas da população humana e da poluição, qualquer que seja a sociedade, se bem que esteja a ser rapidamente reconhecida por todo o mundo a necessidade de levar a cabo o ordenamento total do ecossistema. Para o caso do homem ter de administrar o homem, assim como os recursos de que depende, então, terão de ser realizadas todas ou algumas das seguintes reformas e actuações (os números das páginas referem-se às secções do texto em que se examinou o conteúdo ecológico do número em questão):

1. Eliminação de todas as restrições sobre planeamento familiar, controlo da natalidade e aborto, por forma a que seja possível restringir o número de descendentes aos que podem ser amados, educados e mantidos como indivíduos de qualidade, dentro dos limites dos recursos e do espaço locais (tornando assim o ritmo do crescimento mais ajustável à capacidade de sustentação, tal como acontece com muitas populações animais bem reguladas; página 315).



2. Planeamento regional do uso do solo (zonagem total), como um meio de controlar o volume e a distribuição da população e de assegurar a existência de, pelo menos, um terço de espaço livre nas áreas metropolitanas novas e desenvolvidas; isto requer a criação de comissões ambientais com autoridade para levar por diante planos estatais, regionais e nacionais que tenham sido estudados a fundo, revistos e aprovados por processos democráticos (análogo ao «controlo territorial» nas populações naturais; páginas 335-338).

3. Nova orientação nos métodos de tributação no sentido de reduzir grandemente os «estímulos ao crescimento», à medida que cresce a densidade da população e a pressão sobre os recursos (análogo à inibição do crescimento em populações naturais; páginas 51-53).

4. Maior ênfase nas leis e tratamento do ambiente e da protecção do consumidor (páginas 700-704).

5. Um consenso sobre o que constitui a população óptima, no sentido de proporcionar um «ponto fixo» para aplicação dos controlos de retroacção negativa, de acordo com os números 1 a 4 atrás listados (páginas 87, 675; ver também E. P. Odum, 1970; Taylor, 1970).

6. Internalização do custo para ciclos completos de produtos, com o objectivo de evitar o revés que ocorre quando a produção, a poluição e os custos de reciclagem são considerados separadamente (página 704). O tomar em consideração os ciclos completos de produtos também deve aplicar-se ao novo plano dos sistemas agrícolas, por forma a reduzir os desperdícios de recursos e a poluição. Isto significa dar maior importância à qualidade, à diversidade, à resistência às doenças, e assim por diante, do que à produção como tal (ver páginas 70-75, 655).

7. Desenvolvimento de uma «economia de nave espacial», em que se ponha mais ênfase na qualidade da reserva principal e dos recursos humanos do que nas taxas de produção e consumo como tais, e deslocamento dos estímulos, na promoção pública, da quantidade para a qualidade, por forma a evitar o «esbanjamento» (ver páginas 85 e 646).

8. Reciclagem e conservação rigorosas da água e de todos os recursos mineis e biológicos (ver páginas 135, 653-655).

9. Método do produto secundário na eliminação dos resíduos, incluindo a administração de resíduos que combina o tratamento terciário e a sua recuperação com o recreio e a protecção das bacias hidrográficas e do ar (ver páginas 95-700).

10. Reconhecimento geral de que a cidade depende do espaço rural verde para todos os seus recursos vitais (ar, água, alimentos), e de que o campo depende da cidade para a maioria dos seus recursos económicos, por forma a que o actual confronto político suicida entre as populações urbana e rural dê lugar a uma preocupação política integrada pelo complexo urbano-rural considerado como um ecossistema (ver páginas 43, 676, 814).

11. Um deslocamento de ênfase, na ciência dos sistemas, da fórmula de curto prazo «um problema, uma solução», ou da «fixação tecnológica rápida», para o modelo da solução de grandes problemas a longo prazo (isto é, um deslocamento, na «inventiva», da preocupação pela parte para o exame do todo; ver Prefácio e página 495).

12. Uma maior insistência, em matéria de educação (da escola primária à formação técnico-profissional), no princípio da unidade total do homem e do ambiente, isto é, na ecologia do ecossistema (páginas 646-648).