



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ



Simpósio de Ecologia Teórica

**A teoria ecológica: perspectivas e
avanços futuros nos últimos dez anos
de pesquisa no Brasil**



A teoria ecológica: perspectivas e avanços futuros nos últimos dez anos de pesquisa no Brasil

Organizadores

Francisco Carlos Barboza Nogueira

Carla Ferreira Rezende

Rafael Dias Loyola

Rogério Parentoni Martins

1ª Edição

Fortaleza
2013

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca de Ciências e Tecnologia

T288 A Teoria ecológica: perspectivas e avanços futuros nos últimos dez anos de pesquisa no Brasil. / Francisco Carlos Barboza Nogueira, *et al.* (Orgs.). – Fortaleza: 2013.
104 f. : il. color., enc. ; 28 cm.

Coletânea de artigos apresentados no 3º Simpósio de Ecologia Teórica, redigidos por: Ricardo Iglesias Rios, Ronaldo Angelini, Timothy Peter Mouton, Lucas Del Bianco Faria, Marco Aurélio Ribeiro Mello, Luiz Drude de Lacerda, Rozane Valente Marins e Francisco José da Silva Dias.

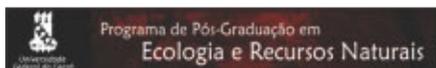
1. Ecologia. 2. Simposio. 3. Coletâneas. I.Nogueira, Francisco Carlos Barboza (Org.).
II.Título.

AGRADECIMENTOS

À UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
UFC



AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS/UFC



AOS PATROCINADORES:

BANCO O NORDESTE



COMPANHIA ENERGÉTICA DO CEARÁ



INSTITUTO NACIONAL DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA DE
TRANSFERÊNCIA DE MATERIAIS CONTINENTE-OCEANO



Este volume faz parte dos objetivos
do INCT-TMCOcean.

APOIO:

CONSELHO NACIONAL DE DESENVOLVIMENTO CIENTÍFICO E
TECNOLÓGICO –CNPq



FUNCAP



INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS



SOCIEDADE DE ECOLOGIA DO BRASIL



INSTITUIÇÕES PARCEIRAS:

ASSOCIAÇÃO CAATINGA



ECOCOLETA SOLUÇÕES AMBIENTAIS



GEOCONSULT CONSULTORIA, GEOLOGIA E MEIO AMBIENTE LTDA.





ASSESSORIA E CONSULTORIA AGROAMBIENTAL



SECRETARIA EXECUTIVA

Aos membros do grupo de estudantes do PPGERN que se reunia quinzenalmente para estudar Teoria Ecológica a partir dos “papers” clássicos contidos no livro Fundamentos de Ecologia de Leslie Real e James Brown, pela coragem e determinação de enfrentarem o desafio do III Simpósio de Ecologia Teórica: Francisco Carlos Barboza Nogueira, Alípio José de Souza Pacheco Filho, Andréa Pereira Silveira, Bruno Souza de Menezes e Francyregis Araújo Nunes.

SOBRE OS ORGANIZADORES

Francisco Carlos Barboza Nogueira. Possui graduação em Agronomia pela Universidade Federal do Ceará (1983), mestrado em Agronomia (Solos e Nutrição de Plantas) pela Universidade Federal do Ceará (1991), doutorado em Ecologia e Recursos Naturais/UFC em 2012. Trabalha como analista ambiental do Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Atualmente, está prestando serviço no Laboratório de Análise de Sementes – LAS do Departamento de Fitotecnia da UFC, através de um termo de cooperação técnica entre IBAMA e UFC. Tem experiência na área de germinação de sementes de espécies da caatinga e em manejo de espécies arbóreas da caatinga, no Nordeste semiárido brasileiro. fcbarbozanogueira@hotmail.com

Carla Ferreira Rezende. Possui graduação em Licenciatura Plena em Ciências Biológicas na Universidade Estadual do Rio de Janeiro, Mestre em Biociências Nucleares, área de concentração Ecologia pela Universidade Estadual do Rio de Janeiro e Doutorado em Ecologia pela Universidade Federal do Rio de Janeiro. Atualmente é Professor adjunto da Universidade Federal do Ceará. Linha de pesquisa é de Ecologia Aquática. É pesquisadora associada do Museo de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN), onde trabalha sobre tutoria do Dr. Javier Lobón-Cerviá desde 2008 quando a pesquisadora fez doutorado sanduíche através do programa Capes PDEE. Participou 2010 como representante da Universidade Federal do Ceará no programa Movilidad de Profesores Brasileños da Fundacion Carolina (Espanha). Atualmente é revisora de quatro periódicos científicos e atuou em 2007/2008 como editora executiva do período eletrônico *Oecologia Brasiliensis*. carlarezende.ufc@gmail.com

Rafael Dias Loyola. Rafael Loyola é mineiro, doutor em Ecologia pela UNICAMP e Mestre em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre pela UFMG. É bolsista de produtividade em pesquisa do CNPq, professor do departamento de ecologia da UFG e professor permanente dos programas de pós-graduação em Ecologia da UFG e da UNICAMP. É editor associado dos periódicos "Diversity and Distributions", "Conservation Letters", "Biological Conservation", "BMC Ecology" e editor-chefe do periódico "Natureza & Conservação". Rafael é também assessor científico de diversos periódicos e órgãos de fomento internacionais e nacionais. Trabalha com ecologia teórica e aplicada, com ênfase em biogeografia da conservação, planejamento sistemático para a conservação, modelagem de nicho ecológico e mudanças climáticas globais. Seus principais interesses são os aspectos teóricos e metodológicos da seleção de áreas prioritárias para a conservação e os efeitos das mudanças climáticas globais sobre a biodiversidade. rdiasloyola@gmail.com

Rogério Parentoni Martins. Graduado e licenciado em História Natural pela Universidade Federal de Minas Gerais (1974), mestrado em Ecologia pela Universidade Estadual de Campinas (1980) e doutorado em Ecologia pela Universidade Estadual de Campinas (1991). Pós-doutorado no Departamento de Zoologia da Universidade da Florida, Gainesville. Aposentado pela UFMG onde coordenou por 5 anos o programa de pós graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre. Atualmente é professor-visitante no Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará, Fortaleza. Foi coordenador de área da CAPES e CNPq. Tem experiência na área de Ecologia e Comportamento, com ênfase em Ecologia Teórica, atuando principalmente nos seguintes temas: filosofia da ecologia, interdisciplinaridade, biodiversidade, educação, desenvolvimento sustentável e conservação. wasp@icb.ufmg.br

SOBRE OS AUTORES

Ricardo Iglesias-Rios. Possui graduação em História Natural pela Universidade Federal do Rio de Janeiro (1969), especialização em Genética pela Universidade Federal do Rio de Janeiro (1983) e doutorado em Ecologia pela Universitat de Barcelona (1988). Atualmente é Professor Adjunto da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Docente do Centro Universitário de Ensino A Distância do Estado do Rio de Janeiro e Coordenador do Centro Universitário de Ensino A Distância do Estado do Rio de Janeiro. Tem experiência na área de Ecologia. Atuando principalmente nos seguintes temas: Tamanho do Corpo - Biomassa, Populações, Insetos. rir@biologia.ufrj.br

Ronaldo Angelini. Possui graduação em Ecologia pela Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (1991), mestrado em Ciências da Engenharia Ambiental pela Universidade de São Paulo (1995) e doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais pela Universidade Estadual de Maringá (2002). Realizou seu pós-doutoramento no Departamento de Zoologia da Universidade de Cape Town, na África do Sul (2006-2007). É professor adjunto I na UFRN (Universidade Federal do Rio Grande do Norte) no Departamento de Engenharia Civil desde 02/2010, ministrando aulas para os cursos de graduação em Engenharia Ambiental e Ecologia. Orientador dos Cursos de Mestrado/Doutorado: Ecologia (UFRN - Natal), Desenvolvimento e Meio Ambiente (Prodema - UFRN - Natal), Evolução & Ecologia (UFG - Goiânia) e do curso de Mestrado em Engenharia Sanitária (UFRN - Natal). Tem experiência na área de Ecologia, com ênfase em Modelos Ecosistêmicos (Ecopath with Ecosim) para subsidiar o manejo pesqueiro atuando ainda em ecologia aquática e educação e divulgação científica-ambiental. ronangelini@yahoo.com.br

Timothy Peter Moulton. Possui graduação em Bachelor Of Science with Honours - University of Sydney (1967), mestrado em Ecology Graduate Group - University of California (1974) e doutorado em Biological Sciences - Macquarie University (1980). Atualmente é professor adjunto da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Tem experiência na área de Ecologia, teórica e aplicada, atuando principalmente nos seguintes temas: ecologia de córrego (rede trófica, espécie chave, experimento de exclusão), funcionamento do ecossistema de rio (fluxo de carbono, metabolismo), avaliação de sistemas aquáticos, conservação aquática. moulton@uerj.br

Lucas Del Bianco Faria. Possui graduação em Ciências Biológicas / Bach pela Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (1999), mestrado em Ciências Biológicas (Zoologia) pela Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (2001) e doutorado em Ciências Biológicas (Zoologia) pela Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho e estágio no exterior pela University of Guelph (2005) e pós-doutorado pelo Laboratório Nacional de Computação Científica (2008). Atualmente professor da Universidade Federal de Lavras. Vem atuando nas áreas de ecologia teórica e modelagem matemática; ecologia de interações e de redes tróficas; ecologia comportamental. lfaria@dbi.ufla.br

Marco Aurelio Ribeiro Mello. Biólogo formado pela UFRJ, mestre em Ecologia pela UERJ e doutor em Ecologia pela Unicamp, fez pós-doutorado e trabalhou como pesquisador na Universität Ulm da Alemanha. Atualmente trabalha como professor na UFMG e atua como consultor de várias revistas científicas e agências de fomento à ciência nacionais e internacionais, além de ser o secretário de divulgação científica da Sociedade Brasileira para o Estudo de Quirópteros. Sua principal linha de pesquisa são os mutualismos entre animais e plantas. Em seus projetos, combina modelagem de redes com observações naturalistas e experimentos em campo. Seus principais modelos de estudo são morcegos, abelhas e as plantas-alimento destes animais. Divulga suas

atividades no site: <http://web.me.com/marmello.marmello@gmail.com>

Luiz Drude de Lacerda. Possui graduação em Biologia pela Universidade Federal do Rio de Janeiro (1977), Mestrado em Ciências Biológicas (Biofísica) pela Universidade Federal do Rio de Janeiro (1980) e Doutorado em Ciências Biológicas (Biofísica) pela Universidade Federal do Rio de Janeiro (1983). Pesquisador IA do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Professor Titular da Universidade Federal Fluminense. Em 2013 tornou-se Professor Titular da Universidade Federal do Ceará. Foi membro em quatro (04) mandatos do Comitê Assessor CA-EL do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Foi membro do Comitês de Assessoramento da Área de Geociências e da Área Multidisciplinar da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior. É Professor da Universidade Federal do Ceará e Coordenador Acadêmico do Instituto de Ciências do Mar da UFC, Membro do Scientific Steering Committee do Land-Ocean Interaction in the Coastal Zone- International Geosphere Biosphere Program (LOICZ-IGBP), Membro do Conselho Científico da International Society for Mangrove Ecosystems e Professor Visitante da Université de Toulon et du Var, França, entre 1998 e 2006. Coordenou o Instituto do Milênio Transferência de Materiais na Interface Continente-Oceano (2005-2008), e atualmente coordena o Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia de Transferência de Materiais Continente-Oceano. É membro do Comitê Diretor do Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas e Coordenador da Sub-Rede de Mudanças Climáticas e Oceanos da Rede Clima do Ministério da Ciência e Tecnologia. Foi eleito, em 2009, membro da Academia Brasileira de Ciências. É membro do CA de Ciências Ambientais do CNPq. Em 2011 recebeu o Prêmio Bunge, na categoria Vida e Obra na área de Oceanografia. Possui experiência na área de Ecologia, com ênfase em Biogeoquímica e Contaminação Ambiental, atuando principalmente nos seguintes temas: ambientes costeiros, contaminação ambiental, metais pesados, biogeoquímica de ecossistemas tropicais, monitoramento ambiental e capacidade suporte de ecossistemas, impacto da mudanças climáticas globais na biogeoquímica de ecossistemas. ldrude@pq.cnpq.br

Rozane Valente Marins. Possui graduação em Química (1982), mestrado e doutorado em Geociências (Geoquímica) pela Universidade Federal Fluminense (1988, 1998 respectivamente). Atualmente é professora adjunto IV da Universidade Federal do Ceará, sócia efetiva da Sociedade Brasileira de Química - Regional do Ceará e bolsista do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico do comitê de Oceanografia. Retornou ao Ministério da Ciência e Tecnologia devido à anistia decretada pela Lei nº 8.878, de 11 de maio de 1994. Tem experiência na área de Geoquímica e Química Ambiental, Oceanografia Química e Ecologia de Ecossistemas, atuando principalmente nos seguintes temas: transferência de materiais continenteoceano, indicadores ambientais, bacias do nordeste oriental, biogeoquímica do mercúrio e outros metais-traço, e monitoramento ambiental marinho. rozane.marins@pq.cnpq.br

Francisco José da Silva Dias. Possui graduação em Geologia (2005) e Mestrado em Ciências Marinhas pela Universidade Federal do Ceará (2007), com Doutorado em Oceanografia Física pelo Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo (2011). Fez pós-doutoramento ligado a Rede Clima (MCTI), desenvolvendo projeto junto ao Instituto de Ciências do Mar/Labomar/UFC. Atualmente é Professor Adjunto no Departamento de Oceanografia e Limnologia da Universidade Federal do Maranhão. Tem experiência nas áreas de Geoquímica de Ambientes Costeiros, Limnologia de grandes reservatórios e Oceanografia, com ênfase em Oceanografia Física, atuando principalmente nos seguintes temas: Transporte de Materiais, Dispersão de Nutrientes em Grandes Lagos e Reservatórios, Hidrodinâmica de Plataforma Continental e Estuários, Mapeamento de Plumas Estuarinas. geofranzedias@yahoo.com.br

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	III
SOBRE OS ORGANIZADORES	VII
SOBRE OS AUTORES	VIII
LISTA DE FIGURAS	X
APRESENTAÇÃO	XIII
INTRODUÇÃO	1
Capítulo 1: Há avanços teóricos notáveis na ecologia nos últimos dez anos? Sim.	
Ricardo Iglesias-Rios	5
Capítulo 2: Teoria ecológica e manejo ecossistêmico da pesca.	
Ronaldo Angelini	18
Capítulo 3: Qual o papel das forças de interação de uma rede trófica?	
Lucas Del Bianco Faria	31
Capítulo 4: Redes de dispersão de sementes: pequenos mundos mutualistas.	
Marco Aurelio Ribeiro Mello	46
Capítulo 5: Funcionamento de ecossistema e a interface com a comunidade ecológica.	
Timothy Peter Moulton	69
Capítulo 6: O paradoxo Ártico: A foz dos estuários dos rios árticos e dos rios semiáridos são semelhantes? O que os rios árticos têm em comum com os rios do semiárido do NE quando chegam ao mar.	
Luiz Drude de Lacerda, Rozane Valente Marins, Francisco José da Silva Dias	84

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama de uma rede trófica onívora com aporte alóctone na espécie consumidora e preferência alimentar (p_1). P , espécie de predador onívoro; C , espécie de consumidor; R , espécie de recurso; A , aporte alóctone

Figura 2. Análise de bifurcação dos dois modelos (eq. 10 e 11) para diferentes valores de preferência alimentar do predador (p_2 – ver nos gráficos os valores utilizados). Os gráficos mostram as densidades totais de longo prazo da rede trófica ($R^*+C^*+P^*$) frente a variação da capacidade suporte do recurso (K). A : rede trófica onívora com termo de preferência fixa; B rede trófica onívora com termo de preferência variável. Valores dos parâmetros: $R_0=0,16129$; $R_{02}=0,5$; $C_0=0,5$; $x_c=0,4$; $x_p=0,08$; $y_c=2,009$; $y_{pr}=2,0$; $y_{pc}=5$; $p_1=0,5$; $S=0,1$

Figura 3. Séries temporais dos dois modelos (eq. 10 e 11) resultando em dinâmicas populacionais diferentes e extinções de espécies de acordo com os valores de preferência alimentar (p_2). A ($p_2=0,2$ – preferência no consumidor), C ($p_2=0,5$ – sem preferência) e E ($p_2=0,9$ – preferência no recurso): rede trófica onívora com termo de preferência fixa; B ($p_2=0,2$ – preferência no consumidor), D ($p_2=0,5$ – sem preferência) e F ($p_2=0,9$ – preferência no recurso): rede trófica onívora com termo de preferência variável. Valores dos parâmetros: $R_0=0,16129$; $R_{02}=0,5$; $C_0=0,5$; $x_c=0,4$; $x_p=0,08$; $y_c=2,009$; $y_{pr}=2,0$; $y_{pc}=5$; $p_1=0,5$; $S=0,1$; $K=1,5$

Figura 4. Análise de bifurcação dos dois modelos (eq. 10 e 11) para diferentes valores de preferência alimentar do predador (p_2). Os gráficos mostram as densidades médias mínimas de curto prazo da rede trófica total ($R+C+P$) frente a variação da capacidade suporte do recurso (K). A : rede trófica onívora com termo de preferência fixa; B rede trófica onívora com termo de preferência variável. Valores dos parâmetros: $R_0=0,16129$; $R_{02}=0,5$; $C_0=0,5$; $x_c=0,4$; $x_p=0,08$; $y_c=2,009$; $y_{pr}=2,0$; $y_{pc}=5$; $p_1=0,5$; $S=0,1$

Figura 5. No primeiro estudo de redes da história (Euler 1741), vemos como a cidade de Königsberg na Prússia (atual Kaliningrado, na Rússia) foi modelada como um grafo, onde os círculos cinza representam as partes da cidade e as linhas pretas representam as pontes. Para resolver o famoso problema das “Sete Pontes de Königsberg” (“é possível caminhar pela cidade passando por todas as pontes, mas apenas uma vez por cada uma?”), toda informação desnecessária foi descartada e ficou apenas o que interessava para achar a solução. Nasceram assim as teorias de grafos e de redes

Figura 6. O grafo publicado no estudo pioneiro que trouxe a teoria de redes para a Ecologia, no século XIX. Modelou-se uma teia trófica, incluindo também os níveis tróficos aos quais cada grupo de organismos pertencia

Figura 7. Em redes complexas de diferentes tipos, a distribuição dos números de conexões de cada vértice costuma seguir os três modelos principais representados. A grande maioria das redes tem uma distribuição livre de escala que segue uma lei de potência, porém a maioria das redes mutualistas se adequa mais à uma distribuição de ampla escala, seguindo uma lei de potência truncada. Nas fórmulas, k é o número de conexões de um dado vértice, γ é uma constante, e k_x é o valor de truncagem

Figura 8. Em uma rede aninhada, as conexões dos vértices menos conectados representam um subconjunto das conexões dos vértices mais conectados. No exemplo

da figura, isso vale tanto para os animais (A_n) quando para as plantas (P_n), em uma rede de dispersão de sementes hipotética. O aninhamento é um padrão bem comum em mutualismos facultativos

Figura 9. A partir de uma rede de dispersão de sementes originalmente bipartida representa em (A) (morcegos como triângulos na esquerda, plantas como círculos na direita) pode-se fazer uma projeção unipartida de cada um dos lados (i.e. animais ou plantas). No exemplo, fez-se uma projeção apenas dos morcegos (B). Nesse grafo unipartido, as conexões representam sobreposição de nicho, ou seja, dois morcegos estão conectados, se comem pelo menos uma mesma planta em comum. A rede foi feita a partir de dados coletados na Ilha de Barro Colorado, Panamá, durante vários anos

Figura 10. Redes mutualistas de diferentes tipos, formadas por animais de diferentes grupos, têm em geral uma estrutura bem parecida. Contudo, analisando-se os detalhes e representando-se as redes de outras formas, é possível ver onde estão as diferenças. (A) Rede de dispersão de sementes entre aves e plantas de Porto Rico (Carlo et al. 2003), (B) rede de dispersão de sementes entre morcegos e plantas em uma Mata Atlântica brasileira (Passos et al. 2003), (C) rede de polinização entre abelhas coletoras de óleo e flores de óleo em uma Caatinga brasileira (Bezerra et al. 2009), (D) rede de polinização entre vespas sociais e plantas em um Cerrado brasileiro (Mello et al. 2011a). O tamanho dos vértices é proporcional ao seu número de conexões, e a largura da linha é proporcional à frequência de interação entre as espécies

Figura 11. Em uma rede hipotética, pode-se exemplificar como diferentes têm diferentes papéis funcionais e pertencem a diferentes módulos. Vamos supor que esta é uma rede de dispersão de sementes e que os triângulos são morcegos e os círculos são plantas. De cara, vê-se que algumas espécies são hubs, pois têm mais conexões do que outras (vértices 1, 2, 3, 4 e 12). Além disso, há diferentes módulos na rede, representados por tons de cinza, onde as espécies estão mais conectadas entre si do que com outras espécies da rede; eles são equivalentes a guildas na comunidade. Uma espécie de planta (vértice 11), além de ter muitas conexões, distribui suas conexões por diferentes módulos, então pode ser chamada de conector. Assim, pode-se representar as espécies com símbolos de diferentes tamanhos, de modo que vértices maiores são mais importantes para manter a estrutura da rede

Figura 12. Em uma das poucas redes de dispersão de sementes mistas estudadas até agora, feita com dados do Peru (Gorchov et al. 1995), aves e morcegos se organizaram em módulos diferentes (representados pelos tons de cinza), com cada grupo cuidando mais de uma parte das plantas dispersadas. Losangos representam morcegos, triângulos representam aves e círculos representam plantas

Figura 13. Mesmo considerando-se apenas um grupo de dispersores em uma rede, notam-se módulos de espécies mais conectadas entre si do que com outras. Nessa rede do exemplo, entre morcegos e plantas na Ilha de Barro Colorado, Panamá, a composição dos módulos (representados pelos tons de cinza e pelos números dentro de cada vértice) segue apenas em parte o que se poderia prever com base nas preferências de determinados gêneros de morcegos por determinados gêneros de plantas. Contudo, a estrutura observada é mais complexa, e espécies que são frugívoras secundárias ou oportunistas complementam o serviço dos frugívoros especializados

Figura 14. Em outra rede de dispersão de sementes por morcegos, feita a partir de dados da Mata Atlântica brasileira (Hayashi 1996), pode-se observar que os frugívoros mais

especializados (i.e. que dependem de frutos para viver, como *Sturnira lilium*) estabelecem mais conexões do que os frugívoros secundários ou oportunistas (como *Glossophaga soricina*). Portanto, um especialista do ponto de vista ecológico pode ser considerado como um generalista do ponto de vista das redes. O tamanho dos vértices é proporcional ao seu número de conexões, e a largura da linha é proporcional à frequência de interação entre as espécies

Figura 15. Distribuição de Hg em testemunho datado de sedimento de fundo de plataforma continental coletado na área da pluma do Rio Paraíba do Sul, RJ. Adaptado de Lacerda et al. (1993)

Figura 16. Dinâmica hidrológica na interface continente-oceano em rios que deságuam no Oceano Ártico, modificado de Graydon et al. (2009)

Figura 17. Balanço de água nos estuários do Rio Jaguaribe (CE) e de Contas (BA). Modificado de Dias et al. (2011)

Figura 18. Dinâmica hidrológica na interface continente-oceano de rios do litoral semiárido do litoral nordeste brasileiro

APRESENTAÇÃO

Perto de completar 40 anos, a Ecologia no Brasil cresceu significativamente no que tange a publicação de artigos em revistas internacionais de alto impacto e formação de novos pesquisadores. Isto só foi possível devido à criação dos quatro primeiros Programas de Pós-Graduação em Ecologia no Brasil, sediados na Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), Universidade Federal de Brasília (UnB), Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP) e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Na última década, o crescimento desses programas tornou-se ainda mais significativo e, com isso, áreas que até 2007 eram descobertas passaram a contar com a criação de novos cursos, como no caso do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará (UFC).

Em 2004, no intuito de nortear o progresso dos ecólogos brasileiros na elaboração de novas teorias, de propiciar uma reflexão crítica sobre as contribuições teóricas dos últimos anos e de dar início à discussão de uma identidade para a ecologia brasileira, foi realizado, na Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), o I Simpósio de Ecologia Teórica. Dois anos depois, o Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ) promoveu o II Simpósio de Ecologia Teórica, em comemoração aos seus 15 anos de criação e ao relançamento do periódico *Oecologia Brasiliensis* (atualmente *Oecologia Australis*), reforçando sua proposta inicial de publicação de sínteses e revisões sobre avanços ecológicos no Brasil.

Devido à grande repercussão dos dois eventos anteriores na Academia e ao avanço da ecologia teórica no Brasil, os estudantes da primeira turma do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UFC entenderam oportuno promover o III Simpósio de Ecologia Teórica, no Campus do Pici, em Fortaleza, Ceará, entre 13 a 15 de abril de 2011. Com uma rica programação científica e palestrantes brasileiros renomados no Brasil e exterior, o III SET reuniu estudantes de graduação e pós-graduação vindos de todo o Brasil, de diversas áreas do conhecimento, como, ecologia, biologia, agronomia e ciências florestais. Tratou, na ocasião, de temas como: avanços teóricos notáveis na ecologia, abordagens teóricas sobre estudos de populações e comunidades, redes complexas e redes de dispersão de sementes, e funcionamento de ecossistemas perante mudanças climáticas.

O livro **A teoria ecológica: perspectivas e avanços futuros nos últimos dez anos de pesquisa no Brasil** só foi possível graças à disponibilização dos temas apresentados por parte dos palestrantes. Por desconhecidos acasos, nem todos puderam disponibilizar seus escritos a tempo de materialização deste livro. Contudo, acreditamos que ele representa a síntese do que, em essência, foi discutido. Por fim, esperamos que este livro leve conhecimento e informação para os antigos e novos egressos nessa ciência tão maravilhosa e desafiante que é a Ecologia.

Francisco Carlos Barboza Nogueira
Presidente do III Simpósio de Ecologia Teórica

Introdução

A diversidade de abordagens expressa nos seis capítulos desse livro é limitada, mas é expressiva amostra da diversidade de interesses teóricos despertada pela ecologia em estudantes e pesquisadores brasileiros, desde que os primeiros cursos de pós-graduação foram implantados em nosso país há 40 anos. O III Simpósio de Ecologia Teórica (III SET) aconteceu na Universidade Federal do Ceará e possibilitou que essas demonstrações de consideração pela teoria viessem a público por meio desse livro. Não obstante o manifesto interesse, é necessário maior esforço para que os estudos teóricos desenvolvidos no Brasil tenham maior visibilidade internacional. A maioria de nossas contribuições são tímidas comparadas àquelas produzidas por pesquisadores de países nos quais a ecologia vem se desenvolvendo há mais de um século. A despeito de nossa defasagem temporal, pesquisadores em várias universidades brasileiras tem-se destacado no esforço de formar doutores em ecologia teoricamente bem preparados e conscientes do papel fundamental que a teoria desempenha na evolução do conhecimento científico. Minha expectativa é a de que a partir desses esforços importantes, nos próximos 20 anos, a ampliação do conhecimento teórico em ecologia tenha se difundido significativamente nas universidades brasileiras. Em especial porque somos um país “megadiverso e carecemos de iniciativas que tenham efetividade para o manejo e conservação dessa “megadiversidade” e, conseqüentemente, na manutenção de serviços ecossistêmicos essenciais. A ecologia teórica terá um papel de destaque na formulação ou aperfeiçoamento de teorias e modelos que subsidiarão ações efetivas de manejo e conservação em diversas regiões no Brasil.

Ricardo Iglesias-Rios inicia de modo suavemente provocador a sequência de capítulos que integram o presente livro. Desafia os biólogos que pensam ser a seleção natural senão o único, o mecanismo mais importante e amplamente difundido (deriva genética seria secundário devidos às condições restritivas para sua ocorrência) por intermédio do qual mudanças evolutivas fenotípicas são efetuadas através de gerações. Iglesias- Rios também argumenta sobre a necessidade de se tornar mais robusto o arcabouço teórico do sistema de teorias evolutivas por meio de “uma pequena reforma, sic” que se daria através da incorporação de teorias e evidências obtidas recentemente pela biologia molecular e do desenvolvimento. Concordo com o autor que novas evidências devem ser incorporadas ao arcabouço teórico do sistema de teorias evolutivas, mas também considero o peso considerável dos muitos exemplos de bactérias a angiospermas sobre a ação ecológica de variáveis ambientais na seleção de características fenotípicas que aumentam as chances de sobrevivência e reprodução. Se estas características continuarem adaptativas serão incorporadas e continuamente transmitidas a indivíduos de sucessivas gerações. Por isso mesmo, a teoria de evolução por meio de seleção natural é considerada a teoria mais robusta da ecologia. Porém, John Endler sustenta que não são mais necessários exemplos sobre seleção natural para que nos convençamos de sua importância, mas sim precisamos saber por que a seleção natural ocorre com tanta frequência e em amplitude taxonômica tão vasta. Para ele é necessário também entender porque algumas características fenotípicas são mais sujeitas à seleção do que outras. Enfim, quem sabe a “pequena reforma” que Iglesias Rios vê como necessária para dar mais robustez ao sistema de teorias evolutivas, não poderá contribuir para resolver essas questões?

O capítulo a seguir é de autoria de Ronaldo Angelini. O pesquisador tem

formação em ecologia aplicada e utiliza modelos matemáticos e computacionais. Em seu capítulo apresenta a estrutura do modelo de balanço de massa em um ecossistema (ECOPATH), com a finalidade de entender o comportamento de estoques pesqueiros, uma tarefa importante dos pontos de vista econômico (a pesca em rios e oceanos é uma atividade econômica importante para muitos países) e de manejo e conservação (estoques de muitas espécies, outrora abundantes, estão ameaçados pela sobrepesca). Após descrever um breve histórico sobre a evolução de modelos hoje apresentados na maioria dos livros textos de ecologia, a exemplo de Lotka&Volterra, examina em maiores detalhes modelos mais complexos que foram aperfeiçoados ou propostos. Embora seja entusiasta da necessidade de utilização de modelos para ajudar a solucionar problemas ecológicos complexos e relativamente urgentes, Angelini reconhece a limitação dos modelos e a necessidade óbvia de que sejam aperfeiçoados. Aliás, necessidade que se aplica a modelos de quaisquer naturezas, do mesmo modo como Iglesias-Rios propõe para o sistema de teorias evolutivas.

No terceiro capítulo, Lucas Bianco de Faria também trata a modelagem ecológica sob um aspecto distinto do que foi abordado no capítulo imediatamente anterior. O foco do autor é sobre como as espécies se estruturam em uma comunidade e como variam as forças de interação. Para tratar de interações complexas como as que ocorrem em nível de comunidades e ecossistemas, a utilização de modelos simplificados, mas que têm a capacidade de descrever e prever o comportamento desses sistemas, é um recurso óbvio, legítimo e por isso deve ser utilizado. Porém, ao criá-los e utilizá-los, teóricos devem reconhecer e admitir seus pontos fracos antes de enfatizar, às vezes em excesso, seus pontos considerados fortes. Faria tem o cuidado de tratar os modelos de redes tróficas com parcimônia e ao rever estudos empíricos sobre o tema, tenta mostrar a validade desses modelos para entender como as forças de interação são capazes de estruturar e manter a estabilidade de comunidades e ecossistemas. Uma conclusão que retira da revisão da literatura a respeito do tema é a de que a preferência alimentar tem um papel de destaque na promoção da dinâmica de redes tróficas independentemente do tipo considerado. Apesar de ser uma generalização importante, Faria adverte que o impacto da variação da preferência alimentar torna complexa a tarefa de prever os efeitos da variação das forças de interação sobre a estabilidade de redes tróficas. A partir desse ponto trabalha com modelos do tipo Lotka & Volterra e modifica um modelo de onivoria, mostrando que exploração de modelos analíticos previsivos sobre a intensidade das forças de interação em redes tróficas poderá ser promissora: a aplicação desses modelos teria a vantagem de reduzir os níveis de incertezas acerca de conseqüências de impactos ambientais sobre a estabilidade, persistência da estrutura e funcionamento comunidades e ecossistemas.

Alguns pesquisadores brasileiros em ecologia de comunidades, tal qual Faria, têm enfatizado recentemente a potencialidade que modelos de redes detêm, como subsídio para entender a estrutura e funcionamento de comunidades. Porém, há algumas décadas já houve tentativas descritivas semelhantes, mas sob limitações metodológicas, especialmente devido à carência de recursos computacionais que permitissem análises detalhadas de comunidades complexas. Atualmente é possível analisar simultaneamente um conjunto expressivo de interações, evidenciar padrões e mecanismos que os causam. O capítulo de Marco Aurélio Ribeiro Mello é um desses exemplos. Neste capítulo, Mello proporciona um breve histórico sobre a utilização da abordagem de rede em estudos sobre mutualismos, concentrando-se especificamente

nas interações que promovem dispersão de sementes. A perspectiva de que redes de mutualistas dispersores de sementes tenham características semelhantes a outras redes complexas, tais como a de polinizadores, é discutida por Mello. Uma conclusão previsível é a de que devido a semelhanças topológicas entre redes distintas haveria a possibilidade de que estas sejam estruturadas por meio da ação dos mesmos tipos de processos. Todavia, há também diferenças entre elas, como se poderia esperar. Redes de dispersão de sementes, por exemplo, parecem ter mais coesão que as redes de polinização. Mello discute também a dissintonia entre conceitos de rede e ecológicos, exemplificando que um especialista ecológico estudado sem utilização da teoria de redes pode ser um generalista quando participante uma rede de mutualistas.

Os dois últimos capítulos são peculiares e semelhantes em sua abordagem, pois utilizam modelos menos estruturados e formalizados. Timothy Peter Moulton inicia o capítulo 5 com uma advertência: é possível pensarmos em um modelo idealizado que considere todas as espécies de uma comunidade e todos os estoques e fluxos de um ecossistema quantificados. A adoção de um modelo desse tipo é impraticável devido a sua grande complexidade. No entanto, pondera Moulton, esse tipo de modelo deve ser mantido devido a seu valor heurístico, ou em suas palavras: “um paradigma”. Embora use sem preocupações o conceito paradigma, o seu uso deve ser acompanhado pela definição que o autor deseja lhe atribuir. Há numerosos significados para paradigma, não obstante a expectativa de muitos de que o termo seja auto-explicável. Considero de muita utilidade para os alunos e até mesmo pesquisadores, que o histórico de conceitos e idéias seja oportunamente expresso. Moulton oferece um breve histórico sobre a evolução da teoria de ecossistema e um brevíssimo histórico sobre a evolução da teoria de comunidades. Refere-se também ao modelo computacional ECOPATH, cuja estrutura Angelini descreve no capítulo primeiro. Quando aborda a interface entre comunidade e ecossistema, Moulton ressalta as três propriedades que a caracterizam: rede trófica também abordada por Bianco por meio de modelos formais, a matriz de comunidades e o fluxo de carbono. Defende que a compreensão satisfatória da estrutura e funcionamento de ecossistemas só poderá ser atingida por meio do estudo simultâneo dessas três propriedades. Apesar disso, o autor chama a atenção para certas incongruências entre elas. Finalmente, utiliza um riacho da mata atlântica como um modelo empírico de aplicação dessas teorias e conceitos.

Luiz Drude de Lacerda, Rozane Valente Marins & Francisco José da Silva encerram o livro com uma comparação intercontinental inesperada, à qual os autores denominam “paradoxo do ártico”. Para realizar a comparação utilizam seus dados e dados da literatura, expressando-os por meio de diagramas de fluxo que descrevem a dinâmica de materiais em suspensão carregados pelos rios e depositados nos estuários oceânicos. A partir de seus trabalhos realizados sobre a dinâmica do transporte de materiais carregados pelos rios do semi-árido brasileiro, os autores os comparam aos rios árticos, analisando a foz de ambas as categorias quando deságuam no oceano. Utilizam como indicador o mercúrio, cujo conhecimento de sua dinâmica em meio aquoso é muito importante devido à capacidade desse metal em se acumular em tecidos biológicos e causar danos celulares muitas vezes irreversíveis. Nos rios do semi-árido, a disponibilização de mercúrio nos sedimentos da foz é aumentada devido ao bloqueio das águas fluviais resultante das condições climáticas dessa região. Apesar de serem diferentes as razões de bloqueio das águas fluviais na foz oceânica dos rios árticos, o padrão ali encontrado é semelhante ao dos rios semi-áridos. No ártico o bloqueio é

realizado pela camada de gelo costeiro que se forma durante o inverno. A partir desse ponto os autores apresentam possíveis cenários de alterações regionais e de mudanças climáticas globais relacionados a essa dinâmica. Finalmente elaboram cinco previsões testáveis empiricamente que poderão contribuir para o aumento do conhecimento sobre essa dinâmica e das conseqüências do transporte de materiais que ocorre na interface rios-oceanos.

Enfim, por se tratar de temas atuais e bem trabalhados, as contribuições aqui publicadas apresentam argumentos teóricos e referências bibliográficas importantes para estudantes e pesquisadores em ecologia e de outras especialidades do conhecimento científico. Infelizmente, por diversas razões, alguns dos palestrantes do III SET não puderam apresentar suas contribuições, que também se destacaram durante o III SET. Apesar disso, esse livro é mais uma marca do esforço em reunir pesquisadores e estudantes por intermédio de um fórum de discussões sobre teorias ecológicas, cujo valor é inestimável. Por isso, espero que o III SET dê continuidade à importante tarefa de ajudar o desenvolvimento da ecologia no Brasil.

Fortaleza, 16 de abril de 2013

Rogério Parentoni Martins

Pesquisador-visitante / CNPq / Departamento de Biologia/

Universidade Federal do Ceará.

Capítulo 1

Há avanços teóricos notáveis na Ecologia nos últimos dez anos? Sim.

Ricardo Iglesias-Rios

É nossa obrigação prestar uma atenção cuidadosa ao que realmente significam as palavras que utilizamos. Procedendo dessa forma podemos abrir portas a novas e férteis linhas de pesquisa. David Bohm (1968)

Para Robert MacArthur (1967) fazer ecologia era buscar padrões que se repetem na natureza. Em 1985 encontrei um padrão espacial e temporal na comunidade de insetos das restingas brasileiras. Mostrei os dados a Ramon Margalef que os considerou interessantes, como sempre fazia, mas me advertiu: mais importante do que encontrar padrões na natureza é descobrir os seus processos geradores. Em 2011 Kirk Winemiller, conceituado ecólogo de peixes, em sua palestra realizada durante o congresso brasileiro de ictiologia em Manaus, após descrever vários padrões ecológicos em comunidades de peixes de todo o Mundo, ressaltou: é de fato relevante registrar padrões, mas muito mais importante é descobrir os processos que os geram. Parece que entre Margalef e Winemiller não houve progressos notáveis por meio da descoberta de processos geradores de padrões. Por que é tão difícil descobrir os processos e mecanismos que geram os padrões ecológicos que identificamos com alguma facilidade?

Início a resposta a essa complexa pergunta, citando Theodosius Dobzhansky (1973): “Nada em Biologia faz sentido a não ser à luz da evolução”. A melhor evidência da justeza dessa frase é o acontecido com o próprio Charles Darwin em sua viagem de cinco anos a bordo do Beagle. Ele observou milhares de fatos e os registrou; muitos fatos curiosos outros nem tanto, mas esse conjunto de informações ainda não podia ser organizado de forma coerente. Depois de oito anos da sua chegada à Inglaterra, após os taxonomistas trabalharem o material por ele coletado, e que o próprio Darwin se transformasse em um bom taxonomista, é que “surgiu” em sua mente uma estrutura teórica que proporcionou coerência àquele conjunto de registros. Dessa forma, tal conjunto passou a ter algum sentido. Como sempre a teoria precede a observação.

A teoria evolutiva atual foi criada na década de 30 do século XX. O neodarwinismo é, portanto, a síntese de várias teorias: O darwinismo; a teoria da hereditariedade de Gregor Mendel; a teoria da genética de populações, formulada a partir dos trabalhos de Haldane, Fisher, Sewal Wright, Chetvericov, Dobzhansky e Mayr formaram o que se chamou teoria sintética da evolução ou neodarwinismo. Note-se que a Biologia do Desenvolvimento não foi incluída nessa síntese. Apenas com a ajuda da luz proporcionada por essa já antiga teoria evolutiva é que procuramos coerência nos fatos biológicos que observamos. Imaginemos, sem nos preocuparmos com o que os criacionistas pensam e dizem sobre a incompletude dessa teoria, o que aconteceria com nossas observações sem o auxílio da teoria? Alguns fatos passariam despercebidos, outros receberiam uma interpretação errada e para outros haveria explicações diferentes e conflitantes. Não é por acaso que na teoria ecológica, no passado e no presente, há muitos conflitos de interpretação.

Cientistas que estudam como a complexidade é gerada nos sistemas vivos (espécies ou ecossistemas) tais como Brian Goodwin (aluno de Conrad Hal Waddington) e Stuart Kauffman, ao serem perguntados sobre a importância da seleção natural na criação das diferentes formas (espécies) dos seres vivos, utilizando uma escala de 1 a 10, responderam: Brian “algo” perto de um, Kauffman atribuiu cinco (Lewin 1993). Se essa pergunta fosse feita a Charles Darwin, Stephen Jay Gould e Richard Lewontin, em minha opinião, eles teriam dado nota sete, mas se perguntássemos a John Maynard Smith ou Richard Dawkins a nota seria 10 ou muito próxima disso. Todos os acima citados (mortos ou vivos) são grandes cientistas, sempre combateram as teorias criacionistas e todos aceitaram a teoria neodarwinista como a melhor teoria atual para uma interpretação realista e coerente sobre os fatos da natureza biológica. Mas, sem dúvida, há entre eles uma clara discrepância sobre o nível de importância da seleção natural. Minha nota seria seis e meio e a justifico (o meio é injustificável) citando o último parágrafo da introdução da primeira edição da Origem das Espécies (Darwin 1859): “Por fim estou convencido de que a seleção natural foi o principal meio de modificação [das espécies], mas não o único”.

Como a idéia sobre seleção natural é a que sustenta o arcabouço teórico do neodarwinismo, é possível pensar na realização de uma pequena reforma em sua estrutura que incorpore ao sistema de teorias evolutivas os conhecimentos recentes e relevantes obtidos por meio da Biologia do Desenvolvimento e da Biologia Molecular (Gilbert & Epel 2009). Considerando-se que qualquer teoria científica é incompleta e limitada, adicionar novos conhecimentos a seu arcabouço, o torna mais robusto quanto à capacidade de promover compreensão sobre fenômenos naturais. Portanto, chegou o momento para que a biologia molecular e de desenvolvimento possam contribuir para aumentar a robustez do sistema de teorias evolutivas.

Durante o século passado, após a síntese neodarwiniana, muitos biólogos evolucionistas a exemplo de Ernest Mayr, Thomas H. Morgan e até mesmo Dobzhansky afirmaram que a embriologia não tinha nada relevante a contribuir ao estudo do processo evolutivo (Gilbert & Epel 2009). Todavia, uma opinião discordante foi a de Sewall Wright, geneticista responsável pela idéia e modelagem do processo de deriva genética. Naquela época ele recebeu muitas críticas por mostrar que, teoricamente, em populações pequenas a seleção natural poderia favorecer variações fenotípicas que promovessem menor “fitness” ao invés de características alternativas associadas a um maior “fitness”.

Além do real protagonismo da seleção natural há outros problemas sobre como definir corretamente importantes conceitos muito utilizados na teoria da evolução, em especial os conceitos de gene, indivíduo e espécie. Esses conceitos simplesmente não têm definições universalmente aceitas. No início do século passado o determinismo genético, uma teoria muito cara a eugenistas, tais como Francis Galton e seu seguidor Karl Pearson, assume grande protagonismo: fala-se de genes para a cor dos olhos e da pele, genes da inteligência, genes da homossexualidade, genes da esquizofrenia e etc.

Um pouco mais tarde surge a expressão “programa genético” criada por Ernest Mayr que seria nada mais que o conjunto de genes que têm informação para determinar o fenótipo. Os genes se tornaram tão importantes que chegou-se a definir a processo evolutivo como a mudança na frequência gênica das populações (Dobzhansky 1970). Esse determinismo genético ignora totalmente o clássico trabalho de Johannsen (1911)

que afirmava ser o fenótipo o produto da interação entre o genótipo e o ambiente. Na verdade, mencionar a importância do ambiente para a formação de características hereditárias nos seres vivos era naquela época (e ainda hoje o é) um anátema lamarckista que deveria ser evitado. No entanto, alguns cientistas reagiram a essa aceitação positivista, entre eles Richard Lewontin cujos trabalhos antigos, que criticam o determinismo genético, constam de uma recente publicação (2008).

Genes, indivíduos e espécies.

Evelyn Fox Keller publica em 2000 *O Século do Gene*, interessante livro no qual a autora encontra grande dificuldade em definir o que é o gene. Nesse contexto, critica o dogma central da biologia molecular, proposto por Watson, a proposta de que um segmento de DNA (o gene) era transcrito em mRNA e este traduzido em uma proteína, mas o caminho inverso não seria possível. Com a descoberta dos exons e íntrons e do processo de editoração (“*splicing*”), uma mesma sequência de DNA pode formar no processo de editoração 572 alternativas diferentes de mRNA. Deste modo, a definição do gene como unidade física fundamental da hereditariedade tornou-se insustentável. Além desse motivo, por outras descobertas tais como a região do promotor, região do DNA com função de regulação situada nas proximidades do segmento de DNA que será transcrito e da região do *enhancer* que controla a modularidade da expressão gênica em diferentes tecidos (controle da diferenciação celular), sem falar nos processos epigenéticos, como a metilação do DNA que bloqueia a transcrição do DNA codante, ou ainda dos transposons que são segmentos de DNA que podem “saltar” de um cromossomo para outro ou mesmo de uma célula para outra aumentando ou reduzindo o tamanho do genoma dos organismos. Em resumo, vis a vis a essas novas descobertas, o livro de Keller mostra as dificuldades para se definir gene de forma abreviada; mais importante ainda, a autora mostra que a informação contida em uma sequência de nucleotídeos do DNA, e a expressão dessa informação no fenótipo, é mediada por vários mecanismos de regulação nos quais o ambiente interno e externo da célula têm ampla influência, pois determina uma grande porção da plasticidade fenotípica. A informação contida na sequência de bases nitrogenadas de um pedaço de DNA codante, na maioria dos casos, não é causa suficiente para determinar o desenvolvimento de uma característica fenotípica (Waddington 1968, Gilbert & Epel 2009).

O ápice do determinismo genético foi a publicação em 1975 de um livro que obteve grande sucesso: “*Sociobiologia: A nova síntese*” do conceituado biólogo Edward Osborne Wilson, seguido de “*O Gene Egoísta*”, o primeiro livro publicado por Richard Dawkins (1976). Wilson veicula diretamente os genes aos fenótipos como, por exemplo, o comportamento dos seres vivos, ignorando as etapas intermediárias que ocorrem principalmente durante o desenvolvimento embrionário. Ele simplesmente utilizou a teoria do determinismo genético, paradigma prevalente na época, para obter conclusões lógicas. Esta é uma das formas pelas quais o método científico funciona, contudo a teoria (determinismo genético) era má ciência como afirmou Richard Lewontin (2008), entre outras coisas, por ignorar a complexidade dos processos da Biologia do Desenvolvimento que podem produzir variações transmissíveis geneticamente. Wilson chega a conclusões perigosamente próximas ao darwinismo social. Por outro lado, o principal do livro de Dawkins, que nos últimos trinta anos foi traduzido em muitos países e já vendeu mais de um milhão de cópias, é a proposição de que a seleção natural atua sobre os genes que utilizam os organismos apenas como veículos de sua sobrevivência e reprodução. Apesar do sucesso editorial do livro, as

críticas a esse determinismo foram intensas e veementes Gould (2002). Imaginar atualmente que a seleção natural atue diretamente sobre o gene é uma simplificação que pode conduzir a interpretações equivocadas. Infelizmente o livro de Dawkins ainda goza de grande prestígio entre muitos biólogos e não biólogos.

Como explicar o sucesso editorial do livro de Dawkins? Creio que as razões são parecidas às que promoveram o sucesso do livro de Claudius Ptolomeu, que durante 14 séculos foi um best-seller. A teoria – o geocentrismo – estava errada, mas o modelo de Ptolomeu, feio e complexo, com seus 48 epiciclos criados *ad hoc*, à medida que novas observações não concordavam com a teoria, funcionava muito bem quando era utilizado para prever o movimento dos corpos celestes. Esse é um interessante exemplo de como uma teoria mesmo sendo errada consegue se sustentar baseado na constatação empírica de suas previsões. Atualmente são poucos (se é que os há) os cientistas que acreditam no determinismo genético. O gene é uma estrutura orgânica, mas apenas ele não é causa suficiente da expressão do fenótipo. Por essa razão, manter uma definição de gene como unidade da hereditariedade introduz uma grande dose de ruído na comunicação científica em Biologia: realmente precisamos prestar atenção cuidadosa ao significado das palavras que usamos (Bohm 1968).

Todavia, a teoria do determinismo genético continua próspera entre o público de não especialistas. Em 2011 na grande imprensa escrita foram freqüentes manchetes tais como: “O novo técnico do Santos Futebol Clube promete não mudar o DNA do time”, significando que o padrão de jogo voltado para o ataque, apresentado por esta equipe, está no DNA dos seus jogadores. Manchetes semelhantes referem-se ao suposto surto de inflação que assola a economia do Brasil: “A preocupação com a inflação está no DNA do povo brasileiro” ou “o brasileiro depois de um longo período de inflação desenvolveu um gene anti-inflação”. Portanto, a expressão “está no DNA” faz parte da linguagem popular atual. Essas manchetes mostram claramente a distância entre o tipo de conhecimento reinante na academia e a sua internalização pela sociedade.

O sequenciamento do DNA, técnica muito difundida atualmente, é obrigatória na construção de filogenias e nela deposita-se também muita esperança para resolver os eternos problemas da classificação das espécies, bem como resolver o problema das doenças genéticas. Certamente as esperanças não são infundadas, contudo não se pode ignorar que estas se baseiam parcialmente no determinismo genético.

Outro importante conceito, mas também problemático é o de indivíduo. Com poucas exceções, a maioria dos cientistas considera que a seleção natural atua sobre características fenotípicas individuais ou sobre um grupo de indivíduos que têm parentesco genético muito próximo (seleção de parentesco). Um indivíduo pode ser definido pela presença de certo genoma; com essa definição pode-se dizer que *Mastotermes darwiniensis*, um inseto da ordem Isoptera, é constituída de indivíduos que tenham determinadas características taxonômicas e um genoma típico da espécie. Além do genoma nuclear, as células desses indivíduos têm mitocôndrias, cada uma delas com seu DNA de origem bacteriana que se replica de forma independente. Pode-se dizer que cada mitocôndria tem seu genoma? Indivíduos da espécie *M. darwiniensis* são os únicos que abrigam o simbionte *Mixotrichia paradoxa*, um protozoário que vive no intestino desse cupim. Cada indivíduo de *M. paradoxa* está consorciado com pelo menos três espécies de bactérias; *Treponema spirochetes* uma eubactéria ligada à membrana responsável pela locomoção do protozoário; outra que estabiliza a ligação entre *T.*

spirochetes e a parede celular do protozoário e uma terceira que produz enzimas para digerir a celulose (Margulis 1994). O importante nesse consórcio de simbioses, formado por seis ou sete genomas é que nenhuma das espécies conseguirá sobreviver isoladamente. É importante ainda observar que os simbioses abrigados em *M. darwiniensis* são hereditários, pois são transmitidos entre gerações por intermédio dos ovos. A visão mais heterodoxa desses sistemas vem de uma aluna de G. Evelyn Hutchinson; “o organismo não existe, estes são ecossistemas de genomas” (Donna Haraway 1991). Na teoria evolutiva atual o alvo da seleção natural é o fenótipo individual, porém como no caso descrito acima o indivíduo é um consórcio de espécies, o alvo da seleção é o consórcio. Gould (2002) mostra a grande incerteza na maneira de se definir “indivíduo” na forma supostamente não ambígua utilizada por Darwin. Como humanos temos dificuldade em aceitar que o indivíduo não possa existir de forma isolada, afinal desde os antigos gregos existe o conceito de livre arbítrio, centrado no indivíduo, em que boa parte de nós seres humanos acredita.

As interações simbióticas acima poderiam ser apenas exceções raramente encontradas na natureza, ou “o barroco da natureza” na terminologia de Ramon Margalef. Mas não é esse o caso, como alguns exemplos ilustrarão a seguir. Cerca de 90% das células que constituem o corpo de um ser humano é de procariotos (bactérias). No intestino de um ser humano há um consórcio de 500 a 1000 espécies de bactérias (Gilbert & Epel 2009). Ao famoso paradoxo do plâncton de Hutchinson poderíamos acrescentar o “paradoxo das bactérias no intestino humano”, pelo qual a seleção natural, tendo em vista o conceito clássico de nicho, atuaria para manter um nicho único para cada uma das espécies. Como é possível que um número tão grande de espécies coexistam em um ambiente sem fronteiras e isotrópico, onde todos competem pelos mesmos recursos? Essa foi a pergunta feita por Hutchinson e por ele respondida de forma brilhante em 1961. Este trabalho que, em minha opinião, é um modelo de como se deve redigir um trabalho científico em Ecologia, discute a teoria a ser analisada relativa ao nicho e ao processo de exclusão competitiva. Ele constata que a estrutura observada nas comunidades de plâncton aparentemente contradiz a teoria e a partir daí tenta entender quais seriam as razões para haver essa contradição ou paradoxo. São as ações de várias variáveis que poderiam eliminar o paradoxo: gradiente de luz, turbulência da água, heterogeneidade ambiental, predação etc. No entanto, essas possibilidades são rapidamente descartadas por intermédio da observação de fatos incompatíveis com essas explicações. Uma possibilidade de eliminar o paradoxo, aventada pelo próprio Hutchinson, foi a simbiose e o comensalismo. A teoria matemática da competição permite tratar as interação cooperativa, simbiose ou mutualismo, por meio de uma simples troca de sinais (- por +) em uma ou nas duas funções da equação matemática que descreve a competição interespecífica. Com base no livro “The Struggle for Existence” (Gause 1935) no qual o autor afirma que as condições de simbiose e comensalismo permitem que espécies diferentes ocupem o mesmo nicho (como ocorre na formação de biofilmes bacterianos), o paradoxo do plâncton desapareceria. Contudo, Hutchinson descartou essa possibilidade; “é muito duvidoso que essas assembléias com dezenas de espécies possam co-ocorrer [em função de interações positivas] pelo menos nas águas homogêneas dos oceanos abertos; deve haver outra explicação” (Hutchinson 1961). Hutchinson tenta outro caminho e pergunta: o conceito de fitoplâncton é válido? E conclui que talvez em lagos e rios haja uma grande dinâmica de entrada e saída de espécies, oriundas das áreas marginais ou da comunidade bentônica; essa dinâmica não possibilitaria a estabilidade suficiente para que a competição fosse predominante nessas

situações. Porém não há nos oceanos tais possibilidades, por isso o paradoxo. Este um caso exemplar sobre como é difícil obter generalizações em Ecologia, devido à expressiva variabilidade dos sistemas ecológicos. De qualquer modo, no século passado (e ainda hoje) as interações positivas entre espécies não eram consideradas relevantes pelos ecólogos.

Um grande defensor da relevância das interações positivas foi Pedro Kropotkin, cientista russo que em 1902 publica na Inglaterra o livro “Mutual Aid: A Factor of Evolution”. Neste livro, Kropotkin elogia Darwin, mas faz severas críticas a alguns de seus seguidores. Kropotkin considera que a evolução dos seres vivos depende das relações mutualistas entre os organismos. Após a publicação de seu livro ele foi convidado a trabalhar na universidade de Cambridge, mas recusou o convite preferindo dedicar-se ao desenvolvimento da filosofia anarquista. Por essa razão seus escritos científicos foram ignorados pela comunidade científica. Felizmente Isaac Newton, o descobridor da força da gravidade, não publicou seus trabalhos místicos nos quais mostrava a existência, na bíblia dos cristãos, de um código que permitia “desvendar” uma série de profecias apocalípticas que destruiriam a humanidade. Se esses trabalhos tivessem sido publicados a credibilidade científica de Newton provavelmente seria abalada e o desenvolvimento da Física provavelmente seria retardado.

Desequilíbrios que podem ocorrer na comunidade de bactérias que vive no “ecossistema intestino” podem provocar doenças como a obesidade, ausência de vilosidades intestinais e anomalias no sistema imune dos seres humanos. Em linhagens de ratos livres de bactérias foram observadas várias anomalias durante o desenvolvimento embrionário; em resumo: em mamíferos o desenvolvimento embrionário saudável depende da presença de bactérias (Gilbert & Epel 2009) o que levou a ecóloga Joan Roughgarden (2004) a afirmar: “nós não somos descendentes de bactérias, nós somos bactérias” e o biólogo Jonathan Knight (Nature 2005) a afirmar: “no que se refere aos genes não somos muito diferentes de uma banana”. Essas afirmações não muito ortodoxas indicam claramente o ocaso do determinismo genético no século XXI. Como não me sinto obrigado a defender a teoria de nicho ecológico vigente (Iglesias 2005), portanto me é mais fácil aceitar que as espécies de bactérias que habitam o intestino dos mamíferos mantêm relações de mutualismo e simbiose, interações tais que, segundo Gause (1935), permitem que duas ou mais espécies possam viver em ambientes isotrópicos utilizando os mesmos recursos.

Outro dos vários exemplos de simbiose é o das orquídeas: praticamente todas as espécies dessa categoria formam sementes que germinam apenas quando estão associadas a um fungo; logo a reprodução das orquídeas só é possível se existir um consórcio planta/fungo. Nessa associação o fungo é um componente imprescindível do “nicho” das orquídeas. É importante mencionar outro exemplo conhecido como “a grandiosa simbiose”, o da associação entre bactérias e plantas. A produtividade primária dos ecossistemas terrestres naturais seria reduzida em mais de 50% na ausência de bactérias do gênero *Rhizobium*. As plantas (principalmente da família Fabaceae) produzem substâncias chamadas flavonóides que são lançados ao solo. Eles são reconhecidos e atraem bactérias do gênero *Rhizobium* (co-evolução) que deste modo se aproximam das raízes das plantas e penetram no interior de suas células. Uma vez no interior das células induzem a divisão celular das células da raiz, formando nódulos, também chamados galhas bacterianas. No interior das plantas a bactéria adquire um novo fenótipo (bacteróide) e passa a expressar genes até então inativos. Um destes genes

codifica a nitrogenase, enzima que liga átomos de nitrogênio atmosférico a átomos de hidrogênio para formar amônia. Do total anual estimado de nitrogênio atmosférico fixado na Terra (90.10⁹ kg), excluindo a produção industrial feita pelo homem, cerca de 77% são produzidas pela simbiose entre bactérias e plantas (David & 12 Epel 2009). Mais um exemplo cabe ainda: aproximadamente 95% das angiospermas representadas por cerca de 230.000 espécies, têm uma associação simbiótica com fungos, que se ligam a superfície das raízes ou penetram em suas células, formando as micorrizas (associação mutualista). Nessa associação os fungos captam água e sais minerais em uma área duas a três ordens de grandeza da área que as raízes das árvores atingem, fato este de fundamental importância em solos tropicais que em geral são pobres em nutrientes. Em uma floresta esses fungos são muito abundantes e criam uma enorme malha subterrânea que interconecta grande número de árvores da mesma espécie e de espécies diferentes em uma “rede de cooperação”, permitindo que essas plantas troquem nutrientes, minimizando ou evitando desta forma a competição por recursos e espaço (Simard et al. 1997). Há muitos outros exemplos da ubiquidade das relações simbióticas nos ecossistemas, mas citarei apenas mais um. Cerca de 10.000 espécies de líquens foram descritas, cada uma delas formada por duas espécies que envolvem três reinos diferentes, fungi, protista e monera. É possível dissociar as espécies componentes dos líquens e mantê-las em culturas de laboratório, mas é muito difícil obter a re-associação entre elas nessas culturas, que somente é conseguida quando o meio de cultura é empobrecido de forma significativa, i.e., na adversidade o melhor é cooperar.

O que é uma espécie? Minha resposta favorita é a definição preferida de Charles Darwin, assim como de Lamarck, que foi um grande taxonomista: “Espécie é aquilo que um bom taxonomista diz que é uma espécie”. É comum em textos de biologia nos quais o significado da palavra espécie é discutido começar com o título “o problema da espécie”; portanto o conceito de espécie é problemático. A definição de espécie mais conhecida é a de Ernest Mayr: “Espécie é um grupo de indivíduos isolado reprodutivamente de outro grupo, ou um grupo de indivíduos que compartilham o mesmo pool gênico” (novamente o gene como protagonista). Esse é o famoso conceito biológico de espécie que o próprio Mayr (2002) reconhece não ser aplicável a milhares de espécies que se reproduzem assexuadamente. Além disso, pode-se acrescentar outro problema; na prática esse conceito tem pouca utilidade em função da dificuldade e dos altos custos para se obter medidas confiáveis do fluxo gênico entre populações.

As limitações do conceito biológico de espécie proposto por Mayr são claramente mostradas no padrão de evolução das bactérias simbiotas encontradas no intestino dos humanos. A espécie *Bacteroides thetaiotaomicron* produz 261 enzimas diferentes para decompor os carboidratos encontrados nas plantas. Essa bateria de enzimas permite o aproveitamento energético de vegetais pelos humanos (Hehemann et al. 2010). Uma boa explicação para aquisição dessa enorme variabilidade genética por bactérias que habitam o intestino humano foi encontrada por Hehemann e colaboradores, ao estudar a bactéria *Bacteroides plebeius* presente no intestino de uma população de japoneses. Os autores encontraram, nessas bactérias, enzimas que degradam carboidratos que eram conhecidas apenas nas bactérias marinhas *Zobellia galactanivorans*, associadas a algas do gênero *Phorphyra*, estas muito utilizadas na confecção do sushi. O consumo dessa alga *in natura* no Japão é de 14,3 g por pessoa por dia. Em populações da América do Norte as bactérias *B. plebeius* não produzem enzimas para degradar os carboidratos de algas marinhas. A hipótese do aumento da diversidade

genotípica das baterias simbiotes que habitam o intestino dos humanos é a transferência horizontal de material genético (THG) entre algas de espécies diferentes, neste caso a bactéria marinha *Zobellia galactanivorans* é ingerida com as algas. No intestino humano o material genético dessas bactérias é transferido para as bactérias típicas do intestino humano, que adquiriram a capacidade de digerir algas marinhas. A THG é um processo que ocorre com muita frequência entre bactérias, mostrando claramente que o fluxo de material genético entre espécies é muito comum entre espécies diferentes de microorganismos. A importância da THG na evolução das bactérias simbiotes que habitam o intestino dos humanos é reduzida em populações que consomem alimentos esterilizados. Também, nem sempre é simples verificar a existência de simpatria entre duas espécies sintópicas, em resumo: não temos uma definição ou temos várias definições diferentes para a espécie. Quanto mais definições tivermos sobre uma mesma coisa, maior é nosso grau de ignorância sobre ela.

Nada do que foi acima escrito é desconhecido para a maioria dos biólogos, mas a dificuldade em se obter definições consensuais de conceitos importantes como gene, indivíduo e espécie introduzem grande quantidade de ruído nas comunicações científicas e, provavelmente, é uma das causas do alto índice de rejeição de artigos nas nossas revistas, que é muito superior aos índices de outras áreas da ciência. Todavia, o problema mais grave no uso da teoria evolutiva atual não se deve a essas dificuldades na definição de conceitos, mas sim a ausência dos processos que ocorrem durante o desenvolvimento embrionário, fase onde grande parte da plasticidade fenotípica é forjada com grande participação do ambiente. A herança dos caracteres adquiridos (HCA), proposta por Lamarck e aceita por Darwin, foi brutalmente eliminada durante a formulação da síntese neodarwiniana, com base nos trabalhos de August Weismann. Mas fatos recentes mostram que a herança dos caracteres adquiridos tem suporte em dados empíricos proporcionados pela biologia molecular (Gilbert & Epel 2009, Jablonka & Lamb 2009, West-Eberhard 2003).

Uma pequena reforma da teoria evolutiva

A grande diferença metodológica entre ecólogos e geneticistas é que os primeiros observam de perto as variáveis ambientais e ignoram quase completamente a variabilidade genética que existe entre os organismos, enquanto os segundos olham de perto a variabilidade genética e ignoram as variáveis ambientais. A teoria da herança dos caracteres adquiridos (HCA) apresentada por Lamarck em 1809 é um dos componentes da teoria evolutiva lamarekista. O primeiro grande ataque contra essa teoria foi desfechado por August Weismann que brilhantemente inferiu a existência da meiose e classificou as células dos organismos em duas linhagens, a linhagem somática e a germinal. Como consequência lógica dessa divisão Weismann concluiu que as características hereditárias tinham origem nas células da linhagem germinal, pois as células somáticas não passavam suas características para a geração seguinte. Weismann não foi tão feliz na tentativa de obter evidências empíricas contra a HCA, realizando experimentos com centenas de ratos durante vinte gerações, cortando suas caudas e utilizando apenas ratos de cauda cortada como progenitores. Como nunca nasciam ratos sem cauda concluiu que as alterações de características da linhagem somática não eram hereditárias. A herança de mutilações ou a não herança, já tinha sido rejeitada e ridicularizada por Aristóteles 300 a.C., com sólidas evidências empíricas. Weismann, ao longo de sua trajetória como cientista fez descobertas brilhantes, mas o experimento com ratos não é boa evidência contra a possibilidade da HCA. Ernest Mayr considerava

que Weismann tinha sido o cientista que mais contribuiu, depois de Darwin, para a teoria sintética da evolução dos anos 30 do século passado. A grande influência de Weismann sobre os defensores da ortodoxia neodarwinista é facilmente percebida na afirmação de John Maynard Smith (1968): “Se alguma evidência experimental nos obrigasse a abandonar o weismannismo, nossa teoria da evolução seria debilitada de forma significativa e seria reduzida a capacidade [dessa teoria] de fazer afirmações sólidas e precisas”. Pode-se, portanto afirmar que nossa teoria evolutiva atual incorpora em seu nascedouro uma total rejeição a HCA, apesar da falta de boas evidências contra ela. Essa rejeição só fez aumentar em função dos acontecimentos ocorridos na União Soviética, na primeira metade do século XX, protagonizados por Trofim Lysenko. Este não só defendia o lamarckismo como também foi responsável pela eliminação (demissão e ou prisão) dos melhores geneticistas da Rússia. Lysenko denunciou o grande geneticista soviético Nikolai Vavilov como sabotador dos métodos agrícolas da União Soviética, acusando-o de traição e de estar a serviço do imperialismo inglês. Vavilov foi condenado à morte por fuzilamento, enviado para a Sibéria onde morreu de fome antes de ser executado. Em 1943 Lysenko assume a presidência da Academia de Ciências da União Soviética e declara que a genética é uma ciência capitalista e como tal sem valor algum.

Esses fatos levaram a maioria dos cientistas ocidentais, principalmente na Inglaterra e Estados Unidos, à rejeição total do lisenkismo e do lamarckismo e de certa maneira também do socialismo estatal. Nessas circunstâncias, não é de se estranhar que os trabalhos que de alguma forma postulavam a importância do ambiente, como uma das causas na construção dos fenótipos dos seres vivos, fossem identificados como lamarckistas e por isso “condenados” ao ostracismo. Cito apenas os três maiores cientistas que defendiam a importância do ambiente: Richard Benedict Goldschmidt (1878-1958), Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884-1963) e Conrad Hal Waddington (1905-1975).

Goldschmidt (1940) postulava a existência de uma microevolução que ocorria mediante as regras do neodarwinismo, contudo insistia que essas regras eram insuficientes para justificar a criação de novos gêneros e famílias. Para a criação desses táxons superiores, chamada por ele de “macroevolução”, postulava as macromutações fenotípicas, alterações significativas no fenótipo produzidas por pequenas alterações em nível da regulação dos genes. Essa hipótese conhecida como o monstro esperançoso (“Hopeful monster”) chocava-se com o darwinismo clássico da evolução lenta e gradual da “natura non facit saltum” proposta por Darwin, e por isso a hipótese de Goldschmidt foi combatida e descartada. Além disso, o conceito macromutação também não ajudou, pois as mutações ao acaso produzem, na maioria das vezes, características rejeitadas pela seleção natural; portanto as macromutações produziriam grandes alterações que inevitavelmente produziriam monstros com alta probabilidade de serem rejeitados por meio da seleção natural. Goldschmidt usava macromutação como grandes alterações do fenótipo resultantes de pequenas alterações genéticas, mas foi mal interpretado. Hoje há boas evidências de que a ação de pequenas alterações na temperatura do ambiente, durante o desenvolvimento embrionário, podem provocar grandes alterações fenotípicas, como mostram os exemplos de plasticidade fenotípica observados em répteis e insetos (Gilbert & Epel 2009), isto sem que haja alterações na seqüência de bases do DNA.

Waddington (1953) e Schmalhausen (1949) propuseram de forma independente modelos descritores de como novos fenótipos podiam ser criados por intermédio da

plasticidade fenotípica induzida pelo ambiente durante o período embrionário. Os mecanismos postulados por eles, a assimilação genética e a acomodação genética, baseavam-se na ação de genes modificadores e na ação da seleção natural estabilizadora. Evidências empíricas desses processos podem hoje ser encontradas em muitos artigos de revistas como *Science* e *Nature* (V.Gilbert & Epel 2009). Na primeira década deste século uma área da Biologia Molecular denominada Epigenética apresentou um grande desenvolvimento, fornecendo boas evidências sobre o surgimento de características fenotípicas induzidas pelo ambiente. Com a derrocada do muro de Berlim, pondo um ponto final na guerra fria entre ocidente e oriente, me parece adequado a reabilitação dos trabalhos científicos realizados pelos cientistas acima citados, trabalhos estes banidos por razões ideológicas, mas que podem hoje abrir novas perspectivas na interpretação dos fatos da natureza. Especialmente reduzindo a importância da competição como principal processo que condiciona a estrutura dos ecossistemas, relevando a importância da simbiose e, conseqüentemente, ampliando o alcance limitado da teoria evolutiva vigente.

Um animal que faz fotossíntese

A maior parte do genoma humano é conhecida desde 2001, assim como de muitas outras espécies de procariotos e eucariotos, criando-se a esperança de que em futuro próximo seja possível usar essas informações para curar pessoas com doenças genéticas e também classificar de forma prática as espécies em geral. A base teórica que motiva essas esperanças (a crença de que o genótipo de um indivíduo é a causa necessária e suficiente da determinação do fenótipo) é, contudo, muito frágil e longe da realidade mostrada pela biologia molecular moderna.

A célula de organismos eucariontes contém além do núcleo outras organelas que também contém DNA, as mitocôndrias e os cloroplastos. O DNA dessas organelas é típico DNA de bactérias e essas organelas se replicam de forma autônoma. Quando falamos no genoma dos eucariotos não incluímos o DNA das organelas. Qual a origem de mitocôndrias e cloroplastos? Na origem das células de eucariontes ocorreu o que Margulis (1994) chama de simbiose seqüencial. Neste tipo de simbiose bactérias de vida livre invadiram outras bactérias e passaram a coexistir, inicialmente em uma relação de parasitismo que com o tempo se transformou em uma relação mutualista. Essa associação é tão antiga que hoje preferimos considerar as células dos eucariotos, como as plantas, uma unidade morfológica e fisiológica e não como um consórcio de três espécies; a espécie original que deu origem ao núcleo e as duas espécies de bactérias invasoras. No caso da espécie *Mastotermes darwiniensis*, não temos problemas em considerar o conjunto como um consórcio de espécies diferentes. Porém, há também um caso de uma situação intermediária; trata-se de várias espécies de moluscos da ordem Opisthobranchia da classe Gastropoda, que se alimentam de algas (Rumpho et al. 2000). As algas ingeridas são parcialmente digeridas, mas não seus cloroplastos. Estes se acumulam na epiderme do animal, que adquire a cor verde e consegue fazer a fotossíntese. Indivíduos da espécie *Elysia chlorotica* foram mantidos durante dez meses em aquários iluminados e com a água contendo apenas os elementos necessários para a fotossíntese. O fenótipo “fazer fotossíntese” não é herdado, i.e., a cada geração o animal necessita se alimentar de algas e com isso incorporar os cloroplastos. O interessante desse caso é o fato de que nas algas a fotossíntese além do DNA dos cloroplastos, depende de enzimas cuja informação genética está no DNA dos cromossomos da alga. Portanto, nas algas, o DNA os cloroplastos não são auto-suficientes para fazer a

fotossíntese. É notável o fato de que exista informação genética nos cromossomos dos moluscos que possam contribuir de forma decisiva para que a fotossíntese seja realizada. A capacidade de fazer fotossíntese nesses animais é uma característica adquirida, mas essa característica não é hereditária, por enquanto!

Agentes ambientais alteram o padrão de metilação e expressão do DNA resultando na alteração do fenótipo. Esse fato foi observado em ratos nos quais mudanças na dieta alimentar da mãe causaram mudanças no fenótipo da prole (Waterland & Jirtle 2003). Gilbert & Epel (2009) descrevem os mecanismos moleculares de 57 características fenotípicas que mostraram herança epigenética transgeracional em animais. Esses dados, além de outros encontrados em plantas, dão suporte a uma teoria de herança de caracteres adquiridos semelhante à teoria proposta por Lamarck em 1809. Um aspecto muito interessante da existência dessa herança é o de que muitos indivíduos da população podem adquirir simultaneamente uma nova característica fenotípica, facilitando dessa forma um rápido aumento de frequência do novo fenótipo na população. Note-se ser esse um caminho muito mais simples e, portanto mais provável que o caminho representado pela mutação ao acaso em um indivíduo, que mesmo favorecido pela seleção natural tem ainda grande chance de não deixar descendentes. A evolução através da seleção natural continua sendo uma teoria robusta com grande poder de explicar o processo evolutivo, contudo é evidente que os seres vivos podem evoluir de muitas maneiras diferentes, com base na criação de variabilidade por agentes ambientais durante o desenvolvimento embrionário. Possivelmente uma parte significativa da variabilidade fenotípica surge pela ação de agentes ambientais durante a ontogênese, uma área da Biologia do Desenvolvimento.

A terceira janela (A Third Window)

Esse é o título do último livro de Robert E. Ulanowicz (2009), no qual propõe que os ecólogos devem abandonar o enfoque nos objetos e concentrar-se na observação de processos. Para esse autor os ecossistemas são um conjunto de processos autocatalíticos ou mutualistas, e segue afirmando que tais processos evoluem de cima para baixo (top down evolution) i.e., a organização é gerada por “forças” que atuam na direção “topdown” e não no sentido “bottom-up” como é postulado pelo neodarwinismo, no qual se considera que as mutações aleatórias do DNA sejam a principal fonte de variabilidade genética, e também a base do processo evolutivo. No livro de Ulanowicz a primeira janela é a mecânica clássica de Galileu e Newton, criando uma Física onde os processos são reversíveis. É uma visão reducionista dominada por leis deterministas. A Segunda janela seria a incorporação do tempo histórico, a grande contribuição de Darwin, a terceira janela seria a ecologia dos processos onde há espaço para acontecimentos estocásticos. “A existência de organismos complexos no universo não pode ser explicada pelo enfoque bottom-up, mas sim, pelo menos em parte, pelo mutualismo”, essa afirmação feita por Stuart Kauffman no prefácio do livro de Robert Ulanowicz mostra claramente um novo caminho que está sendo aberto por cientistas do século XXI.

Sobre ciência e ideologia.

Roger Lewin, um jornalista científico, relata em seu livro *Complexity: Life at the Edge of Chaos* (1993) uma conversa entre Stuart Kaufmann e John Mainard Smith.

– John: De modo geral, aqueles que consideram que a seleção [natural] tinha um papel importante na evolução eram senhores do campo ingleses, mas perdoe-me Stuart,

aqueles que eram contrários, foram, em grande parte, judeus urbanos,bem talvez senhores de campo ingleses seja muito limitado; europeus, talvez, e senhoras, enfim pessoas como Darwin e Wallace, eles eram rapazes do campo, e desenvolveram uma paixão pela história natural”.

– Stuart: O que você quer dizer com judeus urbanos?

– John: Quero dizer intelectuais como você e Stephen J. Gould. Vocês buscam as verdades universais, para vocês a seleção natural parece ser muito *ad hoc*, apenas uma adaptação oportunista. Para mim [a seleção natural] é o modo como a natureza se manifesta”.

Diálogo entre Roger Lewin e Stephen J. Gould encontrado no mesmo livro:

– Lewin: Suas idéias são influenciadas pelas suas posições ideológicas.

– Gould: Que idéias não são?

Esses diálogos são oportunos para nos lembrar algo que todos sabemos; a ciência não é neutra, mas que freqüentemente, deslumbrados pelo seu poder, esquecemos. Muitos dos nossos conceitos biológicos também têm dentro de si alguns pré-conceitos, isso é inevitável. O livro de Robert Ulanowicz parte da relativização do conceito Popperiano de causalidade, assumindo que a propensão (“propensity”) é uma descrição mais realista do mundo biológico do que a “estrita causalidade” e conclui que os processos ecológicos são fundamentalmente mutualistas. Darwin em seu livro de 1859 se queixava; “como são importantes as interações entre indivíduos e espécies, e como somos ignorantes dessas interações”, hoje, mais de 150 anos depois, podemos dizer: como são importantes as interações e como continuamos ignorantes sobre elas. Na minha opinião a maioria das interações que existe no mundo da biologia são interações simbióticas, a maior parte das quais é mutualista e em menor número há o parasitismo. O parasitismo é representado por interações relativamente recentes que têm, com o passar do tempo, a “propensão” de transformar-se em interações mutualistas. Se a ciência com seu rigoroso método científico conseguir provar, de forma convincente, que as interações positivas – mutualismo, cooperação e facilitação - entre indivíduos e espécies são as interações que fazem com que os ecossistemas funcionem sem interrupção a mais de 3 bilhões de anos, teremos uma base teórica para reformular a nossa sociedade, pois o homem é também um animal que pertence a natureza.

Bibliografia

- Bohm, D. 1968. Some observations about the Order Concept (in) Towards a Theoretical Biology. Waddington C. H (edit). Edinburgh University Press.
- Darwin, C. 1859. The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life. London: John Murray (facsimile 1964 Harvard University Press).
- Dawkins, R. 1976. The Selfish Gene. Oxford University Press.
- Dobzhansky, T. 1970. Genetics of the Evolutionary Process. Columbia University Press.
- Dobzhansky, T. 1973. Biology, Molecular and Organismic. American Zoologist, Vol. 4, No. 4, (Nov., 1964), pp. 443-452.
- Gause, G.F. 1971. The Struggle for Existence. Dover Publications Inc. New York. Reimpressão da edição de 1935.
- Gilbert, F.G. & Epel, D. 2009. Ecological Developmental Biology. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts. USA.

- Gould, S.J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press.
- Goldschmidt, R.B. 1940. *The Material Basis of Evolution*. Yale University Press.
- Haraway, D. 2008. *When Species Meet*. University of Minnesota Press.
- Hehemann, J.H., Correc G., Barbeyron T., Helbert W., Czjzek M. & Gurvan, M. 2010. Transfer of carbohydrate-active enzymes from marine bacteria to Japanese gut microbiota. *Nature* 464, 908-
- Hutchinson, G.E. 1961. The Paradox of the plankton. *Amer. Nat.* 95: 137-145.
- Lglesias, R.R. 2005. Teoria do Nicho Ecológico: Malefícios e Benefícios. I Simpósio de Ecologia Teórica. Belo Horizonte.
- Jablonka E. & Lamb, M.L. 2009. *Evolução em Quatro Dimensões: Dna, Comportamento e História da Vida*.
- Johannsen, W. 1911. The genotype conception of heredity. *American Naturalist* 45, 129-159.
- Keller, E.F. 2000. *The Century of Gene*. Harvard University Press.
- Kropotkin, P.A. 1902. *Mutual Aid: A factor of Evolution*. New York.
- Lamarck, J.B. 1914. *Zoological Philosophy: An exposition with regard to the natural history of animals*. Macmillan. London.
- Levin, R., 1993. *Complexity: Life at the Edge of Chaos*. Macmillan Publishing Company (USA).
- Lewontin, R. 2000. *The Triple Helix*. Harvard University Press.
- Margulis, L. 1994. Symbiogenesis and symbioticism. In *Symbiosis as a source of evolutionary innovation*, L. Margulis & R. Fester (edit). MIT Press Cambridge. MA. Pp 1-14
- MacArthur, R.H. 1972. *Geography Ecology. Patterns in the distributions of species*. Harper & Row. New York.
- Margalef, R. 1991. *Teoría de los Sistemas*. Universitat de Barcelona Edit.
- Maynard-Smith, J. 1968. The Status of Neo-Darwinism, (in) *Towards a Theoretical Biology*. Waddington C. H (edit). Edinburgh University Press
- Mayr, E. 2001. *What is Evolution*. Basic Books. New York
- Roughgarden, J. 2004. *Evolution's Rainbow*. University of California Press.
- Simard, S.W., Perry M.D., Jones D.D., Myrold D. M. & Molina, R. 1997, Net transfer of carbon between ectomycorrhysal trees in the field. *Nature* 388:579-582.
- Smulhansen, I. I. 1949. *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*. Blakiston, Philadelphia.
- Ulanowicz, R.E. 2009. *A third Window: Natural life beyond Newton and Darwin*. Templeton Foundation Press. Pennsylvania.
- Waddington, C.H. 1953. Genetic Assimilation of an acquired character. *Evolution* 7:118-126.
- Waterland, R.A. & Jirtle, R.L. 2003. Transposable elements: Targets for early nutritional effects of epigenetic gene regulation. *Molecular and Cell Biology*. 23:5293-5300.
- Weismann F.L.A. 1893. *The germ-plasm. A theory of heredity*. Trad. Newton Parker Harriet Rönnfeldt. New York: Charles Scribner's Sons.
- West-Eberhard, M.J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard University Press

Capítulo 2

Teoria ecológica e manejo ecossistêmico da pesca

Ronaldo Angelini

Introdução

O físico Richard Feynman uma vez definiu a ciência como um “processo de aprender sobre a natureza, no qual as idéias sobre o funcionamento desta mesma natureza são medidas contra a observação”. Este conceito de ciência certamente não seria adequado para um matemático puro como G.H. Hardy, um dos maiores do século XX, que se orgulhava de fazer algo que “não serve para nada”, que “não tem conexão com o mundo real” e para quem a matemática seria apenas “aquilo de que tratam os matemáticos”. Felizmente para a maioria dos cientistas que trabalham com Ecologia, o conceito do físico americano laureado com o Nobel é mais do que apropriado e rotineiramente utilizado pelo pesquisador (popperiano) através do uso do teste de hipóteses: para uma afirmativa sobre comportamento da natureza (hipótese) é necessário coletar os dados e saber qual a probabilidade de aceitar ou não a hipótese nula.

Apesar disto, alguns modelos mostrados em outros capítulos deste livro não são aplicáveis diretamente à conjuntos específicos de dados, servindo num primeiro momento muito mais à reflexão sobre uma hipótese e/ou teoria ecológica do que necessariamente à sua comprovação. Na verdade, a utilidade de alguns modelos ou idéias sobre um fenômeno é algo que apenas o tempo pode dizer. Por exemplo, o modelo de crescimento populacional de Malthus (de 1789) mostrava que a população humana poderia crescer geometricamente enquanto os alimentos aritmeticamente, o que levaria à fome e miséria. Isto incentivou a discussão dos problemas econômicos da época, mas a maior colaboração, deste modelo simples, para a ciência foi prover os insights de Charles Darwin e Alfred R. Wallace na descrição da seleção natural como mecanismo de evolução.

Por outro lado, e por ser eminentemente aplicada, a ciência pesqueira, sempre se utilizou de modelos que pudessem descrever a dinâmica dos desembarques pesqueiros ou outras variáveis de interesse prático (como a CPUE – Captura por Unidade de Esforço). Não é por outro motivo que na criação do agora famoso ICAT (Comissão Internacional para a Conservação dos Atuns do Atlântico) Schaefer (1954) apresenta a pesquisa ecológica mais como ideal do que prioridade, pois a “necessidade de agir da ciência pesqueira sobrepuja o passo lento da ciência [ecológica]”. É claro que os modelos pesqueiros tinham (e têm) imperfeições e deficiências, afinal como diria Winston Churchill “Não é possível soluções perfeitas para nossas dificuldades, num mundo imperfeito”, mas a busca pela aplicabilidade, o que inclui a interpretação biológica e/ou econômica dos parâmetros, é o ponto principal da modelagem da pesca.

A Ciência Pesqueira e a Ecologia são ramos de saber relativamente novos e de mesma idade. Desta forma, considerando a data de publicação da *Origem das Espécies* em 1859 como a natividade da Ecologia, sabe-se que a Noruega já fazia seu monitoramento de desembarque pesqueiro há pelo menos 23 anos (Smith 1994) e o estudo das flutuações dos estoques e a noção da idéia de sobre-pesca (captura acima de um nível aceitável de reposição natural dos estoques) haviam surgido praticamente na mesma época (Cleghorn 1854).

Podemos dizer, sem cometer grande deslize, que estas duas ciências se desenvolveram paralelamente uma à outra (Angelini & Moloney 2007). O elegante modelo presa-predador, por exemplo, foi descrito primeiramente por Lotka em 1925 (no livro *Elements of physical biology*) e independentemente por Volterra em 1926, que o publicou em *Nature*, instigado por seu genro que precisava de um modelo para tentar entender a flutuação de estoques de peixes no mar Adriático, já que trabalhava numa empresa pesqueira. À partir daí o modelo ficou conhecido como “equações de Lotka-Volterra”.

Em 1932, Edward Russel disse que a “pesca era uma auto-ecologia em grande escala”, reconhecendo o papel das variáveis ambientais, além da captura, sobre os estoques (Russel 1932). Auto-ecologia é comumente definida como “o ramo da ecologia que estuda a relação de uma espécie individual com o ambiente” e foi desta forma que a ciência pesqueira evoluiu por muito tempo: com o estudo da espécie alvo da pescaria, isto é, utilizando-se da abordagem ecológica populacional, estimando as taxas de crescimento e recrutamento e as taxas de mortalidades natural e por pesca, além do uso de tabelas de vida para determinar em quais classes de tamanho a pesca poderia se concentrar sem comprometer a viabilidade da população, ou no jargão pesqueiro, a sustentabilidade do estoque.

Esta tendência de abordagem uni-específica na pesca, foi reforçada pelo conceito de Rendimento Máximo Sustentável criado por Hjort et al. (1933). Estes autores aproveitando-se do modelo populacional de capacidade suporte de 1834 elaborado por Verhulst e re-descoberto por Raymond Pearl em 1920 (Kingsland 1985), focaram-se sobre o ponto de inflexão da curva logística, onde a taxa de reposição dos indivíduos é máxima, notando que exploração de uma população neste tamanho aumentaria o rendimento do pescador, ao mesmo tempo que não prejudicaria a população, tornando a pesca sustentável (Este ponto de inflexão é $K/2$, onde K é a capacidade suporte ou número máximo de indivíduos que o ambiente pode suportar). Ainda hoje, o conceito de Máximo Rendimento Sustentável é muito utilizado, especialmente com a análise de gráficos Esforço X Captura (rendimento) primeiramente desenvolvida por Schaefer (1954).

Outro modelo da década de 30 e ainda bastante utilizado nos estudos da pesca, é o de von Bertalanffy (1938) que descreve o crescimento de peixes:

$$L_t = L_{\infty} * (1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (1)$$

Onde:

L_t – comprimento do peixe no tempo (cm);

L_{∞} – comprimento assintótico ou infinito - comprimento (cm);

K – constante ou velocidade de crescimento - parâmetro da curvatura (ano^{-1});

t_0 - (lê-se “t - zero”) - idade nominal (ano) quando o tamanho do peixe é considerado zero.

Para o ajuste ao modelo de von Bertalanffy são necessárias séries temporais de classes de tamanho (ou idade) de uma espécie de peixe (algo não difícil de coletar). Este modelo é amplamente utilizado e é comum a comparação dos valores dos seus parâmetros entre populações de mesma espécie (em diferentes ambientes, períodos e/ou

submetidas a diferentes níveis de esforço pesqueiro) e/ou diferentes espécies.

Em 1935, Tansley conceitua o ecossistema baseando-se na sucessão ecológica de ambientes terrestres e, menos de 10 anos depois, Lindemann (1942) usou uma pirâmide para descrever a distribuição de energia entre os níveis tróficos (termo novo) e postulou que a eficiência de transferência de energia de um nível para outro seria de 10%.

Na década de 50, von Bertalanffy delineou a teoria geral de sistemas, que descreve os modelos em diagramas, uma linguagem não formalizada, que explicita as relações diretas entre componentes do ecossistema (relações alimentares, por exemplo). Isto abriu dois diferentes caminhos para as duas ciências:

a) Na pesca, a teoria geral dos sistemas foi usada por Beverton & Holt (1957) para descrever um sistema que se recompõe (*auto feedback*). Eles utilizaram métodos de pesquisa operacional que aglutinaram, a teoria da produção excedente e a do rendimento por recruta (Smith 1994). O modelo de rendimento por recruta de Beverton & Holt (1957) ainda é amplamente usado (Miranda et al. 2000, Goffredo & Lasker 2008).

b) Na Ecologia, o legado de von Bertalanffy ficou mais evidente nos trabalhos dos irmãos Odum (Eugene e Howard) que passaram a descrever a natureza como um conjunto de componentes bióticos que se relacionam, influenciados e influenciando variáveis abióticas do sistema. Eles ainda passaram a discutir o desenvolvimento dos ecossistemas (Odum 1969) e como o “todo” influenciaria as partes, isto é, como o todo poderia ser maior que a soma das partes (Mitsch 2003, Müller 1997).

Deixando claro que a avaliação uni-específica dos estoques pesqueiros ainda é necessária e muito utilizada (ver por exemplo, Jaworski 2011), é justamente a abordagem ecossistêmica o novo paradigma das mais recentes avaliações dos estoques uma perspectiva chamada *Ecosystem Based Fisheries Management* (EBFM) ou Manejo da Pesca Baseado no Ecossistema, esta nova disciplina tem a vantagem de permitir a incorporação de espécies não alvo da pesca e que necessitam ser preservadas como tartarugas, baleias e aves aquáticas, além de incluir outros elementos do sistema como fitoplâncton, zooplâncton, benthos, detritos e demais presas das espécies principais. A inserção destes componentes além de propiciar (ou ao menos tentar) maior entendimento do ecossistema como um todo, tem o efeito colateral e benéfico de reunir à ciência pesqueira, outros pesquisadores que, do contrário, se manteriam dentro de seus laboratórios fazendo perguntas específicas de seu objeto de estudo sem ligação com os demais e muito menos com a pesca.

Mas esta abordagem tem um problema nada trivial: a necessidade de mais informações sobre o ambiente (Heymans et al. 2011). Neste sentido, Link (2010) resume os subsídios indispensáveis quando da confecção de estudos EBFM: I: Geografia do ecossistema (tamanho, principais fatores físicos); II: Espécies – chave (comercialmente e ecologicamente relevantes? qual o papel funcional delas? especialistas ou generalistas?); III: Fatores abióticos (há áreas específicas para crescimento de juvenis? Há fontes de poluição? Habitat é alterado?); IV: Interação de espécies (são identificadas e quantificadas? O sistema é controlado por predadores (*top-down*) ou pelo recursos (*bottom-up*)? As interações são fortes ou fracas?); V: Propriedades agregadas (qual a produtividade primária e secundária do sistema? Elas afetam a pesca? Direta ou Indiretamente?); VI: Propriedades no nível do sistema (Há outros bens e serviços que competem com a pesca ou uma espécie em particular? Como a pesca interage com

outros setores que usam o ecossistema?); VII: Contexto da pesca (Quais os tipos de aparelhos usados na pesca? Qual o nível histórico de esforço pesqueiro sobre as espécies chave? O quanto isto influencia as espécies não-alvo, estrutura trófica, habitat?).

É claro que todas estas informações não necessitam ser intensamente coletadas e avaliadas, afinal os modelos que subsidiarão a abordagem EBFM, são, como todos os modelos, simplificações do mundo real. Neste caso, um pensamento de Bernardo Soares (um dos heterônimos do poeta Fernando Pessoa) pode nos ajudar: “Um barco parece ser um objeto cujo fim é navegar; mas o seu fim não é navegar, senão chegar a um porto”. Desta forma, um modelo (barco) aplicado à pesca tem mais a finalidade de prever a pesca e seu impacto no sistema (chegar ao porto) do que propriamente entendê-la (navegar sobre o oceano profundo de nossa ignorância, se o leitor me permite o chiste...). Neste sentido, em 2007 a FAO avaliou os modelos ecossistêmicos pesqueiros disponíveis para se aplicar a abordagem EBFM (Plagányi 2007) e classificou dois softwares como os mais utilizáveis para se “não se ficar a ver navios”: Ecopath e Atlantis. O primeiro deles é abordado mais detalhadamente abaixo.

Modelo Ecopath

O Ecopath foi elaborado por Polovina (1984) para suprir a necessidade de “entender a estrutura e função de um ecossistema de recife de coral e o desenvolvimento de melhores ferramentas para o seu manejo”. Especificamente o objetivo da modelagem matemática deste autor foi “estimar a produção e a biomassa média anuais dos principais componentes do ecossistema para uma situação estática sob condições gerais de equilíbrio”. Estas condições de equilíbrio existem quando a biomassa anual para cada componente não muda de ano para ano, e o modelo resulta num sistema de equações lineares que pode ser expresso como:

Produção do grupo i – Predação sobre grupo i – Mortalidade não predatória de i –
Capturas do grupo i – Export de $i = 0$ para todos os i (2)

Aqui, a produção do grupo i pode ser definida como a “quantia total de tecido elaborada por i durante um determinado período de tempo (ano), ainda que nem todos os indivíduos do grupo i sobrevivam até o final do período” (Ivlev 1945), uma definição mais simples seria a variação em número e peso dos indivíduos de i durante o ano.

Os termos da equação (2) são expressos como funções das médias anuais desconhecidas de biomassa (B_i), que é simplesmente o número de indivíduos multiplicado por seus respectivos pesos. No Ecopath, este valor é dividido pela área (m^2 ou km^2).

Para um modelo de equilíbrio é importante que a produção de um grupo seja estimada em relação à sua própria biomassa (P/B) e Allen (1971) demonstrou que para uma coorte de uma espécie, a razão P/B é igual a mortalidade total (Z) desta coorte, e que para toda a espécie que consistem de n coortes, a Produção (P) total é a soma das produções de cada coorte (P_i) e por isto, $P = \sum P_i = \sum B_i * Z_i$, o que equivale dizer que $P = Z * B$ ou $P/B = Z$. A Mortalidade Total (Z) é definida como a Mortalidade por pesca (F) mais a mortalidade natural anual instantânea (M), assim, quando a espécie (ou compartimento) não é pescada Produção/Biomassa é igual a Mortalidade Natural ($P/B = M$).

Voltando a equação (2), a mortalidade por predação sobre o grupo i (Predação sobre o grupo i) é a fração da biomassa do grupo i que é consumida pelos predadores,

dependendo de dois tipos de informação: a) da matriz de composição da dieta dos componentes na teia trófica (DC_{ij}) – proporção (percentagem) da presa i na dieta do predador j ; b) dos requerimentos alimentares dos predadores j . Nos termos da modelagem do Ecopath, estes requerimentos dependem da Biomassa (B) a ser mantida em equilíbrio e da produção anual do grupo ou espécie (P), solução originalmente proposta por Laevastu & Larkins (1981).

Ainda, na equação 2 a Mortalidade não predatória de i seria aquela causada por doenças e/ou velhice e é considerada uma fração da biomassa (B) de i . As capturas de i são os dados de desembarque pesqueiro que provém daquele ecossistema e período e o Export de i , refere-se às migrações para fora do sistema (variável difícil de medir) que, quando considerado, é também uma fração de B.

O modelo original de Polovina (1984) foi melhorado por Pauly et al. (1987) e chamado Ecopath II tendo sido descrito mais apropriadamente em Christensen & Pauly (1992) com a seguinte fórmula básica:

$$B_i * P_{Bi} * E_{Ei} - \sum (B_j * Q_{Bj} * DC_{ji}) - EX_i = 0 \quad (3)$$

onde:

B_i - biomassa da presa (i);

P_{Bi} - produção / biomassa de (i);

E_{Ei} - eficiência ecotrófica de (i) – varia de 0 a 1.;

B_j - biomassa do predador (j);

Q_{Bj} - consumo / biomassa do predador (j);

DC_{ji} - fração da presa (i) na dieta do predador (j);

EX_i - export de (i).

Assim, para um sistema com n grupos (compartimentos) o sistema terá n equações lineares e por estar em equilíbrio a produção e consumo dentre os grupos devem se cancelar. Por isto, o Ecopath é capaz de estimar o valor que falta para um dos quatro parâmetros (B, PB, QB e EE) necessários para cada grupo. Já a matriz de Composição da Dieta (DC) é compulsória.

O parâmetro E_{Ei} da equação 3 equivale à proporção da produção de i que é utilizada no sistema. E_{Ei} varia entre 0 (a produção do compartimento não é utilizada) até 1 (a produção do grupo é totalmente utilizada na dieta dos predadores ou na captura pesqueira). O valor de E_{Ei} é especialmente importante no balanceamento inicial dos modelos, pois ao entrar com os valores de B, PB e QB para cada componente, o modelo estará equilibrado se, e somente se, os valores de todos os E_{Ei} (estimados pelo Ecopath) forem menores ou iguais a 1. Caso contrário, será necessário retornar aos componentes com $E_{Ei} > 1.0$ e modificar os valores de B ou PB ou QB ou ainda da matriz de composição da dieta (DC) até que o equilíbrio seja alcançado.

Em geral, essas modificações iniciais, trazem ceticismo ao usuário do Ecopath (Angelini & Gomes 2008b). Porém há que se atentar para o fato que todos os valores (B, PB, QB, DC) foram estimados numa perspectiva uni- específica, ou seja, analisando as espécies em separado com o auxílio de outros modelos (veja abaixo) que também têm limitações em suas estimativas, pois todos são “abstrações da realidade”. Desta forma,

ao organizar as espécies numa perspectiva multi-específica (trófica ou ecossistêmica), esses valores não conseguem encontrar a suposição de equilíbrio e por isto, na imensa maioria das vezes, os ajustes são inevitáveis. De qualquer forma, a versão 5.0 do Ecopath tem uma rotina chamada “Automatic Mass Balance” que realiza os ajustes alterando o mínimo possível os dados de entrada e considerando a qualidade de cada valor fornecido pelo usuário (veja abaixo).

Muitas vezes devido a falta de informações sobre B, PB ou QB, pode-se entrar com o valor de EE, que o Ecopath calculará o valor do parâmetro faltante, mas isto, apesar de ser um expediente muito usado especialmente na ausência de dados de biomassa (Angelini & Agostinho 2005), deve ser evitado, pois diminui o nível de realidade do modelo e os periódicos científicos estão cada vez mais rigorosos e não aceitando mais este tipo de solução.

Já avaliamos o modelo EwE do ponto de vista de sua elaboração e suposições e então, se aceitarmos o pressuposto de equilíbrio, estamos aptos a descrever as informações necessárias para, na prática, “rodar” o modelo e completar a equação 3:

Biomassa (B)

Dentre as informações da equação 3, a mais importante e talvez a mais difícil de estimar no campo é a biomassa por área (ton km^{-2}). Para peixes em ecossistemas marinhos que sofrem pressão pesqueira, ela é comumente estimada por métodos que usam ecosonda e arrastão (Vaz-Velho et al. 2006). Em ecossistemas de água doce, pode ser usado o arrastão de margem ou mesmo de meia água desde que a área do arrastão seja conhecida (Angelini et al. 2005). Ecosondas também podem ser usadas mas, na água doce, ainda é um procedimento incomum. Neste ponto é preciso deixar claro, que o uso de malhadeiras não fornece biomassa por área do ambiente (e sim por área de rede), mas se as coletas com redes-de-espera forem realizadas temporalmente (mensal, por exemplo), modelos como o da VPA (Análise de População Virtual) podem ser usados para estimar a biomassa daquela espécie (King 1995) em softwares como FISAT (Gayanilo et al. 1996).

Para plâncton são necessárias coletas que quantifiquem os organismos. Por exemplo, o uso de bomba de água para filtrar as amostras, permite a contagem dos indivíduos por m^3 . No caso de bentos a coleta é comumente feita por métodos que permitem a estimativa de número de indivíduos por área (amostrador “subber” por exemplo). A maior dificuldade com estes organismos é converter números de indivíduos em peso, o que pode ser resolvido por tabelas de conversão Optiz (1991), mas tendo em mente que o ideal seria pesar os organismos, um processo que exige paciência e balanças muito precisas e sensíveis. Mais detalhes sobre estes procedimentos podem ser encontrados em Angelini & Gomes (2008a).

Produção/Biomassa (PB)

Para quantificar o conceito de PB já mencionado ($\text{PB} = Z$ ou M), os modelos EwE utilizam, no caso dos peixes, a regressão empírica de Pauly (1980):

$$M = K^{0,65} * L_{\infty}^{-0,279} * T^{0,463} \quad (4)$$

Onde:

M - mortalidade natural (ano^{-1}) ou PB;

K - constante de crescimento (ano^{-1}) (equação 1)

L_{∞} - comprimento assintótico ou infinito (cm) (equação 1)

T - temperatura média anual da água do hábitat do peixe, no sistema em estudo.

Os parâmetros retirados da equação 1 (K e L_{∞}) podem ser estimados utilizando-se o programa FISAT já mencionado, que, se a população for alvo de pescaria, também calcula a mortalidade total (Z) pelo método da curva linearizada (Sparre et al. 1989).

Ao estimar PB para outros organismos também é comum o uso de regressões empíricas. Para macro-invertebrados bentônicos podem ser encontradas em Robertson (1979), Edgar (1990), Brey (1999), Tagliapietra et al. (2007), Butkas et al. (2011) e Morin & Bourassa (1992), da qual retiramos este exemplo:

$$\log P = -0.745 + 1.01 * \log B - 0.34 * \log W + 0.037 * T \quad (5)$$

onde: P – produção; B – biomassa (grama de peso seco); W – peso individual médio (gramas de peso seco); T – temperatura do ambiente.

O mesmo tipo de estimativas existem para zooplâncton (Sun et al. 2011, Santos et al. 2010, Angelini et al. 1996) e também para os produtores primários como fitoplâncton (Ara et al. 2011, Forget et al. 2011, Nandini et al. 2010, Domine et al. 2010) e macrófitas (Silva et al. 2009). Em todos estes casos o leitor deve ficar atento as unidades de medida, pois para o parâmetro PB a unidade é $\text{ton km}^{-2} \text{ano}^{-1}$. Normalmente os trabalhos que estimam produção dos invertebrados (zooplâncton e bentos) também trazem informações sobre as taxas de consumo.

Consumo/Biomassa (QB)

A razão consumo/biomassa (Q/B) foi definida por Pauly (1986) como o número de vezes que uma população consome seu próprio peso por ano. Para peixes é estimada através da regressão empírica de Palomares e Pauly (1998):

$$\log Q/B = 7,964 - 0,204 * \log W_{\infty} - 1,965 * T' + 0,083 * Ar + 0,532 * H + 0,398 * D \quad (6)$$

Onde:

Q/B - razão anual Consumo/Biomassa;

W_{∞} - peso assintótico (gramas de peso úmido);

T' – inversa da temperatura média da água = $[1000 / (\text{temperatura do ambiente em } ^{\circ}\text{C} + 273,15)]$;

Ar - índice da forma da nadadeira caudal: $Ar = h^2 / S$ (h - altura da nadadeira em mm e S – superfície da nadadeira em mm^2)

H e D – índice do tipo de alimento: H = 1 para herbívoros; D = 1 para detritívoros e iliófagos; H = D = 0 para carnívoros.

O Ecopath ainda considera que QB deve ser no mínimo três vezes maior que PB, isto é, o compartimento deve consumir ao menos três vezes a biomassa que ele produz, se isto não ocorre provavelmente o modelo não se equilibra, pois o compartimento, perde peso por respiração e detritos (além da predação).

Composição da Dieta (DC)

A composição da dieta pode ser determinada por análise de conteúdos estomacais dos peixes (Loureiro-Crippa & Hahn 2006) ou mesmo por análise de isótopos estáveis (Milessi et al. 2010, Clarke et al. 2005). Esta avaliação é importante porque ela determina as ligações entre os diferentes componentes do sistema.

Pesca (F)

No caso de ambientes que têm suas espécies pescadas, é necessário entrar com dados de desembarque anuais divididos pela área do ambiente ($\text{ton km}^{-2} \text{ano}^{-1}$).

Validação de um modelo Ecopath

O maior problema dos modelos Ecopath era, depois de equilibrado, descobrir se ele tinha validade com o mundo real. Inicialmente isto foi feito com algumas simulações do tipo, “mude isto e o resultado tem que ser coerente com o nosso conhecimento prévio do sistema” (Angelini et al. 2006). Outra forma foi comparar modelos na busca de padrões (modelos muito fora dos padrões não estariam corretos) como em Christensen & Pauly (1993).

Mais recentemente a versão 5 do Ecopath incorporou duas simples, mas consideráveis rotinas para tentar validar o modelo estático. Na primeira chamada “Índice de Pedigree”, o usuário dá uma nota para categorizar a qualidade de cada valor que ele coloca no modelo. A “nota” varia de 0 a 1, assim, quando a estimativa for um “chute” recebe 0, quando for bem feita, medida corretamente no próprio ecossistema e não baseada em literatura, recebe 1 (Christensen et al. 2005). Ao final o Ecopath faz uma média dos índices e o modelador tem uma noção geral da qualidade dos seus dados, que aliás, não deixa de ser por si só um resultado apreciável.

Mas a principal rotina usada para validação é a Ecoranger, que permite a colocação de um desvio (*range*) para cada valor de entrada no modelo. Este desvio pode ter distribuição estatística normal, uniforme ou triangular, à depender da escolha do usuário. Assim, utilizando-se de re-amostragem, o Ecopath simula o modelo com as modificações fundamentadas nos desvios (restritas pelo balanço de massas) e o resultado do modelo é validado com base na soma dos quadrados dos resíduos. O processo é repetido 10 mil vezes usando uma rotina de Monte-Carlo e o “melhor” resultado sugere, se for o caso, alterações nos valores iniciais ou valida o modelo original (Christensen et al. 2005). Alguns trabalhos já utilizam-se deste expediente (Villanueva et al. 2006, Angelini et al. 2010). É possível ainda, por escolha do usuário, executar o Ecoranger para simular modificações apenas nos valores que têm menores Índices de Pedigree, isto é, maiores probabilidades de não estarem corretos. Isto aumenta a confiabilidade nos resultados do modelo.

Desta forma, é possível ter um modelo seguro que tira uma “foto quantitativa” das trocas entre os componentes do sistema. Apesar de muito informativa, em especial quando você tem vários sistemas similares e compara-os na busca de padrões (veja por exemplo, Christensen, 1995, Vasconcellos et al. 1997, Angelini et al. 2006 e Angelini et al. 2008c), os modelos Ecopath só conseguiram maior destaque e aplicabilidade quando Walters et al. (1997) modificaram a equação 3, tornando-a uma equação diferencial de Biomassa (dBi/dt), transformando o modelo estático do Ecopath num modelo dinâmico que varia no tempo e originando o “Ecopath with Ecosim” (EwE), no qual, a mortalidade por pesca (F_i) é separada de PB (que passa então ser igual apenas a Mortalidade Natural) e

que possibilita a simulação da alteração do esforço pesqueiro e conseqüentemente a previsão dos impactos diretos e indiretos desta mudança no ecossistema e nas espécies. O EwE ainda permite outras simulações de cenários, mas não é objetivo deste capítulo explicá-lo (exemplos podem ser vistos em Freire et al. 2008, Angelini & Velho 2011 e Libralato et al. 2010).

Indicadores ecossistêmicos

Depois de Odum (1969) que descreveu 24 atributos para avaliar o estágio de desenvolvimento de um ecossistema, e mais precisamente a sua homeostase e/ou resiliência, a literatura científica tem sido pródiga em tentar criar indicadores ambientais que avaliem a dinâmica e/ou o estado de um ecossistema, incluindo a atividade exploratória sobre ele (Shannon et al. 2009, Coll et al. 2008, Libralato et al. 2008). Dentre os diversos atributos fornecidos pelo EwE, vamos destacar dois deles: ascendência e overhead.

Ascendência e Overhead

Estas duas métricas são baseadas na teoria da informação (Ulanowicz 1986). Informação pode ser definida como os efeitos que conferem ordem e padrão aos sistemas, isto é, conhecimento das probabilidades sobre as transferências das partículas entre os componentes, assim, maior conhecimento significa maior informação. Por exemplo, o índice de diversidade de Shannon-Winner ($H' = \sum ni/N * \log ni/N$, onde ni é o número de indivíduos da espécie i e N , o número total de indivíduos para S espécies) é baseado na teoria da informação e é um índice de incerteza, que é oposta a informação. Assim, ele será máximo ($H'_{max} = \log S$) quando as espécies tiverem mesmo número de indivíduos, o que significa menos informação sobre a distribuição de indivíduos entre as espécies.

Ascendência é o produto de duas contribuições: da atividade do sistema (fluxos totais trocados entre componentes) pela informação média mútua (uma medida do conhecimento das probabilidades de uma partícula se transferir de um componente a outro). Os fluxos totais indicam tamanho enquanto a informação refere-se a organização do sistema (Allesina & Bodini 2008) pois crescer e desenvolver-se são os objetivos de entidades em macro-escala como os ecossistemas (Ulanowicz 2009).

Assim, por exemplo, um componente predado por quatro outros, tem quatro opções de saída de sua energia, o que em suma reduz a informação (“ordem”) sobre as unidades de energia que deixam ele (aumento de incerteza). Já um componente que tem apenas uma saída (um predador), nos dá a informação máxima, isto é, a probabilidade que a energia sairá por aquele fluxo para o sistema é 1 (máxima).

Ulanowicz (1986) postula que os ecossistemas evoluem tanto quanto se esforçam para otimizar a ascendência (A), a organização. Essa otimização tem um limite denominado capacidade de desenvolvimento (C). A diferença entre C e A é chamada de “overhead do sistema” (O) e reflete os caminhos alternativos que o sistema possui, caso os principais fluxos venham ser afetados por perturbações imprevistas. Por isto, o *overhead* é a medida de “desorganização da informação” que se contrapõe e complementa a ascendência (Angelini 2002). Quando um sistema se desenvolve ele tende a favorecer os fluxos principais, aumentando a ordem do sistema, mas são justamente os fluxos menores que garantirão a resiliência e/ou persistência do sistema frente a perturbações e impactos como a pesca. Acredito que o potencial destas métricas

para avaliar a homeostase dos sistemas reais, ainda não foi completamente explorado, tornando-se assim um campo de análise muito promissor, em especial com o mais novo livro de Ulanowicz (2009 - *A terceira janela: Vida Natural além de Newton e Darwin*).

Considerações finais

O uso do ecossistema como unidade fundamental em muitas pesquisas ecológicas recentes têm também ganho adeptos dentro da Ciência Pesqueira, especialmente na abordagem de Manejo da Pesca Baseado no Ecossistema (EBFM), que continuamente busca indicadores que possam refletir a dinâmica e o desenvolvimento ecossistêmicos. Alguns destes indicadores tem a pretensão de avaliar o ecossistema de maneira geral, na medida que o todo pode ser maior que a soma das partes. Apesar disto estudos ecológicos populacionais ainda são imprescindíveis para o manejo da pesca e muitas vezes suficientes para a resolução de um problema.

Conectar a teoria ecológica e a ciência aplicada da pesca para o uso sustentado de recursos e serviços de um ecossistema é uma caminhada que já tem mais de 100 anos. Atualmente o modelo e software “Ecopath with Ecosim” é um dos modos de trilhar este caminho, pois ele pode auxiliar no manejo pesqueiro e também no nosso entendimento dos ecossistemas. De qualquer forma, é sempre bom lembrar do poeta: “caminhante não há caminhos, caminhos se fazem ao andar”.

Referências

- Allesina, S. & Bodini, A. 2008. Ascendency. In: Jørgensen, S.E. & Fath, B.D. Encyclopedia of Ecology, pp. 254-263 Oxford: Elsevier.
- Angelini, R. 2002. Bases para a aplicação da teoria da informação em ecossistemas, com ênfase na ascendência. *Acta Scientiarum*, Maringá (PR), v. 24, n. 2, p. 275-283.
- Angelini, R. & Vaz-Velho, F. 2011. Ecosystem structure and trophic analysis of Angolan Fishery landings. *Scientia Marina*, 75 (2): 309-319.
- Angelini, R. & Gomes, L. C. 2008a. O artesanato de ecossistemas: construindo modelos com dados. EDUEM. Maringá (PR). 175p.
- Angelini, R. & Gomes, L. C. 2008b. Etapas da construção de um modelo. In: Ronaldo Angelini; Luiz Carlos Gomes. (Org.). O artesanato de ecossistemas: construindo modelos com dados. EDUEM. Maringá (PR). 31-62.
- Angelini, R.; Agostinho, A. A. & Gomes, L. C. 2008c. O uso de atributos ecossistêmicos na busca por padrões em reservatórios. In: Ronaldo Angelini; Luiz Carlos Gomes (Org.). O artesanato de ecossistemas: construindo modelos com dados. EDUEM. Maringá (PR). 153-167.
- Angelini, R. & Moloney, C. 2007. Ecology, Fisheries and Modelling: an historical perspective. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 2:75-85.
- Angelini, R.; Fabrè N. N. & Silva Jr., U. L. 2006. Trophic analysis and fishing simulation of the biggest Amazonian catfish. *African Journal of Agricultural Research*, 1: 151-158.
- Angelini, R. & Agostinho, A.A. 2005. Food web model of the Upper Paraná River Floodplain: description and aggregation effects. *Ecol. Model.* 181, 109–121.
- Angelini, R.; Agostinho, A. A.; Gomes, L. C.; Costa, R. S. & Latini, J. D. 2005. Análise Ecosistêmica de Reservatórios. In: L. Rodriguez; S.M. Thomaz; A.A. Agostinho; L.C. Gomes. (Org.). Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais. Ed Rima (São Carlos), p. 311-321.
- Angelini, R.; Abuabara, M.A.P. & Rietzler, A.C. 1996. Application of de Bernardi & Di Cola model in a *Argyrodiaptomus furcatus* (zooplankton - copepod) from Broa Reservoir (São Carlos, SP-Brazil). *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Dott. Marco. Marchi.* 54, 69–75.

- Allen, K.R. 1971. Relation between production and biomass. *J Fish Res Board Can* 28:1573-1581.
- Ara, K.; Yamaki, K.; Wada, K.; Fukuyama, S.; Okutsu, T.; Nagasaka S.; Shiomoto, A. & Hiromi, J. 2011. Temporal variability in physicochemical properties, phytoplankton standing crop and primary production for 7 years (2002–2008) in the neritic area of Sagami Bay, Japan. *J Oceanogr.* 67:87–111. DOI 10.1007/s10872-011-0010-y
- Bertalanffy, L. von. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology*, 10 (2): 181–213.
- Beverton, R. J. H. & Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. H.M. Stationery Off., London, Fish. Invest., Ser. 2, vol. 19. 533 p.
- Brey, T. 1999. A collection of empirical relations for use in ecological modelling. *Naga, the ICLARM Quarterly*, 22 (3): 24–28.
- Butkas, K.J.; Vadeboncoeur, Y.; Jake, M. & Zanden, V. 2011. Estimating benthic invertebrate production in lakes: a comparison of methods and scaling from individual taxa to the whole-lake level. *Aquat. Sci.* 73:153–169. DOI 10.1007/s00027-010-0168-1.
- Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecological modelling* 77: 3-32.
- Christensen, V. & Pauly, D. (Eds). 1993. *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. Editora da ICLARM. 390p.
- Christensen, V. & Pauly, D. 1992. ECOPATH II -- a software for balancing steadystate ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61: 169-185.
- Christensen V.; Walters C. J. & Pauly, D. 2005. *Ecopath with Ecosim: a user's guide*. Fisheries Centre. University of British Columbia. Canadá 154p.
- Clarke, L.R.; Videgar, D.T. & Bennett, D.H. 2005. Stable isotopes and gut content show diet overlap among native and introduced piscivores in a large oligotrophic lake. *Ecology of Freshwater Fish* (14): 267–277.
- Cleghorn, J. 1854. On the fluctuations in the herring fisheries. *British Association for Advancement of Science*, 24: 124.
- Coll, M.; Libralato S.; Tudela S.; Palomera, I. & Pranovi, F. 2008 Ecosystem Overfishing in the Ocean. *Plos One*, 3 (12): e3881.
- Domine, L.M.; Vanni, M.J. & Renwick, W.H. 2010. New and regenerated primary production in a productive reservoir ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67 (2): 278-287.
- Edgar, G.J. 1990. The use of the size structure of benthic macrofaunal communities to estimate faunal biomass and secondary production. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 137 (3): 195-214.
- Forget, M-H.; Platt, T.; Sathyendranath, S. & Fanning, P. 2011. Phytoplankton size structure, distribution, and primary production as the basis for trophic analysis of Caribbean ecosystems. –*ICES Journal of Marine Science*, 68: 751–765.
- Freire, K. M. F.; Christensen, V. & Pauly, D. 2008. Description of the East Brazil Large Marine Ecosystem using a trophic model. *Scientia Marina* (72): 477-491.
- Gayanilo, F.C., Jr.; Sparre, P. & Pauly, D. 1996. The FAO ICLARM stock assessment tools (FiSAT) user's guide. FAO Computerized Information 59 Series/Fisheries, Rome, no.8, 126 p., ill. (Distributed with CD).
- Goffredo, S. & Lasker, H.R. 2008. An adaptative management approach to an octocoral fishery based on the Beverton-Holt model. *Coral Reefs*, 27 (4): 751- 761.
- Heymans, J.J.; Howell, L.K.; Ayers, M.; Burrows, M. T.; Gordon, J.D.M.; Jones, E.G. & Neat, F. 2011. Do we have enough information to apply the ecosystem approach to management of deep-sea fisheries? An example from the West of Scotland. *ICES Journal of Marine Science*

- 68: 265-280.
- Hjort, J.; Jahn, G. & Ottestad, P. 1933. The optimum catch. *Hvalradets Skrifter*, 7: 92- 127.
- Ivlev, V.S. 1945. The biological productivity of waters. *Biol.* 19, 98-120. *Uspekhi Sovrem Biologii*, 19: 98-120. (In Russian; translation by W.E. Ricker).
- Jaworski, A. 2011. Evaluation of methods for predicting mean weight-at-age: an application in forecasting yield of four haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) stocks in the Northeast Atlantic. *Fisheries Research*, 109 (1): 61-73.
- King, M. 1995. *Fisheries biology, assessment and management*. Osney Mead, Oxford: Fishing News Books. 341p.
- Kingsland, S.E. 1985. *Modeling Nature*. Ed. Chicago. 267pp.
- Laevastu T. & Larkins H.A. 1981. *Marine fisheries ecosystem, its quantitative evaluation and management*. Fishing News Books, Farnham, UK.
- Libralato, S.; Coll, M.; Tempesta, M.; Santojanni, A.; Spoto, M.; Palomera, I.; Arneri, E. & Solidoro, C. 2010. Food-web traits of protected and exploited areas of the Adriatic Sea. *Biological Conservation*, 143: 2182–2194.
- Libralato, S.; Coll, M.; Tudella, S.; Palomera, I. & Pranovi, F. 2008. Novel index for quantification of ecosystem effects of fishing as removal of secondary production. *Marine Ecology Progress Series*, 355:107-129.
- Libralato, S.; Christensen, V. & Pauly, D. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecol. Model.* 195:153-171.
- Lindeman, R. 1942. The trophic dynamics aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.
- Link, J.S. 2010. *Ecosystem-Based Fisheries Management – Confronting Tradeoffs*. Cambridge Press. 205p.
- Loureiro-Crippa, V.E & Hahn, N.S. 2006. Use of food resources by the fish fauna of a small reservoir (rio Jordão, Brazil) before and shortly after its filling. *Neotropical Ichthyology*, 4(3): 357-362.
- Miranda L.E.; Agostinho, A. A.; Gomes, L. C. 2000. Appraisal of the selective properties of gill nets and implications for yield and value of the fisheries at the Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay. *Fisheries Research* 45: 105-116.
- Milessi, A.C.; Danilo, C.; Laura, R.-G.; Daniel, C.; Javiere, S. & Rodríguez-Gallego, L. 2010. Trophic mass-balance model of a subtropical coastal lagoon, including a Comparison with a stable isotope analysis of the food-web. *Ecological Modelling* 221: 2859–2869.
- Mitsch, W.J. 2003. Ecology, ecological engineering and the Odum brothers. *Ecological engineering*, 20: 331-338.
- Morin, A. & Bourassa, N. 1992. Modules empiriques de la production annuelle et du rapport P/B d'invertebras benthiques d'eau courante. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 532-539.
- Müller, F. 1997. State-of-the-art in ecosystem theory. *Ecological modelling* 100: 135-161.
- Nandini, S.; Ramírez-García P. & Sarma S.S.S. 2010. Evaluation of primary and secondary production using wastewater as a culture medium. *Waste Management & Research*, 28: 928–935. DOI: 10.1177/0734242X09346312
- Odum, E.P. 1969. The Strategy of Ecosystem Development. *Science* 104: 262-270.
- Optiz, S. 1991. *Quantitative Models of Trophic Interactions in Caribbean Coral Reefs*. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch - Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian - Albrechts - Universität zu Kiel.
- Palomares, M.L. & Pauly, D. 1998. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Marine and freshwater research*, 49 (5): 447-453
- Pauly, D. 1986. A simple method for estimating the food consumption of fish populations from

- growth data and food conversion experiments. United States Fishery Bulletin, Washington (DC), 4 (4): 827-842.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. CIEM* 39 (3): 175-192.
- Pauly, D.; Soriano, M. & Palomares, M.L. 1987. On improving the construction, parametrization and interpretation of "steady-state" multispecies models. Presented at the 9th Shrimp and Finfish Fisheries Management - Workshop, 7-9 December 1987, Kuwait. ICLARM Contr. 627. International - Center for Living Aquatic Resources Management. Manila, Philippines.
- Plagányi, E.E. 2007. Models for an ecosystem approach to fisheries. *FAO* 477. 105p.
- Polovina, J.J., 1984. Model of a coral reef ecosystem. Part I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3:1-11.
- Robertson, A.I. 1979. The Relationship Between Annual Production: Biomass Ratios and Lifespans for Marine Macrobenthos. *Oecologia (Berl.)* 38, 193-202.
- Russel, E.S. 1932. Fishery research: its contribution to ecology. *Journal of ecology*, 20: 128-151.
- Santos, R.M.; Negreiros, N.F.; Silva, L.C.; Rocha, O. & Santos-Wisniewski, M.J. 2010. Biomass and production of Cladocera in Furnas Reservoir, Minas Gerais, Brazil. *Braz. J. Biol.* 70 (3): 879-887. doi: 10.1590/S1519-69842010000400019
- Schaefer, M. B. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the mangement of the commercial marine fisheries. *Inter- American Tropical Tuna Commission Bulletin*, 1: 27-56.
- Shannon L.J.; Coll M. & Neira S. 2009. Exploring the dynamics of ecological indicators using food web models fitted to time series of abundance and catch data. *Ecological Indicators* 9: 1078–1095.
- Silva, T.S.F.; Costa, M.P.F. & Melack, J.M. 2009. Annual Net Primary Prodction of macrophytes in the eastern Amazon Floodplain. *Wetlands*, 29 (2): 747-758.
- Smith, T. D. 1994. *Scaling Fisheries: the science of measuring the effects of fishing, 1855-1955.* Cambridge University Press. 392p.
- Sparre, P.; Ursin, E. & Venema, S.C. 1989. *Introduction to tropical fish stock assessment . Part 1. Manual.* FAO, Fisheries technical paper, Rome, 337p.
- Sun, X.-H.; Sun, S.; Li, C.-L. & Zhang, G.-T. 2011. Seasonal and spatial variability in egg production, abundance and production of small copepods in and near Jiaozhou Bay, China *J. Plankton Res.* 33(5): 741-750. doi:10.1093/plankt/fbq135.
- Tagliapietra, D.; Cornello, M. & Pessa, G. 2007. Indirect estimation of benthic secondary production in the Lagoon of Venice (Italy). *Hydrobiology* 588 (1):205- 212, DOI: 10.1007/s10750-007-0663-0.
- Ulanowicz, R. E. 2009. *A Third Window: natural life beyond Newton and Darwin.* Templeton Foundation Press, Pennsylvania. 196p.
- Ulanowicz, R.E. 1986. *Growth and development: ecosystem phenomenology.* Springer Verlag. NY. 203 pp.
- Vasconcellos, M., Mackinson, S., Sloman, K. & Pauly, D., 1997. The stability of trophic mass-balance models of marine ecosystems: a comparative analysis. *Ecol. Model.* 100, 125–134.
- Vaz-Velho, F.; B.E. Axelsen; P. Barros & Bauleth-D’Almeida, G. 2006 Identification of acoustic targets off Angola using general discriminant analysis. *Afr. J. Mar. Sc.* 28(3-4): 525-533.
- Villanueva, M.C.; Lal y , P.; Albaret, J.-J.; La , R.; Tito de Moraes, L. & Moreau, J. 2006. Comparative analysis of trophic structure and interactions of two tropical lagoons. *Ecol. Model.* 197, 461–477.
- Walters, C.; Christensen, V. & Pauly, D. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass balanced assessments. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7, 139–172.

Capítulo 3

Qual o papel das forças de interação em uma rede trófica?

Lucas Del Bianco Faria

Introdução

Comunidades naturais são compostas de espécies distintas conectadas através das diferentes interações ecológicas e formando complexas redes tróficas (Martinez 1992, Polis & Strong 1996). Como as espécies estão estruturadas na comunidade e como as forças de interação variam são questões relevantes na busca por um melhor entendimento das diversas propriedades que regem uma comunidade e seu ecossistema. Frente a esta complexidade inerente no estudo de comunidades e ecossistemas, rede trófica assume um papel central e útil em ecologia, pois fornece uma possibilidade de abstração da grande complexidade e interconectividade de comunidades naturais (Berlow et al. 2004).

A idéia de que comunidades ecológicas podem ser vistas como sistemas de interação entre predadores, herbívoros e plantas tem sido um meio efetivo de organização de pensamentos e pesquisas teórico-empíricas em ecologia. Além disso, esta forma conceitual tem levado a uma idéia geral de que as interações tróficas em sistemas naturais são controladas pela relação entre topo-base (ênfatisando o efeito do predador de topo) e base-topo (ênfatisando o efeito da competição por recurso) (Hairston et al. 1960, Oksanen et al. 1981, Polis & Strong 1996, Schmitz et al. 2000).

A observação de efeitos de cascatas tróficas e o delineamento de suas dinâmicas por estudos empíricos e teóricos representam um dos maiores sucessos da ecologia de redes tróficas (Fretwell, 1987, Polis et al. 2000). Apesar de Paine (1980) ter sido o primeiro autor a fazer referência ao termo “cascatas tróficas”, o conceito já vinha sendo empregado por Hairston et al. (1960) – Hipótese do Mundo Verde – e por Oksanen et al. (1981) – Hipótese de Exploração de Ecossistemas. Fundamentados no pressuposto de alta complexidade em redes tróficas naturais, ambas as hipóteses sugerem que, para um estudo de padrões gerais em sistemas naturais, as diferentes espécies deveriam ser agregadas em níveis tróficos discretos – i.e., produtores primários, herbívoros, predadores primários e predadores de topo. Os efeitos de cascatas tróficas são resultantes de como as forças de interação estão organizadas em uma rede trófica. Sendo que quanto maior a força de interação – e.g., consumo do predador sobre sua presa – maior será a possibilidade de ocorrência do efeito sobre as espécies e a rede trófica.

Diversos estudos empíricos (ver Berlow et al. 1999 e Schmitz et al. 2000 para revisão do tópico) e teóricos (McCann et al. 1998, Post et al. 2000, Faria et al. 2008, Faria & Costa 2009) buscam quantificar as forças de interação e seus papéis na estrutura e manutenção das redes tróficas, bem como os efeitos sobre as dinâmicas. Nesse sentido o presente capítulo segue conforme os itens a seguir: (2) revisão de alguns dos principais trabalhos sobre forças de interação, preferência alimentar e dinâmica de redes tróficas; (3) formulação de modelo matemático populacional geral tipo “*Lotka-Volterra*”; (4) extensão das análises de um modelo de onivoria com aporte alóctone (segundo Faria & Costa 2010); (5) considerações finais.

Forças de interação e estabilidade de redes tróficas

Comunidades naturais são compostas por diferentes espécies que por sua vez interagem entre si de diferentes formas e intensidades, podendo alterar a estrutura da comunidade e funcionamento do ecossistema (Paine 1966). Conexões entre espécies e o impacto que uma espécie possui sobre a outra pode ser denominado de força de interação (Paine 1992). Apesar da definição ser simples e intuitiva, há uma grande variedade de formas para estimar estas forças de acordo com o interesse e objetivo do investigador (ver Laska & Wootton 1998 e Berlow et al. 2004 para maiores informações). O entendimento das forças de interação vem sendo alvo de diferentes estudos ao longo das 4 últimas décadas (Berlow et al. 2004 e Wootton & Emerson 2005) e passa por duas vertentes distintas: de um lado estudos que assumem que a intensidade das forças de interação e como estão dispostas são de extrema importância (Holt 1977, Paine 1980, Polis 1991, McCann et al. 1998) e de outro estudos sugerindo que a generalidade no peso dos elos entre espécies – i.e., sem peso – transcende espacialmente e temporalmente as características individuais das espécies (May 1972, Cohen 1978, Cohen et al. 1990, Martinez 1994).

As interações entre as espécies ocorrem diretamente ou indiretamente e propagam-se pelos múltiplos caminhos interativos (McCann et al. 1998). Efeitos diretos são previsíveis e de fácil interpretação, por outro lado os efeitos indiretos não se apresentam desta maneira, dificultando o entendimento da função de determinada espécie na estruturação da comunidade e funcionamento do ecossistema (Wootton 1994, Wootton & Emerson 2005). Efeitos indiretos, quando mais relevantes que os efeitos diretos, resultam em respostas contra-intuitivas da comunidade e estimar estas forças indiretas passa a ser uma tarefa desafiadora.

Estimar as forças de interação, seja em campo, em laboratório ou teórico, é de grande importância no entendimento dos padrões entre as espécies, bem como os mecanismos que fazem com que as forças de interação variem no espaço e tempo (Wootton & Emmerson 2005). Uma abordagem clássica para estimar as forças de interação é através de experimentação de inclusão e remoção de espécies em uma comunidade (Paine 1966, Novak & Wootton 2010). Dentro desta abordagem, diferentes índices já foram sugeridos na literatura como forma de estimativa das forças de interação – e.g., “Raw difference”, “Paine’s Index”, “Community Importance” e “Dynamic Index”; “Paine’s Index Modified” (Paine 1992, Osenberg et al. 1997, Power et al. 1996, Berlow et al. 1999, Novak & Wootton 2010). Cada índice foi desenvolvido com objetivos distintos, buscando quantificar diferentes efeitos da remoção ou adição de espécies na comunidade. Todavia, acima de tudo, é importante entender o comportamento de cada índice e sua influência na percepção ecológica de um sistema em particular.

O índice dinâmico, calculado através de meta-análise, quantifica o tamanho do efeito que determinada espécie e/ou nível trófico tem sobre a espécie alvo e possui equivalência com o coeficiente de força de interação teórico nos modelos matemáticos tipo “Lotka-Volterra” (Berlow et al. 1999). A meta-análise vem sendo comumente empregada em revisões quantitativas de dados publicados (i.e., estudos primários), onde autores buscam quantificar o tamanho do efeito de X sobre uma variável Y e sob quais circunstâncias este efeito varia (e.g., efeito direto do predador sobre a densidade de presas em diferentes ambientes e comunidades). Recentemente, a meta-análise vem sendo aplicada diretamente em estudos primários sintetizando informações gerais e investigando a magnitude do efeito e suas variações dentro do estudo alvo (Osenberg et

al. 1997 1999, Gurevitch & Hedges 1999, Hedges et al. 1999, Schmitz et al. 2000).

Mas qual o papel das forças de interação em uma rede trófica? Como elas se apresentam? Em uma comunidade as forças de interação podem ser classificadas como fortes ou como fracas (McCann et al. 1998, Berlow 1999). Estes dois tipos de forças dependem, entre outras coisas, da preferência alimentar e sua flexibilidade em escolher itens alimentares resultando em uma elevada variância. Assim, uma força forte de interação pode ser vista como uma preferência “fixa” por determinado item alimentar, enquanto que uma força fraca de interação pode ser assumida como uma preferência “variável” por determinado item alimentar frente covariação negativa dos recursos, taxa de recrutamento diferenciado e tamanho corporal (Berlow 1999, McCann 2000, Chase 2003). A frequência de observação destas duas forças em uma comunidade sugere que a grande maioria das interações é de caráter fraco e poucas fortes (Wootton & Emerson 2005).

As forças fortes de interação possuem características desestabilizadoras em redes tróficas gerando ciclos populacionais – i.e., predador “*super consome*” sua presa levando a instabilidade (Faria et al. 2008). Por outro lado, as forças fracas de interação possuem características que estabilizam as redes tróficas através da redução do “*super consumo*”, além de substituir outras interações frente sua plasticidade quando espécies são perdidas em uma comunidade (McCann et al. 1998, Berlow 1999). A combinação dos dois tipos de forças de interação em uma rede trófica atua sinergicamente promovendo a estabilidade seja de curto prazo e de longo prazo (McCann et al. 1998, Faria et al. 2008).

Preferência alimentar vem sendo incluída dentro dos estudos teóricos como forma de investigação do papel das forças de interação na estabilização de diferentes redes tróficas (McCann et al. 1998, Faria & Costa 2009, 2010). Dois termos de preferência alimentar – e.g., preferência fixa ou variável – vem sendo utilizados, recentemente, com respostas diferentes quanto a suas dinâmicas, coexistência de espécies e estabilidade (Costa & Faria 2009, Faria & Costa 2009, 2010). Abaixo segue uma descrição sucinta de alguns resultados referentes a aplicação dos dois termos de preferência alimentar em diferentes redes tróficas.

Competição aparente pode ser considerada a representação mais simples de uma rede trófica que comporta uma estrutura de preferência alimentar. Holt (1977) sugere que um aumento da população da presa preferencial de determinado predador instabiliza a rede trófica. Isto ocorre porque o consumo sobre a primeira aumenta a densidade do predador, e este por sua vez consome uma proporção maior da presa alternativa levando esta à extinção (corroborando, portanto, o paradoxo do enriquecimento sensu Rosenzweig 1971). Analisando com mais detalhes esta condição de instabilidade guiada pela preferência e aumento das populações, Faria & Costa (2009) sugerem que a estrutura de preferência alimentar fixa resulta na geração de instabilidade da rede trófica de competição aparente estudada. Por outro lado, quando uma estrutura de preferência alimentar variável é empregada, o comportamento instável ditado pela extinção da população de presa alternativa não é mais observado. A eliminação do paradoxo de enriquecimento é resultado da preferência variável que altera sua magnitude conforme a variação das densidades dessas presas. Isto promove uma alternância nas forças de interação levando à estabilização da rede trófica de competição aparente.

Onivoria (ou predação intraguilda – Polis et al. 1989) vem sendo explorada por

diferentes autores no tocante a seu papel na estrutura e estabilidade das dinâmicas de redes tróficas (Pimm 1984, McCann & Hastings 1997, McCann et al. 1998, Tanabe & Namba 2005, Vandermeer 2006, Costa & Faria 2009). Todos estes trabalhos sugerem a possibilidade de que interações onívoras podem resultar em estabilidade ou instabilidade, dependendo dos valores de parâmetros e modelos empregados. Costa e Faria (2009) observaram que diferentes termos de preferência alimentar do predador também podem gerar dinâmicas distintas. O termo de preferência variável promove estabilidade para uma amplitude maior de valores de preferência alimentar, quando comparado à preferência fixa.

Estudos teóricos e empíricos sugerem a necessidade de se considerar não somente aporte autóctone, mas também aporte alóctone e suas influências sobre as dinâmicas de redes tróficas (Jefferies 2000). Investigar os diferentes fluxos de nutrientes alóctones que aportam em ecossistemas e quantificar estes fluxos tornou-se um importante tópico em ecologia de paisagem (Polis & Winemiller 1996, Polis et al. 1997). Concomitantemente, em ecologia de redes tróficas, um esforço considerável vem sendo despendido para entender os efeitos desse fluxo sobre a função, estrutura e composição das comunidades (Polis & Winemiller 1996, Polis et al. 1997, Polis et al. 2004, Faria & Costa 2010).

Entender como aporte alóctone influencia o consumidor em uma interação de onivoria se faz importante, uma vez que relações de onivoria e fluxo de nutriente são comumente encontrados em sistemas naturais (ver Polis et al. 1997 para revisão do tópico). Novamente, no contexto analisado, cada tipo de preferência alimentar gerou dinâmicas distintas no modelo de onivoria com aporte alóctone no nível de consumidor. O termo de preferência fixa produziu dinâmicas complexas. Contudo, a especialização do consumidor no aporte alóctone tornou a dinâmica menos complexa (ocorrência de ciclos limites). O termo de preferência variável, por sua vez, manteve a dinâmica estável independente do grau de preferência.

De maneira geral os trabalhos aqui revisados sugerem que o tipo de preferência alimentar possui um papel importante na determinação da dinâmica das redes tróficas analisadas, independente do tipo de rede trófica assumida. O impacto da variação da preferência difunde-se através de efeitos diretos e indiretos pelas espécies que compõem uma rede trófica, tornando complexa a tarefa de prever os efeitos que a variação nas forças de interação entre as espécies causa na estrutura e estabilidade de uma rede trófica.

Formulação dos modelos

Modelo geral consumidor-recurso

A proposta em redes tróficas compreende na implementação de uma equação para cada espécie (ou nível trófico) do sistema e cada equação deve conter termos que refletem como a espécie deve crescer na ausência da outra e como é afetada quando esta está presente. Para o desenvolvimento destes modelos matemáticos uma interação consumidor-recurso, ou também conhecida como predador-presa, será tomada como ponto de partida sendo que " N_R " representa a abundância, densidade ou biomassa do recurso e " N_C " a abundância, densidade ou biomassa do consumidor. Os modelos aqui trabalhados são também conhecidos como modelos tipo "*Lotka-Volterra*".

Para iniciar o desenvolvimento de um modelo para o recurso (N_R), assume-se

que a taxa de crescimento do recurso pode ser representada como sendo dependente da densidade (2) – i.e., crescimento logístico:

$$\frac{dN_R}{dt} = rN_R \left(1 - \frac{N_R}{N_{Rmax}} \right) \quad (1)$$

onde, r é a taxa de variação populacional per capita e N_{Rmax} a quantidade máxima (indivíduos ou biomassa) que o ambiente pode suportar, também conhecido com capacidade suporte do ambiente (K).

Assim, o recurso possui uma taxa de crescimento *per capita* inversamente proporcionalmente a sua densidade (1) – i.e., efeito negativo da competição intraespecífica. Portanto, sem a presença de um consumidor se alimentando do recurso, este cresce até atingir sua capacidade suporte.

A taxa de mortalidade do recurso se apresenta de duas formas: pela competição intraespecífica (1) e pelo consumo da espécie de nível trófico superior conforme descrito na formulação da equação para esta espécie (2).

A espécie de consumidor (N_C) depende necessariamente do recurso e na sua ausência tende a extinção. Este consumo apresentado sobre seu recurso pode ser dado conforme a equação abaixo:

$$\frac{dN_C}{dt} = a_R N_R N_C \quad (2)$$

onde, a_R representa a taxa de ataque do consumidor sobre seu recurso (N_R).

Este termo descrito (2) é também conhecido como resposta funcional tipo I, onde o consumidor alimenta-se (*per capita*) proporcionalmente ao seu recurso, ou seja, maior a quantidade do recurso maior seu consumo.

O consumidor, sem o recurso para se alimentar, apresentará uma taxa de mortalidade *per capita* constante:

$$\frac{dN_C}{dt} = -dN_C \quad (3)$$

onde, d representa a taxa de mortalidade do consumidor.

Portanto, um modelo geral simples consumidor-recurso toma a seguinte forma:

$$\begin{aligned} \frac{dN_R}{dt} &= rN_R \left(1 - \frac{N_R}{N_{Rmax}} \right) - a_R N_R N_C \\ \frac{dN_C}{dt} &= a_R N_R N_C - dN_C \end{aligned} \quad (4)$$

De maneira similar, um sistema complexo de multi-espécies – i.e., rede trófica – pode ser representado conforme abaixo:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j \right), \quad (5)$$

onde, n é o número de espécies da rede trófica; N_i representa a espécie e sua densidade; a_{ij} representa o consumo do nível trófico superior sobre o inferior – a magnitude do termo irá depender se as espécies se interagem ou não, e o sinal do termo representa a conexão entre as espécies (e.g., consumidor-recurso: + -); r_i representa taxa de nascimento ou mortalidade dependendo do nível trófico em questão.

Resposta funcional tipo II

Uma das formas de avaliar o padrão comportamental do predador em relação à densidade de presas é através da resposta funcional. A resposta funcional, expressa pela relação entre abundância de presas e taxa de consumo do predador (Holling 1959), reflete-se geralmente no comportamento dinâmico do sistema consumidor-recurso, alterando sua estabilidade populacional e da rede trófica (Murdoch & Oaten 1975).

A resposta funcional é classificada em resposta do tipo I, do tipo II e do tipo III (Holling 1959). O primeiro tipo de resposta funcional resultando em uma aceleração constante na taxa de ataque não havendo saturação. No segundo tipo de resposta funcional a aceleração da taxa de ataque é negativa até atingir a saturação. Já a resposta do tipo III, típica de predadores generalistas, é caracterizada por uma aceleração positiva seguida de negativa até a saturação, resultando em um padrão sigmóide de consumo de presas.

O modelo geral proposto acima (5) assume uma resposta funcional tipo I (i.e., consumo linear sem saturação), todavia resposta funcional tipo II (i.e., não linear com saturação) será considerada nos modelos aqui desenvolvidos e discutidos nas duas formas gerais abaixo:

$$N_c \Rightarrow \frac{a_{ij} N_i}{1 + a_{ij} N_i} ; \frac{a_{ij} N_i}{M_0 + N_i} \quad (6)$$

onde, N_c é a função que representa uma resposta funcional tipo II; a_{ij} representa a taxa de ataque do nível trófico superior; M_0 representa a constante de meia saturação. O segundo termo é a forma de Michaelis-Menten, comumente utilizada em reações enzimáticas. Neste caso M_0 é a constante de meia saturação (Keshet 1988).

Preferência alimentar e forças de interação

Por último, termos de preferência alimentar foram assumidos como representação da preferência do consumidor sobre seus diferentes itens alimentares. Dois termos de preferência chamados de “*non-switching*” (preferência fixa) e “*switching*” (preferência variável) foram empregados (*sensu* Holt 1983, Faria & Costa 2009). Nos dois termos o parâmetro p representa a preferência do consumidor sobre dois recursos distintos e no caso do “*non-switching*” a variação na densidade de um dos recursos não altera sua preferência. Por outro lado, o termo de preferência “*switching*”

altera a escolha do consumidor com a variação da densidade dos dois recursos – i.e., o recurso mais consumido será o recurso com maior abundância (densidade ou biomassa). Segue abaixo a preferência variável segundo Post et al. (2000):

$$\delta = \frac{pN_i}{pN_i + (1-p)N_j} \quad (7)$$

Dessa forma, as duas preferências alimentares – i.e., preferência fixa (8) e variável (9) – associadas com a resposta funcional tipo II do consumidor tomam as seguintes formas para dois tipos de recursos N_i e N_j :

$$\frac{(1-p)a_{xi}N_i}{1+(1-p)a_{xi}N_i+pa_{xj}N_j} \quad \text{e} \quad \frac{pa_{xj}N_j}{1+(1-p)a_{xi}N_i+pa_{xj}N_j} \quad (8)$$

$$\frac{(1-p)N_i}{(1-p)N_i+pN_j} \frac{a_{xi}N_i}{1+a_{xi}N_i} \quad \text{e} \quad \frac{pN_j}{(1-p)N_i+pN_j} \frac{a_{xi}N_i}{1+a_{xi}N_i} \quad (9)$$

Notar que a expressão (8) pode comportar n recursos, X_1, X_2, \dots, X_n , sendo neste caso denominada resposta funcional multi-espécies (Hassell, 1978) e o índice x se refere a um consumidor que se alimenta dos recursos N_i e N_j .

Quando o parâmetro $p = 1$ ou 0 , o consumidor atua como um especialista e quando $0 < p < 1$, o consumidor atua como um generalista ($p = 0.5$, máximo grau de generalismo, ou seja, sem preferência). Interessante notar que o termo de preferência variável modifica a resposta funcional do tipo II para uma resposta do tipo III quando $0 < p < 1$ (i.e., resposta característica de predadores generalistas). No caso da preferência fixa, a resposta funcional permanece sendo a do tipo II independente da variação de p .

Apesar dos termos de preferência utilizarem o mesmo parâmetro p a interpretação precisa deles é diferente. Na preferência fixa (8) o parâmetro representa a fração efetiva do tempo de procura e manuseio alocado para encontrar uma das presas. Já na preferência variável (9), o parâmetro p representa também uma fração do tempo de procura mais o tempo manuseando uma das espécies de presa, porém esta fração é proporcional a frequências das populações das duas espécies na comunidade. Assim, o consumidor gastará mais tempo consumindo a presa de maior abundância até que esta tenha sua abundância diminuída com relação a outra espécie, alterando sua preferência para a outra espécie.

Os termos de preferência descritos acima e seus diferentes valores assumidos representam possíveis forças de interação que determinada rede trófica possui – e.g., taxas de predação. Comunidades naturais apresentam diferentes forças de interação, sendo elas fortes – i.e., baixa variância nas estimativas de força de interação – e fracas – i.e., elevada variância nas estimativas de força de interação (Berlow 1999, Berlow et al. 2004). Aqui, o termo de preferência fixa (*non-switching*) representa uma interação forte e o termo de preferência variável (*switching*) uma interação fraca, já que seu comportamento alimentar muda com a proporção populacional das espécies, resultando em uma elevada variância nos valores.

Onivoria com aporte alóctone (*estudo de caso teórico*)

Formulação do modelo matemático

Até o começo dos anos 90, onivoria era considerada uma interação rara em comunidades naturais em decorrência (Pimm 2002): (i) da resolução empírica relativamente baixa das redes tróficas; (ii) da instabilidade inerente às dinâmicas resultantes de seus modelos teóricos. Com o aperfeiçoamento da resolução empírica de redes tróficas (Polis & Strong 1996) e a inserção de vários tipos de força de interação e preferência alimentar nos modelos teóricos promovendo a estabilização de diversos sistemas tróficos (McCann & Hastings 1997, McCann et al. 1998, Costa & Faria 2009), onivoria vem sendo considerada como uma interação relativamente comum em sistemas naturais.

Como já citado anteriormente, onivoria possui um importante papel na estabilização dos sistemas tróficos devido aos seus canais “multi-interativos” entre os níveis tróficos (McCann et al. 1998). Todavia, o entendimento de como o aporte alóctone influencia interações onívoras ainda é pouco conhecido (Faria & Costa 2010). O esquema trófico da Figura 1 mostra uma rede trófica onívora com aporte alóctone no consumidor.

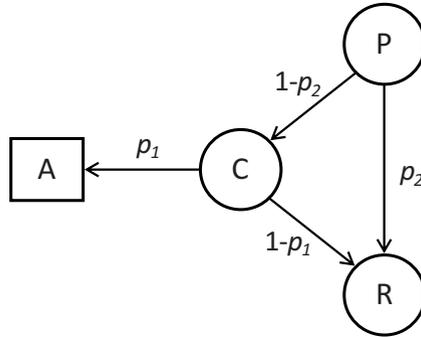


Figura 1. Diagrama de uma rede trófica onívora com aporte alóctone na espécie consumidora e preferência alimentar (p_i). P , espécie de predador onívoro; C , espécie de consumidor; R , espécie de recurso; A , aporte alóctone.

Um possível modelo de onivoria com aporte alóctone e com preferência fixa pode ser dado por (Faria & Costa 2010):

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= R \left(1 - \frac{R}{K} \right) - x_c y_c \frac{(1-p_1)R}{(1-p_1)R + R_0 + p_1 A} C - x_p y_{pr} \frac{p_2 R}{R_0 + (1-p_2)C + p_2 R} P \\ \frac{dC}{dt} &= x_c y_c \frac{(1-p_1)R + p_1 A}{(1-p_1)R + R_0 + p_1 A} C - x_p y_{pc} \frac{(1-p_2)C}{C_0 + p_2 R + (1-p_2)C} P - x_c C \quad (10) \\ \frac{dP}{dt} &= x_p y_{pr} \frac{p_2 R}{R_0 + (1-p_2)C + p_2 R} P + x_p y_{pc} \frac{(1-p_2)C}{C_0 + p_2 R + (1-p_2)C} P - x_p P \end{aligned}$$

Recorrendo-se à formulação de preferência variável proposta por Post *et al.* (2000), o modelo se torna (Faria & Costa 2010):

$$\begin{aligned}
 \frac{dR}{dt} &= R \left(1 - \frac{R}{K} \right) - \frac{(1-p_1)R}{(1-p_1)R + p_1A} x_c y_c \frac{R}{R_0 + R} C - \frac{p_2 R}{p_2 R + (1-p_2)C} x_p y_{pr} \frac{R}{R_{02} + R} P \\
 \frac{dC}{dt} &= \frac{(1-p_1)R}{(1-p_1)R + p_1A} x_c y_c \frac{R}{R_0 + R} C + \frac{p_1 A}{(1-p_1)R + p_1A} x_c y_c \frac{A}{A_0 + A} C \\
 &\quad - \frac{(1-p_2)C}{p_2 R + (1-p_2)C} x_p y_{pc} \frac{C}{C_0 + C} P - x_c C \\
 \frac{dP}{dt} &= \frac{p_2 R}{p_2 R + (1-p_2)C} x_p y_{pr} \frac{R}{R_{02} + R} P + \frac{(1-p_2)C}{p_2 R + (1-p_2)C} x_p y_{pc} \frac{C}{C_0 + C} P - x_p P
 \end{aligned} \tag{11}$$

onde R , C e P são as densidades do recurso, consumidor e predador onívoro, respectivamente; K representa a capacidade suporte do recurso; R_0, R_{02} são as constantes de meia saturação do recurso (R) e C_0 a meia saturação do consumidor (C) – e.g., densidades; x_c, x_p representa as taxas metabólicas específicas de cada espécie; y_c, y_{pr} e y_{pc} são as medidas das taxas de ingestão das espécies de consumidor e predador (Yodzis & Innes 1992, McCann & Yodzis 1994a, 1994b, McCann & Hastings 1997).

As variáveis e os parâmetros são definidos da mesma forma nos dois modelos (10 e 11), sendo que A é a entrada alóctone no nível do consumidor. p_1 representa o grau de preferência de consumo da entrada alóctone em relação ao consumo do recurso (R) pelo consumidor (C). Similarmente, p_2 descreve o grau de preferência de consumo do recurso (R) em relação ao consumo do consumidor (C) pelo predador (P). A_0 representa a constante de meia saturação da entrada alóctone.

Especificamente, alguns cenários são assumidos seguindo McCann & Hastings (1997): (i) o predador onívoro é menos eficiente consumindo o recurso (R) comparado com seu consumo sobre o consumidor C ($y_{pr} < y_{pc}$); (ii) o predador onívoro consome o recurso (R) com uma eficiência menor que o consumidor (C) alimenta-se ($y_{pr} < y_c$); (iii) as constantes de meia saturação do predador onívoro sobre o recurso e sobre o consumidor foram arbitrariamente assumidas como sendo iguais ($R_{02} = C_0$).

Tendo como base a interação onívora com aporte alóctone descrita e formulada acima, análises de estabilidade de curto e longo prazo e coexistência das espécies foram realizadas complementando os resultados de Faria & Costa (2010) já descritos aqui (item 2).

Dinâmica populacional, estabilidade e coexistência de espécies

Seguindo a mesma linha desenvolvida por Faria & Costa (2009, 2010), em que os termos de preferência alimentar foram assumidos como fixo e variável, onivoria com aporte alóctone foi investigada com relação a estabilidade da rede trófica total, e coexistência das espécies frente o aumento da capacidade suporte para população do recurso (K) – i.e., paradoxo do enriquecimento (Rosenzweig 1971).

De maneira geral, os resultados aqui investigados sugerem que termos de preferência alimentar variável, ou seja, função de densidade do recurso, produzem dinâmicas populacionais e da rede trófica mais estável se comparado com termo de

preferência fixo (Figura 2A-B) corroborando com estudos anteriores (McCann 2000, Costa & Faria, 2009, Faria & Costa 2009, 2010). A Figura 2A-B mostra a estabilidade da rede trófica total (soma das 3 populações no equilíbrio) com relação ao aumento da capacidade suporte – i.e., paradoxo do enriquecimento, Rosenzweig (1971) – para diferentes valores de preferência alimentar do predador sobre o recurso e o consumidor (p_2). Pontos contínuos (resultando em “linhas” contínuas) representam uma rede trófica estável e pontos dispersos representam uma rede trófica instável.

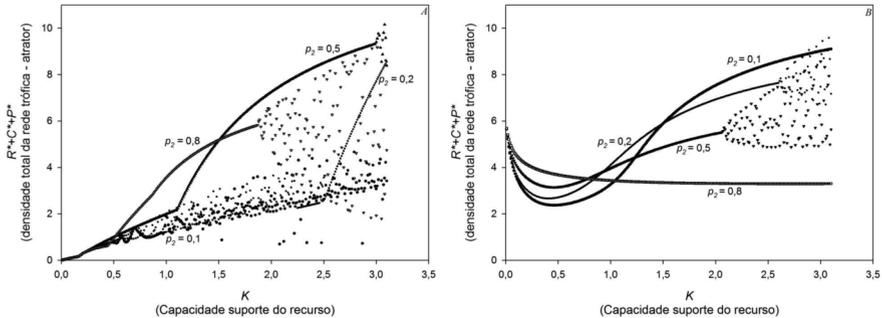
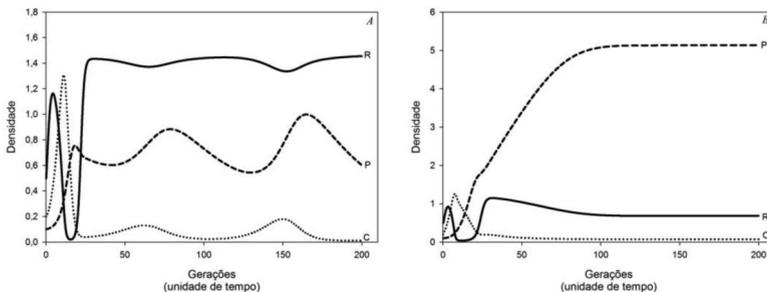


Figura 2. Análise de bifurcação dos dois modelos (eq. 10 e 11) para diferentes valores de preferência alimentar do predador (p_2 – ver nos gráficos os valores utilizados). Os gráficos mostram as densidades totais de longo prazo da rede trófica ($R^*+C^*+P^*$) frente a variação da capacidade suporte do recurso (K). **A:** rede trófica onívora com termo de preferência fixa; **B:** rede trófica onívora com termo de preferência variável. Valores dos parâmetros: $R_0=0,16129$; $R_{02}=0,5$; $C_0=0,5$; $x_c=0,4$; $x_p=0,08$; $y_c=2,009$; $y_{pr}=2,0$; $y_{pc}=5$; $p_1=0,5$; $S=0,1$.

Mais especificamente, a Figura 2A (preferência fixa) para $p_2 > 0,5$ – i.e., predador preferindo consumir o recurso – resulta em estabilidade, porém se analisar as séries temporais (Figuras 3A, C e E) observa-se a extinção da espécie consumidora e para um valor muito alto de p_2 a extinção do predador. A extinção do consumidor se dá pela competição indireta com o predador mesmo com o consumidor recebendo a aporte alóctone (Figura 3C). Além disso, diferentes dinâmicas são obtidas conforme os valores de p_2 são atribuídos: dinâmicas cíclicas com coexistência das 3 espécies (Figura 3A), exclusão do consumidor e estabilidade do recurso e do predador (Figura 3C), dinâmicas cíclicas com elevada amplitude do recurso e do consumidor e extinção do predador (Figura 3E).



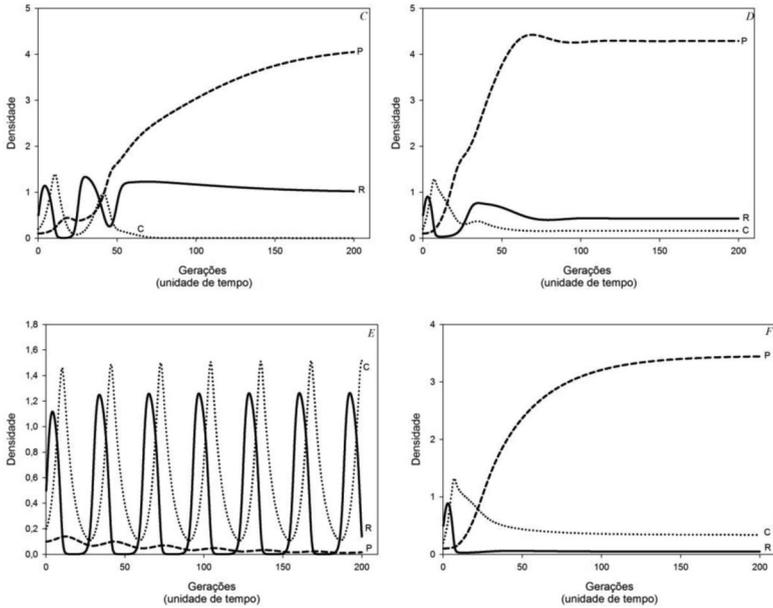


Figura 3. Séries temporais dos dois modelos (eq. 10 e 11) resultando em dinâmicas populacionais diferentes e extinções de espécies de acordo com os valores de preferência alimentar (p_2). *A* ($p_2=0,2$ – preferência no consumidor), *C* ($p_2=0,5$ – sem preferência) e *E* ($p_2=0,9$ – preferência no recurso): rede trófica onívora com termo de preferência fixa; *B* ($p_2=0,2$ – preferência no consumidor), *D* ($p_2=0,5$ – sem preferência) e *F* ($p_2=0,9$ – preferência no recurso): rede trófica onívora com termo de preferência variável. Valores dos parâmetros: $R_0=0,16129$; $R_{02}=0,5$; $C_0=0,5$; $x_c=0,4$; $x_p=0,08$; $y_c=2,009$; $y_{pr}=2,0$; $y_{pc}=5$; $p_1=0,5$; $S=0,1$; $K=1,5$.

Já a Figura 2B (preferência variável) mostra o quão estável o termo de preferência torna a rede trófica. Independente dos valores de p_2 as espécies da rede trófica coexistem e somente valores altos para a capacidade suporte (K) que produzem ciclos populacionais, mesmo assim com coexistência das espécies. Para demonstrar a robustez das simulações diferentes séries temporais foram simuladas e os resultados foram qualitativamente semelhantes (Figuras 3B, D e F).

Por último foram feitas simulações em que os valores mínimos das populações durante a fase transiente (curto prazo) fossem obtidos para verificar quão estável a rede trófica é tendo como diferencial os dois termos de preferência (Figura 4). Interessante notar que quanto mais distante de zero a rede trófica estiver mais estável será, já que eventos estocásticos bióticos e/ou abióticos poderiam levar as populações a extinção local mais facilmente. Mais uma vez a preferência variável se mostrou mais estável ao longo da variação da capacidade suporte e com todas as espécies coexistindo. A preferência fixa mostrou-se mais instável com valores populacionais menores e nas simulações onde os valores são maiores ocorre a extinção de pelo menos uma das espécies de consumidor e predador já que os valores da capacidade suporte limitam as invasões e persistência dos níveis tróficos superiores.

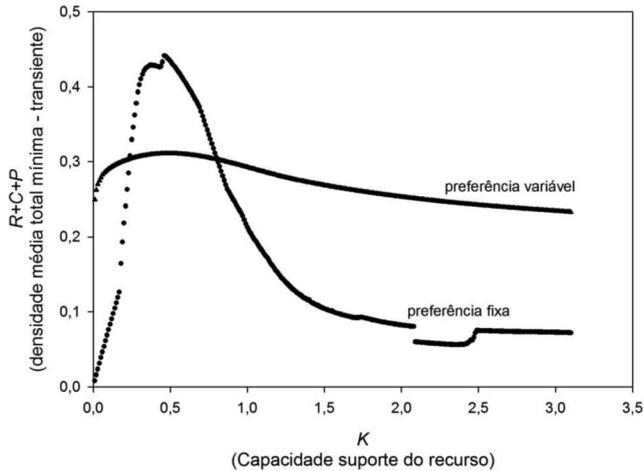


Figura 4. Análise de bifurcação dos dois modelos (eq. 10 e 11) para diferentes valores de preferência alimentar do predador (p_2). Os gráficos mostram as densidades médias mínimas de curto prazo da rede trófica total ($R+C+P$) frente a variação da capacidade suporte do recurso (K). A: rede trófica onívora com termo de preferência fixa; B rede trófica onívora com termo de preferência variável. Valores dos parâmetros: $R_0=0,16129$; $R_{02}=0,5$; $C_0=0,5$; $x_c=0,4$; $x_p=0,08$; $y_c=2,009$; $y_{pr}=2,0$; $y_{pc}=5$; $p_1=0,5$; $S=0,1$.

Considerações Finais

Redes tróficas é um conceito central e útil em ecologia, pois fornece uma possibilidade de abstração da grande complexidade e interconectividade de comunidades naturais (Berlow et al. 2004). Os diferentes trabalhos, teóricos e empíricos, apontam na direção de uma melhor compreensão do papel das forças de interação em uma comunidade natural, seja para a espécie em questão, para o nível trófico ou até mesmo para o funcionamento do ecossistema. A compreensão do papel das forças de interação passa pela necessidade de estimá-las, seja em campo ou em laboratório (Novak & Wootton 2010), e através destas estimativas empíricas, parametrizar os modelos teóricos aproximando os estudos teóricos dos empíricos.

O papel do termo específico de preferência (fixa e variável) na determinação da dinâmica e estrutura de diferentes redes tróficas evidenciou resultados completamente distintos quanto a dinâmica populacional, coexistência das espécies e estabilidade de curto e longo prazo (Faria & Costa 2009, Costa & Faria 2009, Faria & Costa 2010). Isto reforça a importância que forças de interação fortes e fracas possuem na estabilidade de uma rede trófica, sendo de grande importância considerá-las nos estudos. Além disso, estes resultados sugerem cautela na determinação dos possíveis resultados gerais das análises, uma vez que respostas dinâmicas distintas podem ser geradas conforme a característica do termo de preferência empregado.

Por fim, fazer previsões sobre as conseqüências dos impactos ambientais sem conhecimento das forças de interação entre as espécies torna nossas previsões indeterminadas para qualquer ecossistema com um razoável grau de complexidade

(Yodzis 1988). Independente da abordagem teórica e/ou empírica, o entendimento do papel das forças de interação na estruturação de comunidades naturais e funcionamento de ecossistemas representam uma oportunidade promissora para futuras investigações.

Referências

- Berlow, E.L. 1999. Strong effects of weak interaction in ecological communities. *Nature*, 398: 330-334.
- Berlow, E.L.; Navarrete, S.A.; Briggs, C.J.; Power, M.E. & Menge, B.A. 1999. Quantifying variation in the strengths of species interaction. *Ecology* 80: 2206-2224.
- Berlow, E.L.; Neutel, A.; Cohen, J.E.; De Ruiter, P.C.; Ebenman, B.; Emmerson, M.; Fox, J.W.; Jansen, V.A.A.; Jones, J.I.; Kokkoris, G.D.; Logofet, D.O.; Mckane, A.J.; Montoya, J.M. & Petchey, O. 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology*, 73:585-598.
- Chase, J.M. 2003. Experimental evidence for alternative stable equilibria in benthic pond food web. *Ecology Letters* 6: 733-741.
- Cohen, J.E. 1978. *Food webs and Niche space*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Cohen, J.E.; Briand, F. & Newman, C.M., 1990. *Community food webs: data and theory*. Biomathematics, Vol. 20. Springer-Verlag, Berlin.
- Costa, M.I.S. & Faria, L.D.B. 2009. The interplay among the prey preference, nutrient enrichment and stability in an omnivory system. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 1027-1035
- Faria, D.B.F.; Umbanhowar, J. & McCann, K.S. 2008. The long-term and transient implications of multiples predators in biocontrol. *Theoretical Ecology*, 01: 45-53.
- Faria, L.D.B. & Costa, M.I.S. 2009. The interplay among prey preference, predator mortality rate and environmental heterogeneity in food web long-term stability. *Journal Theoretical Biology*, 258: 339-343
- Faria, L.D.B. & Costa, M.I.S. 2010. Omnivorous food web, prey preference and allochthonous nutrient input. *Ecological Complexity*, 7: 107-114.
- Fretwell, S.D. 1987. Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos*, 50: 291-301.
- Gurevitch, J.; Hedges, L.V. 1999. Statistical issues in ecological meta-analyses. *Ecology* 80: 1142-1149.
- Hairton, N.G.; Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, 44: 421-425.
- Hassell, M.P. 1978. *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton, New Jersey.
- Hedges, L.V.; Gurevitch, J.; Curtis, P.S. 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80: 1150-1156.
- Holling, C. S., 1959: Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91, 385-398.
- Holt, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12: 197-229. Holt, R.D. 1983. Optimal foraging and the form of predator isocline. *The American Naturalist*, 122: 521-541.
- Jefferies, R.L., 2000. Allochthonous inputs: integrating population changes and food web dynamics. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 19-22.
- Laska, M.S.; Wootton, J.T. 1998. Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecology*, 79: 461-476.
- Keshet, L.E. 1988. *Mathematical Models in Biology*. Random House. New York.

- Martinez, N.D. 1991. Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist*, 139: 1208-1218.
- Martinez, N.D. 1994. Scale dependent constraints on food web structure, 144: 935-953.
- May, R.M. 1972. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton, New Jersey.
- McCann, K. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.
- McCann, K.S. & Hastings, A. 1997. Reevaluating the omnivory-stability relationships in food webs. *Proceeding of the Royal Society of London*, 264: 1249-1254.
- McCann, K.S.; Hastings, A. & Huxel, G.R. 1998. Weak trophic interactions and balance of nature. *Nature*, 395: 794-798.
- McCann, K., Yodzis, P., 1994a. Biological conditions for chaos in a three-species food chain. *Ecology* 75, 561-564.
- McCann, K., Yodzis, P., 1994b. Nonlinear dynamics and population disappearance. *The American Naturalist* 144, 873-879.
- Murdoch, W. W.; Oaten, A., 1975: Predation and population stability. *Advanced Ecology Research* 9, 2-131.
- Namba, T., Tanabe, K., Maeda, N. 2008. Omnivory and stability of food webs. *Ecological Complexity* 5, 73-85.
- Novak, M. & Wootton, J.T. 2010. Using experimental indices to quantify the strength of species interactions. *Oikos*, 119: 1057-1063.
- Oksanen, L.; Fretwell, S.D.; Arruda, J. & Niemeli, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist*, 118: 240-261.
- Osenberg, C.W.; Sarnelle, O.; Cooper, S.D. 1997. Effect size in ecological experiments: the applications of biological models in meta-analysis. *The American Naturalist* 150: 798-812.
- Osenberg, C.W.; Sarnelle, O.; Cooper, S.D; Holt, R.D. 1999. Resolving ecological questions through meta-analysis: goals, metrics and models. *Ecology* 80: 1105- 1117.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100: 850-859.
- Paine, R.T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength, and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49: 667-685.
- Paine, R.T. 1992. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*, 355: 73-75.
- Pimm, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307: 321-326.
- Pimm, S.L. 2002. *Food Webs*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Polis, G.A. 1991. Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food web theory. *The American Naturalist*, 138: 123-155
- Polis, G.A.; Myers, C.A. & Holt, R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 20: 297-330.
- Polis, G.A., Winemiller, K.O., 1996. *Food webs: Integration of patterns and dynamics*. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Polis, G.A. & Strong, D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, 147: 812-846.
- Polis, G.A., Anderson, W.B., Holt, R.D., 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 28: 289-316.

- Polis, G.A.; Sears, A.L.W.; Huxel, G.R.; Strong, D.R. & Maron, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 473-475.
- Polis, G.A., Sánchez-Piñero, F., Stapp, P.T., Anderson, W.B., Rose, M.D., 2004. Trophic flows from water to land: marine input affects food webs of island and coastal ecosystems worldwide. In: G.A. Polis, M.E. Power, G.R. Huxel (editors), *Food webs at the landscape level*. Chicago Press.
- Post, M.D.; Conners, M.E. & Goldberg, D.S. 2000. Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology*, 81: 8-14.
- Power, M.E.; Tilman, D.; Estes, J.; Menge, B.A. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46: 609-620.
- Rosenzweig, M.L., 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171(969), 385-387.
- Schmitz, O.J.; Hamback, P.A. & Beckerman, A.P. 2000. Trophic cascade in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist*, 155: 141-153.
- Tanabe, K. & Namba, T. 2005. Omnivory creates chaos in simple food web models. *Ecology*, 86: 3411-3414.
- Wootton, J.T. 1994. Predicting direct and indirect effects: an integrated approach using experiments and path analysis. *Ecology*, 75: 151-165.
- Wootton, J.T. Emerson, M. 2005. Measurement of interaction strength in nature. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 36: 419-440.
- Vandermeer, J. 2006. Omnivory and the stability of food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 238: 497-504.
- Yodzis, P., Innes, S., 1992. Body size and consumer resource dynamics. *The American Naturalist*, 139, 1151-1175.

Capítulo 4

Redes de dispersão de sementes: pequenos mundos mutualistas

Marco Aurelio Ribeiro Mello

Resumo

A teoria de redes voltou à moda na Ecologia, especialmente no estudo das interações entre animais e plantas. Porém, como redes podem nos ajudar a entender sistemas ecológicos? Neste capítulo faço um breve histórico da abordagem de redes no estudo de mutualismos e mostro o que se tem descoberto mais especificamente sobre redes de dispersão de sementes. Pelo que se tem observado, as redes mutualistas têm muito em comum com outras redes complexas (e.g. distribuição de grau livre de escala ou com escala ampla); o que leva a supor que processos comuns podem estruturar sistemas completamente diferentes entre si. Contudo, apesar das muitas semelhanças encontradas, redes de diferentes tipos de mutualismo diferem em algumas propriedades importantes, e redes de dispersão de sementes têm suas particularidades. Por exemplo, as redes de dispersão de sementes parecem ter maior coesão do que as redes de polinização, por terem maior conectância e aninhamento. Contudo, apesar de a dispersão de sementes ser uma interação ecologicamente menos especializada, as redes de dispersão são tão modulares quanto as de polinização, o que nos mostra que os mistérios dessas redes apenas começam a ser entendidos. Nas redes de dispersão, os módulos formados por diferentes grupos de animais apresentam diferente estrutura e robustez, o que reforça a hipótese de serem esses sistemas verdadeiros mosaicos de grupos funcionais. Assim, parece que tanto as redes de dispersão quanto as de polinização seguem uma topologia combinada, que mistura modularidade na rede como um todo com aninhamento dentro dos módulos. Também se tem observado que a modularidade das redes de dispersão e o papel funcional de cada espécie são influenciados pelos padrões de especialização ecológica no nível das populações. Mesmo assim, a estrutura observada no nível da comunidade não pode ser inteiramente prevista com base apenas no que se sabe sobre as populações que a formam. Por fim, outra questão discutida é a falta de sintonia entre conceitos de redes e ecológicos; evidências sugerem que especialistas ecológicos podem ser “generalistas nas redes”. Terminando sugerindo alguns temas que poderiam ser investigados no futuro, a fim de melhorar a sintonia entre a teoria ecológica e a teoria de redes.

Palavras-chave: comunidades, dispersão de sementes, ecossistemas, frugivoria, grafos, guildas, interações animal-planta, mutualismos, nicho, papéis funcionais, redes complexas, serviços ambientais.

Por que estudar redes?

O grafite que usamos na ponta dos nossos lápis é uma substância bastante macia, opaca e com alta condutividade. O diamante é uma das substâncias mais duras encontradas na natureza, sendo muito transparente e pouco condutivo. Será que essas duas substâncias são diferentes entre si têm algo em comum? Sim: ambas são alótropos do carbono, portanto são substâncias simples formadas por apenas um tipo de átomo. Porém, se elas são formadas pelo mesmo tipo de átomo, como podem ter propriedades tão diferentes? O grafite e o diamante são tão diferentes entre si, porque têm estruturas de rede completamente diferentes. Enquanto o grafite é formado por átomos de carbono arranjados em duas dimensões, em camadas sobrepostas unidas por interações de van

der Waals, no diamante os átomos formam uma rede coesa, compacta e tridimensional. Este exemplo deixa claro como a estrutura de rede pode ser um fator importante em sistemas, dos mais simples aos mais complexos. É o que chamamos de emergência: as interações entre os elementos de um sistema geram propriedades que não são observadas nos elementos em si (Johnson 2002).

Isso também vale para vários outros tipos de sistema, especialmente os sociais e os biológicos, que são muito mais complexos do que as substâncias simples. A emergência já foi descrita em diversos sistemas biológicos, como por exemplo os agregados formados por organismos unicelulares conhecidos como micetozoários (Johnson 2002), os cardumes de peixes e as teias tróficas (Scheffer 2009). Da mesma maneira, não podemos prever completamente a estrutura de uma comunidade de plantas e dispersores de sementes com base apenas no que sabemos sobre os organismos envolvidos nessas interações. Para entendermos tanto o processo de dispersão de sementes quanto os serviços ambientais a ele associados (por exemplo, a regeneração florestal), é preciso estudá-los no nível da comunidade¹ (ou, mais precisamente, da guilda ou ensemble, Fauth et al. 1996), ou seja, considerando diversas espécies envolvidas e suas interações em uma dada localidade (Walker 1992). A teoria de redes fornece conceitos e análises especialmente desenvolvidos para o estudo de sistemas complexos (veja alguns conceitos no Apêndice 1), que nos permitem operacionalizar² de forma acurada as características de uma comunidade de espécies mutualistas e, assim, entender suas propriedades emergentes (Bascompte & Jordano 2007).

Contudo, pode-se argumentar que há linhas na Ecologia que já se preocupam há muito tempo com o nível das comunidades. A principal delas é a própria ecologia de comunidades, mas há ainda outras áreas mais específicas como a teoria de guildas (Root 1967). Certamente as ideias e ferramentas desenvolvidas nessas áreas são úteis no estudo dos mutualismos entre animais e plantas. Mesmo assim, faltava uma teoria que focasse as interações e não os organismos. É estudando as interações que podemos entender as propriedades emergentes de um sistema mutualista. A teoria de redes caiu bem como uma luva para essa tarefa, permitindo uma mudança de paradigma e grandes avanços (Bascompte & Jordano 2006). Ela ajudou especialmente a resolver um dos maiores vieses no estudo dos mutualismos: a grande maioria dos trabalhos até os anos 1990 focava apenas uma espécie de interesse e seus parceiros diretos (Bronstein 1994). Com a teoria de redes, tornou-se possível estudar comunidades inteiras, com várias espécies e suas interações diretas e indiretas (Mello 2010).

Portanto, apesar dos atuais debates acalorados entre ecólogos clássicos e ecólogos de redes (veja, por exemplo, Blüthgen 2010), não há motivo para animosidades, já que a ecologia de redes, apesar de em muitos casos estudar o mesmo nível de organização que a ecologia de comunidades (as redes também podem ser aplicadas a outros níveis, como o dos indivíduos, Araújo et al. 2008), tem uma

¹ Há vários conceitos relacionados ao nível de organização conhecido como “comunidade” na literatura ecológica, como por exemplo community, biocenosis, taxocenosis, assemblage, guild e ensemble. Para simplificar, neste capítulo vou usar o termo comunidade para me referir ao conjunto de populações de animais e plantas que interagem em uma determinada localidade.

² Operacionalização é o processo de representar uma variável teórica, que por natureza é abstrata, através de uma variável operacional, que é possível de ser medida através de experimentos, simulações ou observações. Em uma pesquisa científica, estamos sempre interessados em testar hipóteses, que são constituídas de variáveis teóricas; porém, só podemos testá-las indiretamente, através das previsões feitas usando variáveis operacionais.

abordagem e uma proposta diferentes desta. A grande contribuição da teoria de redes à Ecologia é ajudar a representar e pensar sobre sistemas ecológicos complexos como um todo, atomizando em parte seus elementos, mas não suas interações, o que permite uma frutífera operacionalização de suas propriedades emergentes. Conforme discuto mais à frente, é preciso ter muito cuidado com a sintonia entre conceitos ecológicos e redes, a fim de fazer pesquisas com um sentido biológico claro (Blüthgen et al. 2008) e tornar mais fácil entender padrões e processos (Vázquez et al. 2009).

Redes não são novidade

Na Ecologia (McIntosh 1986), assim como nas outras ciências (Kuhn 1996), alguns temas ou abordagens são criados e logo viram paradigmas, mas outros caem no esquecimento. Porém, há temas que nascem, crescem, reproduzem-se, morrem e... ressuscitam. Esses temas vã e voltam à moda e, a cada ciclo, as pessoas se esquecem de quão antigos eles são. É o caso das redes em Ecologia. Então de onde vem a teoria de redes e quando nós, ecólogos, começamos a usá-la?

Pode-se dizer que a teoria de redes nasceu junto com a teoria de grafos, apesar de só ter se desenvolvido a pleno vapor bem depois desta. A primeira solução de um problema (“As Sete Pontes de Königsberg”, Figura 5) usando uma abordagem de teoria de grafos (i.e. figuras matemáticas abstratas, compostas de círculos e linhas, Chartmand 1977) foi apresentada em 1736, sendo publicada cinco anos depois (Euler 1741).

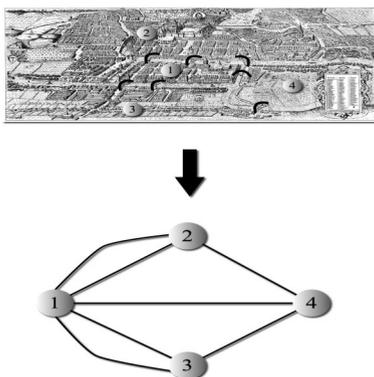


Figura 5: No primeiro estudo de redes da história (Euler 1741), vemos como a cidade de Königsberg na Prússia (atual Kaliningrado, na Rússia) foi modelada como um grafo, onde os círculos cinza representam as partes da cidade e as linhas pretas representam as pontes. Para resolver o famoso problema das “Sete Pontes de Königsberg” (“é possível caminhar pela cidade passando por todas as pontes, mas apenas uma vez por cada uma?”), toda informação desnecessária foi descartada e ficou apenas o que interessava para achar a solução. Nasceram assim as teorias de grafos e de redes.

É interessante notar que, mesmo não tendo desenhado grafos em seu artigo, Euler os representou matematicamente no texto; então não se sabe quando surgiu a primeira representação pictórica de um grafo. Portanto, grafos e redes são um tema muito antigo, com 275 anos de idade, bem longe de serem uma novidade. Chamam-se de redes os grafos aos quais se acrescentam informações sobre a natureza dos elementos

(também chamados de vértices ou nós) e suas conexões (também chamadas de arestas ou elos); logo, um grafo é puramente abstrato, enquanto uma rede representa um sistema real, como por exemplo, a malha de pontes de uma cidade, as relações entre pessoas de um mesmo grupo social, ou a comunidade de plantas e dispersores de sementes de uma floresta. Assim, a teoria de grafos se dedica a estudar as propriedades dessas figuras matemáticas abstratas, enquanto a teoria de redes é derivada dela e se dedica a entender sistemas reais. De qualquer modo, já no primeiro problema, ambas as teorias nasceram intimamente ligadas e buscou-se entender um sistema real. A teoria de redes explodiu especialmente a partir do fim da década de 1950, graças aos os trabalhos de Paul Erdős e Alfréd Rényi (ver o artigo pioneiro, Erdős & Rényi 1959) e a evolução dos computadores pessoais nas décadas seguintes. Usando-se uma abordagem de redes, muitos avanços foram obtidos nos campos dos transportes, comunicações, transmissão de energia, computação e sociologia (para ter uma ótima visão geral da área, leia Barabasi 2003, Christakis & Fowler 2009, Watts 2003).

A aplicação da teoria de grafos em Ecologia também é antiga. Até onde se sabe, o primeiro trabalho que representou um sistema ecológico como um grafo (Figura 6) foi publicado no final do século XIX (Camerano 1880).

Plate I
 vegetazione = vegetation
 predatori = predators
 parassiti = parasites
 endoparassiti = endoparasites
 carnivori = carnivores

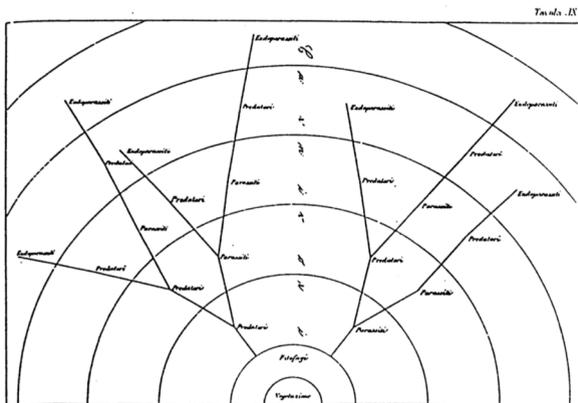


Figura 6: O grafo publicado no estudo pioneiro que trouxe a teoria de redes para a Ecologia, no século XIX. Modelou-se uma teia trófica, incluindo também os níveis tróficos aos quais cada grupo de organismos pertencia.

Mesmo antes disso, o inglês Charles Darwin e outros naturalistas famosos já pensavam em sistemas naturais com uma visão de teias e comentavam sobre a complexidade das relações ecológicas (Bascompte 2007). Nessa primeira fase, usava-se a teoria de grafos principalmente para representar teias tróficas em ambientes aquáticos, facilitando muito a compreensão das relações diretas e indiretas nesses sistemas, mesmo que análises matemáticas mais sofisticadas ainda não fossem feitas (Lindeman 1942).

Os ecólogos continuaram focados na predação e outras relações antagonistas por décadas, sendo que um dos grafos mais famosos na Ecologia foi publicado no artigo clássico sobre predadores de topo como espécies-chave (Paine 1966). Trabalhos clássicos da mesma época ajudaram a consolidar a noção de teia trófica entre ecólogos (Cohen 1978, May 1974). A predação dominou a cena até mais ou menos os anos 1980-1990, quando outros sistemas ecológicos começaram a ser representados como redes. Um trabalho pioneiro dessa época chamou a atenção para o fato de que uma abordagem de matrizes de adjacência (intimamente ligada à teoria de redes) poderia ser aplicada também à biogeografia, para entender como espécies se distribuem em comunidades de ilhas costeiras (Atmar & Patterson 1993). Em 1987, foi publicado um trabalho seminal, no qual se mostrou como o conceito de conectância (i.e. proporção de conexões realizadas em relação à quantidade que seria possível) poderia ser usado para operacionalizar o conceito de especialização nas relações mutualistas entre animais e plantas (Jordano 1987). Os trabalhos sobre redes mutualistas continuaram raros, apesar de algumas importantes contribuições nas décadas seguintes terem mantido o avanço da área (Fonseca & Ganade 1996). Foi somente bem depois que houve o primeiro surto da febre das redes mutualistas, o qual atingiria seu *tipping point*³ (sensu Gladwell 2002) na virada do século XX, depois que um artigo seminal sobre redes de polinização (Memmott 1999) e outro sobre propriedades universais de redes mutualistas que tiveram grande repercussão (Jordano *et al.* 2003), tornando a abordagem de redes uma febre entre ecólogos no século XXI (Mello 2010).

Cada um na sua, mas com alguma coisa em comum

Apesar de o pontapé inicial das redes mutualistas ter sido dado em 1987, foi só mais de uma década depois que o tema virou moda. As condições para isso foram criadas pelo enorme impacto causado pelos trabalhos teóricos sobre redes complexas publicados na virada do século XX (e.g. Albert & Barabasi 2000, Albert & Barabasi 2002). Por meio da inspiração dada por esses trabalhos mais gerais, descobriu-se que as redes mutualistas, incluindo as de dispersão de sementes, compartilhavam algumas propriedades muito importantes com outros sistemas complexos. Não importa quão diferente seja a natureza desses sistemas: sua topologia (i.e., sua estrutura geral) é similar em muitos aspectos, o que é muito intrigante. Que fatores poderiam determinar similaridades na estrutura de sistemas tão diferentes entre si, como a Internet e as vias metabólicas?

A primeira propriedade comum a quase todas as redes complexas é a assimetria de interações: isso quer dizer que os vértices de uma mesma rede têm números e padrões de conexões diferentes e quase nenhuma rede é homogênea. Na verdade, mais importante do que as conexões serem heterogêneas é o fato de essas diferenças não seguirem um padrão aleatório (Barabasi & Albert 1999). Significa que devem haver processos estruturando redes de diferentes tipos. Uma dessas assimetrias intrigantes foi observada em vários tipos de rede, da internet às redes metabólicas, que seguem um padrão topológico “livre de escala” (Barabasi 2009, Barabasi *et al.* 2000). Em outras palavras, nesse tipo de rede, a maioria dos vértices tem poucas conexões, enquanto

³ Tipping point é o ponto na dinâmica de um sistema, em que ele muda radicalmente de estrutura, após um longo período de mudanças mais graduais. Como, por exemplo, quando uma nova hipótese é lançada, leva um tempo sendo digerida pela comunidade, e depois, abruptamente, começa a ser usada em uma número grande de trabalhos, virando paradigma quase da noite para o dia.

apenas alguns poucos têm um número comparativamente grande de conexões (os chamados hubs), e a distribuição do grau (ou seja, a distribuição do número de conexões de cada vértice) segue uma lei de potência; isso é válido para redes com qualquer número de vértices, quer dizer, de qualquer tamanho⁴ (apesar de redes muito pequenas não seguirem esse padrão Guimarães et al. 2005). Esse fenômeno pode ser observado na Internet, por exemplo, onde a grande maioria dos sites tem apenas poucos links vindos de outros sites, enquanto alguns hubs como o Google são apontados por milhões de links.

Quatro anos depois de ter sido proposta essa estrutura livre de escala para redes complexas em geral, descobriu-se que muitas redes de mutualismo também seguem esse padrão. Porém, a maioria das redes mutualistas segue uma estrutura ligeiramente diferente, chamada de “ampla escala”: elas também têm uma distribuição de grau bem desigual, porém não com tantos vértices que possam ser considerados como hubs (Figura 7), seguindo uma lei de potência truncada, e sua topologia varia em função do tamanho (Jordano et al. 2003).

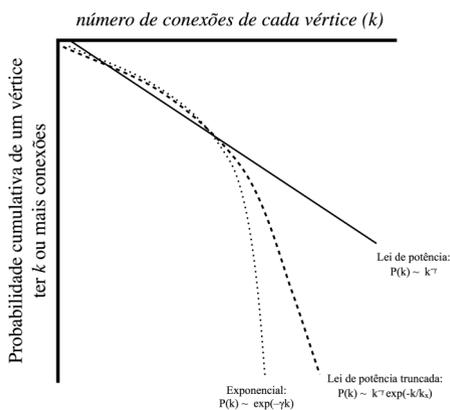


Figura 7: Em redes complexas de diferentes tipos, a distribuição dos números de conexões de cada vértice costuma seguir os três modelos principais representados. A grande maioria das redes tem uma distribuição livre de escala que segue uma lei de potência, porém a maioria das redes mutualistas se adequa mais à uma distribuição de ampla escala, seguindo uma lei de potência truncada. Nas fórmulas, k é o número de conexões de um dado vértice, γ é uma constante, e k_x é o valor de truncagem.

Isso significa que devem haver fatores nas redes mutualistas limitando o número de supergeneralistas (mais à frente discuto o conceito de especialização em redes), isto é, aquelas espécies que podem interagir com quase todos os parceiros disponíveis na localidade. Esses fatores provavelmente estão ligados às interações proibidas, ou seja, conexões que não poderiam acontecer na rede, seja por uma má combinação de fenologia, morfologia, fisiologia ou comportamento, ou por apenas diferenças na

⁴ Na teoria de grafos, diz-se que o tamanho de um grafo é o dado pelo seu número de arestas, enquanto o seu grau é dado pelo seu número de vértices. Contudo, na literatura de redes ecológicas, costuma-se dizer que o tamanho da rede é o seu número de vértices.

riqueza de espécies entre plantas e animais (Guimarães et al. 2007a, Jordano et al. 2003). No caso da polinização, parece que um descompasso na fenologia é o fator mais importante na determinação de interações proibidas (Olesen et al. 2010). Já na dispersão de sementes, a proibição das interações poderia se dar, por exemplo, no caso de frutos que são grandes demais para serem comidos por animais com bocas pequenas, ou no caso de frutos que têm metabólitos secundários indigeríveis por determinados grupos de animais (Jordano et al. 2003).

Uma outra propriedade interessante que as redes de dispersão de sementes compartilham com outras redes complexas é o aninhamento: em geral, as conexões dos vértices menos conectados representam um subconjunto das conexões dos vértices mais conectados (Bascompte et al. 2003). É como as bonecas russas matryoshka: os vértices menos conectados (bonecas menores) se encaixam sucessivamente nos vértices mais conectados (bonecas maiores) (Figura 8).

	<i>P1</i>	<i>P2</i>	<i>P3</i>	<i>P4</i>
<i>A1</i>				
<i>A2</i>				
<i>A3</i>				
<i>A4</i>				

Figura 8: Em uma rede aninhada, as conexões dos vértices menos conectados representam um subconjunto das conexões dos vértices mais conectados. No exemplo da figura, isso vale tanto para os animais (A_n) quando para as plantas (P_n), em uma rede de dispersão de sementes hipotética. O aninhamento é um padrão bem comum em mutualismos facultativos.

O aninhamento já foi observado em vários tipos de sistema, incluindo os biogeográficos (comunidades de ilhas menores têm um subconjunto das espécies das comunidades de ilhas maiores, Atmar & Patterson 1993). Nos mutualismos facultativos (i.e. aqueles nos quais os parceiros podem viver uns sem os outros, Boucher 1988) entre animais e plantas, o aninhamento parece ser uma propriedade bem comum (Bascompte et al. 2003). Mesmo em outros mutualismos facultativos o padrão da rede parece ser muitas vezes aninhado, como no caso das interações de limpeza entre organismos que vivem em recifes de coral (Guimarães et al. 2007c), interações entre anêmonas e peixes (Ollerton et al. 2007) e interações entre formigas e plantas com nectários extraflorais (Guimarães et al. 2006). Parece que o aninhamento, entre outros fatores, é gerado pelo processo conhecido como anexo preferencial: quando um vértice novo entra na rede, ele tem uma maior probabilidade de se conectar primeiro a um outro vértice que já tenha

muitas conexões (Barabasi & Albert 1999). Isso é apelidado de “fenômeno do clube dos ricos” (os ricos ficam mais ricos); é fácil entendê-lo, por exemplo, em redes de colaboração entre artistas, onde os novatos quase sempre contracenam primeiro com as estrelas. Isso também pode acontecer em redes mutualistas, onde espécies já com várias interações têm uma maior probabilidade de receber conexões de novas espécies que entram na rede, seja por serem muito generalistas ou muito abundantes, por exemplo (Nielsen & Bascompte 2007). Nas redes mutualistas, o aninhamento também é em parte reforçado por outros fenômenos, como limitações nas proporções de riqueza entre animais e plantas ou diferenças na abundância (Krishna et al. 2008).

Tem sido proposto que o aninhamento nas redes mutualistas deve aumentar sua estabilidade, porque minimizaria a competição entre as espécies de um mesmo lado da rede (i.e. animais ou plantas) (Bastolla et al. 2009); além disso, as espécies mais conectadas serviriam como uma espécie de âncora para as espécies menos conectadas, que seriam supostamente mais suscetíveis à extinção (Burgos et al. 2007). Contudo, ainda se sabe pouco sobre os processos que geram os padrões observados nas redes e as hipóteses levantadas até o momento precisam ser testadas mais exaustivamente (Vázquez et al. 2009). Há evidências até mesmo de que o aninhamento não é o padrão de todos os mutualismos e que o grau de intimidade na interação é um fator muito importante na determinação da topologia, pois redes simbióticas (i.e. aquelas onde os parceiros dependem uns dos outros para viver, Boucher 1988) tenderiam mais a uma estrutura compartimentada, enquanto redes não-simbióticas tenderiam mais ao aninhamento (Guimarães et al. 2007b). Isso provavelmente acontece, porque na simbiose, como no caso das interações de mirmecofilia, é necessário que os parceiros tenham adaptações ou exaptações bem mais afinadas, o que limita o número de parceiros que uma espécie pode ter ou é selecionada para ter ao longo da evolução (Howe 1984); por outro lado, não há muitas limitações nas interações entre formigas e frutos e sementes caídos no chão de uma floresta (Pizo & Oliveira 1999). Portanto, hoje acredita-se que as redes de dispersão de sementes, assim como outras redes mutualistas, seguem um balanço entre uma estrutura aninhada e uma estrutura modular (ou seja, dividida em subgrupos), que não são mutuamente exclusivas, ao contrário do que se pensava, apesar de os extremos dessas duas topologias serem mutuamente exclusivos (Fortuna et al. 2010). Ao mesmo tempo em que há o “encaixamento” das espécies com menos e mais interações, há também subgrupos de espécies que desempenham papéis similares na rede (Fortuna et al. 2010). Como proposto em um trabalho teórico cinco anos atrás, a mistura entre aninhamento e modularidade pode levar a estruturas combinadas, com módulos na rede como um todo, porém dentro dos quais as espécies se aninham (Lewinsohn et al. 2006).

Mundos pequenos

Uma outra similaridade entre as redes de dispersão de sementes e outras redes mutualistas é a “estrutura de mundo pequeno”. Esse conceito tem a ver com a ideia popular de “como o mundo é pequeno” (e.g. “conheço a prima da namorada do seu irmão”). Imaginando a sociedade humana como uma gigantesca rede, onde os vértices são as pessoas e as conexões são suas relações sociais, descobriu-se nos anos 1960 que, em tese, é possível ir de uma pessoa a outra em apenas seis passos: ou seja, todos nós estaríamos separados uns dos outros, em média, por apenas seis relações sociais (pelo menos na amostra estudada por Milgram 1967). Na verdade, alguns sistemas sociais humanos são mundos menores ainda, já que qualquer matemático está separado do

legendário Paul Erdős por apenas cinco artigos (<http://www.oakland.edu/enp/>) e qualquer ator está separado do onipresente Kevin Bacon por apenas três filmes (<http://www.oracleofbacon.org>).

Essa ideia de mundo pequeno, que foi formalizada por Milgram em 1967 e desenvolvida matematicamente há 13 anos (Watts & Strogatz 1998), é um dos principais temas de estudo da teoria de redes e tem grande importância também no estudo dos mutualismos entre animais e plantas. Basicamente, o que faz uma rede ser um mundo pequeno é uma combinação de alta agregação dos vértices em subgrupos com caminhos médios curtos entre eles (Watts & Strogatz 1998). Alta agregação significa que há muitas conexões entre os vértices e que eles formam agregados; caminhos médios curtos significam que é fácil ir de um vértice a outro na rede, porque há conexões-chave que diminuem a distância média entre vértices localizados em partes distantes da rede. Mas como é possível ter essas duas características ao mesmo tempo? Uma alta agregação é típica de redes regulares, em que o padrão de conexão é igual para todos os vértices, como por exemplo uma rede de sensores em uma câmera digital. Já caminhos médios curtos são típicos de redes aleatórias, com conexões formadas ao acaso, onde é fácil ir de um vértice a outro, porque algumas conexões acabam unindo vértices de partes distantes da rede. O que acontece com as redes mundo pequeno é que elas são formadas por subgrupos de vértices mais densamente conectados uns aos outros do que a outros vértices (os chamados subgrupos coesos ou comunidades⁵, que podem ser definidos de diferentes formas) e esses subgrupos são interligados por vértices chamados conectores. Em uma rede social, um conector é, por exemplo, uma pessoa muito comunicativa, que participa de várias turmas e as interliga (por exemplo, biólogos, lutadores e boêmios).

Em uma rede mutualista, um conector pode ser, por exemplo, uma espécie de planta consumida por diferentes grupos de animais, e que por isso interliga as guildas de uma comunidade. De fato, há espécies com essa característica na natureza, e as redes de polinização também apresentam uma estrutura de mundo pequeno, com um comprimento de caminho médio igual a 2, sendo então mundos menores do que as redes sociais humanas: isto é, pode-se ir de uma espécie a outra qualquer, em média, através de apenas duas interações (Olesen et al. 2006). Vale ressaltar que, ao se analisar redes bipartidas (ou seja, que têm dois grupos distintos de vértices, não sendo permitidas conexões entre vértices de um mesmo grupo) como as de polinização e dispersão, costuma-se trabalhar com projeções unipartidas do lado dos animais ou do lado das plantas⁶ (Figura 9).

⁵ Na teoria de redes, subgrupo coeso e comunidade são sinônimos. Comunidade, no jargão de redes, significa apenas um grupo de vértices mais conectados entre si do que com outros vértices da mesma rede. Portanto, esse é um conceito totalmente diferente do conceito de comunidade em Ecologia. Sendo assim, decidi usar aqui apenas o termo subgrupo coeso para simplificar.

⁶ Por exemplo, em uma projeção unipartida do lado dos animais, duas espécies ficam conectadas, caso compartilhem ao menos uma espécie de planta da qual ambas se alimentam.

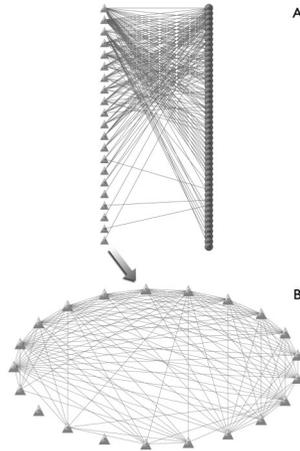


Figura 9: A partir de uma rede de dispersão de sementes originalmente bipartida representada em (A) (morcegos como triângulos na esquerda, plantas como círculos na direita) pode-se fazer uma projeção unipartida de cada um dos lados (i.e. animais ou plantas). No exemplo, fez-se uma projeção apenas dos morcegos (B). Nesse grafo unipartido, as conexões representam sobreposição de nicho, ou seja, dois morcegos estão conectados, se comem pelo menos uma mesma planta em comum. A rede foi feita a partir de dados coletados na Ilha de Barro Colorado, Panamá, durante vários anos.

Logo, um passo (conexão) entre duas espécies de animais significa que elas compartilham ao menos uma espécie de planta em comum. Em alguns casos, quem faz as ligações entre módulos são espécies muito generalistas e com ampla distribuição geográfica (Dupont & Olesen 2009). Apesar de os caminhos em média já serem muito curtos, eles podem ser ainda mais curtos (aproximadamente iguais a 1) dentro de um módulo (i.e. um tipo de subgrupo coeso) de uma rede de polinização completa, como observado em um estudo sobre redes de interação entre flores de óleo e abelhas coletoras de óleo (Bezerra et al. 2009).

Em uma rede de dispersão de sementes, um conector poderia ser um tipo de fruto consumido por diferentes tipos de animais, como por exemplo as figueiras (*Ficus*, *Moraceae*), que atraem aves, morcegos, primatas e vários outros dispersores (Shanahan et al. 2001). Infelizmente, essa estrutura de mundo pequeno ainda foi pouco estudada em redes de dispersão de sementes, mas já algumas evidências interessantes que apontam diferenças em relação à polinização. O único estudo disponível até o momento (Mello et al. 2011c) mostrou que os comprimentos médios de caminho nas redes de dispersão de sementes formadas por apenas aves ou morcegos podem ter valores próximos de 1, ou seja, similares aos dos módulos de flores de óleo dentro de redes de polinização (Figura 10). No caso das redes de dispersão formadas por apenas um grupo, praticamente todas as espécies estão ligadas entre si. As poucas redes de dispersão mistas estudadas até o momento, contendo aves e morcegos, tinham em média um comprimento de caminho igual 3; porém ainda é cedo para compará-las com as de polinização completas, sendo melhor esperar que mais redes sejam analisadas.

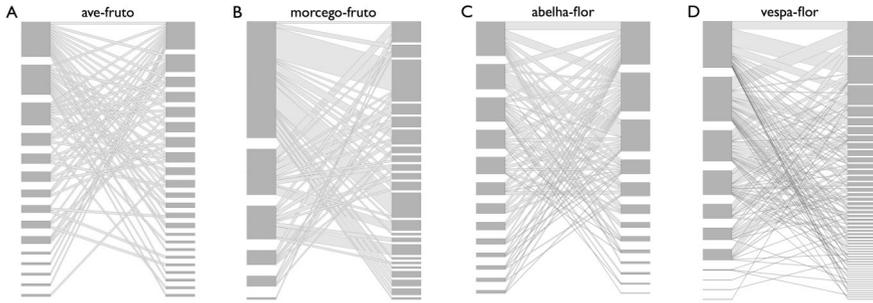


Figura 10: Redes mutualistas de diferentes tipos, formadas por animais de diferentes grupos, têm em geral uma estrutura bem parecida. Contudo, analisando-se os detalhes e representando-se as redes de outras formas, é possível ver onde estão as diferenças. (A) Rede de dispersão de sementes entre aves e plantas de Porto Rico (Carlo et al. 2003), (B) rede de dispersão de sementes entre morcegos e plantas em uma Mata Atlântica brasileira (Passos et al. 2003), (C) rede de polinização entre abelhas coletoras de óleo e flores de óleo em uma Caatinga brasileira (Bezerra et al. 2009), (D) rede de polinização entre vespas sociais e plantas em um Cerrado brasileiro (Mello et al. 2011a). O tamanho dos vértices é proporcional ao seu número de conexões, e a largura da linha é proporcional à frequência de interação entre as espécies.

No caso dessas redes mistas, a estrutura menos coesa corrobora a hipótese de que a dispersão de sementes é um mutualismo menos especializado do que a polinização (Boucher 1988), porque uma seletividade menor permitiria uma densidade maior de conexões. Vale notar que na rede da Figura 11 há dois tipos de espécies que funcionam como conectores: duas que têm muitas interações (os morcegos *Carollia brevicauda* e *C. perspicillata*, Mammalia: Chiroptera) e algumas que têm poucas interações (como as plantas *Coussapoa villosa*, Cecropiaceae, e *Phytolacca rivinoides*, Phytolaccaceae); portanto, um vértice pode funcionar como conector independente de ser um hub ou não.

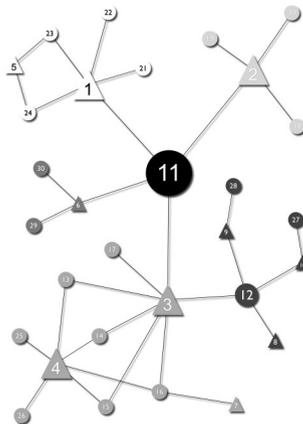


Figura 11: Em uma rede hipotética, pode-se exemplificar como diferentes têm

diferentes papéis funcionais e pertencem a diferentes módulos. Vamos supor que esta é uma rede de dispersão de sementes e que os triângulos são morcegos e os círculos são plantas. De cara, vê-se que algumas espécies são hubs, pois têm mais conexões do que outras (vértices 1, 2, 3, 4 e 12). Além disso, há diferentes módulos na rede, representados por tons de cinza, onde as espécies estão mais conectadas entre si do que com outras espécies da rede; eles são equivalentes a guildas na comunidade. Uma espécie de planta (vértice 11), além de ter muitas conexões, distribui suas conexões por diferentes módulos, então pode ser chamada de conector. Assim, pode-se representar as espécies com símbolos de diferentes tamanhos, de modo que vértices maiores são mais importantes para manter a estrutura da rede.

Qual é a consequência biológica dessa estrutura de mundo pequeno? O fato de uma rede de dispersão de sementes ser um mundo pequeno implica que as espécies estão relativamente próximas umas das outras. Se pensarmos do ponto de vista da competição, podemos dizer que o uso de recursos por uma espécie (por exemplo, frutos de pimenteiras Piper, Piperaceae) pode afetar não somente as espécies que de fato sobrepõem nicho com a espécie em questão, mas também espécies indiretamente ligadas a ela, já que os efeitos seriam facilmente transmitidos através da rede. Esse tipo de “efeito de vizinhança” já foi observado em redes sociais, por exemplo na forma como a felicidade se propaga entre pessoas ligadas por laços de amizade (Fowler & Christakis 2008). Da mesma forma, se uma epidemia dizima o dispersor de sementes de determinada espécie de planta, pode ser que essa extinção local afete até mesmo outros dispersores indiretamente, e não apenas as plantas que eram atendidas pelo dispersor extinto. É possível também que haja consequências sobre processos coevolutivos: em uma rede com alta conectividade, deve ser pequena a probabilidade de evoluírem pares de “chave e fechadura” (i.e. espécies intimamente adaptadas umas às outras, como as mariposas e as orquídeas de Darwin), já que as pressões seletivas devem ser difundidas entre várias espécies. A estrutura da rede tem grande influência sobre a forma como a coevolução pode ocorrer (Guimarães et al. 2007b).

Mundos dentro de mundos

Como dito anteriormente, quando se fala em mundo pequeno, além de se falar em distância média entre vértices, fala-se também em agregação. O conceito de agregação pode ser definido de diferentes formas e operacionalizado através de diferentes métricas (veja algumas em Costa et al. 2007, Guimerà & Amaral 2005, Newman 2004). Uma maneira de abordar a agregação é através de algum dos muitos conceitos de subgrupos coesos. Esses subgrupos são como mundos minúsculos dentro dos mundos pequenos, porque neles os caminhos são ainda mais curtos e as espécies estão conectadas de forma ainda mais coesa, como no caso do sistema formado por abelhas coletoras de óleo e flores de óleo dentro das redes de polinização (Bezerra et al. 2009). Alguns subgrupos apresentam propriedades totalmente diferentes das redes completas às quais pertencem, como no caso dos sistemas de polinização formados por vespas sociais, nos quais as interações são bem mais generalizadas do que nos sistemas completos (Mello et al. 2011a) ou mesmo em comparação a módulos formados apenas por abelhas (Santos et al. 2010). A existência dos “módulos mutualistas” em redes ecológicas já havia sido prevista no artigo seminal que deu origem à febre das redes, no qual foi proposto que deveriam haver nas redes subgrupos de espécies filogeneticamente próximas que desempenham papéis ecológicos similares (Jordano 1987). Nota-se então que os conceitos de subgrupo coeso e módulo mutualista estão

intimamente ligados aos conceitos ecológicos de guilda e grupo funcional (Blondel 2003) e também remontam à teoria das síndromes de interação entre animais e plantas (Faegri & Van der Pijl 1971, van der Pijl 1972).

Uma nova análise criada há seis anos é especialmente interessante para operacionalizar guildas ou grupos funcionais: trata-se da análise de modularidade por arrefecimento simulado⁷(Guimerà & Amaral 2005). Módulos são definidos como subgrupos coesos de vértices que estão mais conectados entre si do que com outros vértices de outro módulo da mesma rede. O conceito de módulo já existia anteriormente, porém o grande pulo do gato está na forma como os módulos são operacionalizados nessa nova análise. Para quantificar o grau de conexão dos vértices, usa-se um procedimento de arrefecimento simulado, através do qual se tenta achar uma configuração de módulos na rede com a entropia mais baixa possível (veja os detalhes do algoritmo em Guimerà & Amaral 2005). Em outras palavras, em uma suposta configuração ótima da modularidade, vértices que não estão diretamente conectados não deveriam pertencer ao mesmo módulo, por exemplo. Depois de achada essa configuração otimizada dos módulos, pode-se medir o grau de modularidade da rede como um todo: quantos módulos ela tem, quantos vértices cada um contém, e quão interconectados os módulos estão. Além disso, com o mesmo procedimento é possível definir também os papéis funcionais dos vértices (no sentido de redes, não no sentido ecológico): ou seja, como eles contribuem para a estrutura da rede como um todo. Grosso modo, os vértices podem ser hubs ou não-hubs, e conectores ou não-conectores.

A grande vantagem do conceito de modularidade é permitir a existência, por exemplo, de módulos formados por apenas dois vértices, ao passo que o mínimo permitido pelas análises tradicionais eram três vértices. Além disso, na análise de modularidade não é preciso que todos os vértices de um módulo estejam maximamente conectados entre si, ao contrário do que ocorre nas análises de subgrupos coesos baseadas em tríades (i.e. subgrupos de três vértices totalmente conectados entre si, que são a base dos cliques, estes podendo conter mais de três vértices). As condições das análises tradicionais eram restritivas demais e não faziam sentido ao se analisar redes mutualistas. Além disso, o conceito de papel funcional⁸ na rede tem um paralelo direto com o conceito de papel funcional ecológico, também conhecido como “nicho eltoniano”, que se refere ao papel que uma espécie desempenha no funcionamento da sua comunidade (Elton 2001) (Figura 7), em contraste aos nichos grineliiano e hutchinsoniano (i.e. do que a espécie precisa para manter uma população local). Assim, as possibilidades criadas pela análise de modularidade são muitas. O primeiro estudo ecológico a utilizar a abordagem de modularidade investigou a estrutura de redes de polinização e observou que alguns módulos eram formados por espécies filogeneticamente próximas (Olesen et al. 2007), como previsto pela antiga hipótese dos módulos mutualistas (Jordano 1987). Outro estudo mais recente, também com redes de

⁷ Arrefecimento simulado é um procedimento usado em computação, cujo nome vem de uma analogia com um procedimento usado em metalurgia, no qual se aquece e resfria progressivamente um metal de forma controlada, a fim de se desestabilizar sua estrutura molecular e re-estabilizá-la em uma configuração mais otimizada. Na computação, os procedimentos de arrefecimento simulado geralmente visam resolver problemas em que se busca um ótimo global, evitando-se ótimos locais (http://pt.wikipedia.org/wiki/Arrefecimento_simulado).

⁸ Portanto, papel funcional é mais um termo igual, porém com conotação diferente na teoria de redes e na Ecologia. O interessante é que o conceito de redes pode ser usado para operacionalizar o conceito ecológico. Essa confusão entre os jargões de redes e Ecologia é fonte de muitos mal-entendidos na literatura.

polinização, mostrou que algumas espécies formam consistentemente o núcleo dos principais módulos, e que algumas espécies estão sempre associadas nos mesmos módulos em diferentes localidades (Dupont & Olesen 2009). Uma estrutura modular somado a um sinal filogenético pode afetar até mesmo a forma como extinções e coextinções se propagam em redes de polinização e dispersão de sementes (Rezende et al. 2007).

No caso das redes de dispersão de sementes, apenas alguns poucos estudos recentes usaram o conceito de modularidade. Em um primeiro estudo, mostrou-se que aves formam redes de dispersão de sementes com características mais heterogêneas do que morcegos, provavelmente porque, nos Neotrópicos, aves frugívoras têm maior diversidade filogenética do que morcegos frugívoros (Mello et al. 2008). A variação em aninhamento, modularidade e conectância é muito maior entre redes de dispersão por aves. Em outro estudo feito em uma Mata Atlântica brasileira, foi observado que aves e morcegos formam módulos separados em redes de dispersão de sementes: as aves se encarregam de certas plantas, enquanto os morcegos atendem mais outras (Pereira 2009); esse mesmo padrão pode ser observado em uma outra floresta pluvial do Peru (Figura 12).

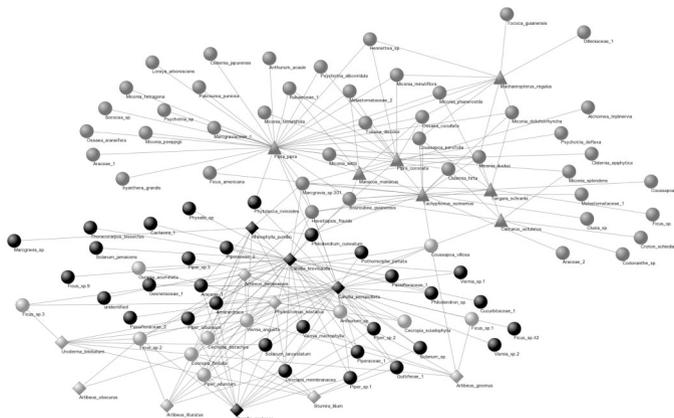


Figura 12: Em uma das poucas redes de dispersão de sementes mistas estudadas até agora, feita com dados do Peru (Gorchov et al. 1995), aves e morcegos se organizaram em módulos diferentes (representados pelos tons de cinza), com cada grupo cuidando mais de uma parte das plantas dispersadas. Losangos representam morcegos, triângulos representam aves e círculos representam plantas.

De forma similar ao observado em uma revisão anterior, parece que os morcegos são mais responsáveis pela dispersão de plantas pioneiras (Muscarella & Fleming 2007), apesar de também dispersarem plantas de outros estádios sucessionais (por exemplo, árvores com sementes grandes, Melo et al. 2009). Uma outra observação importante foi que as interações entre morcegos e frutos são mais generalizadas e coesas do que as interações entre aves e frutos, provavelmente devido à alta similaridade filogenética e ecológica entre morcegos frugívoros neotropicais. Por outro lado, os sistemas formados por aves e frutos são mais robustos a extinções, principalmente

porque são maiores (Mello et al. 2011c), corroborando a hipótese que diversidade gera estabilidade (Paine 1969). Investigando-se as bases biológicas das redes de dispersão de sementes por morcegos (Mello et al. 2011b), descobriu-se que as sua estrutura não pode ser prevista apenas com base nas propriedades das interações no nível das populações, portanto há propriedades emergentes, que só aparecem no nível da rede. Além disso, o grau de especialização alimentar, definido como a importância de frutos na dieta em relação a outros tipos de alimento, explica em boa parte os papéis funcionais das espécies de morcegos na rede: quanto mais especializada em frugivoria for uma espécie de morcego, provavelmente mais ela contribui para a manutenção da rede como um todo (Mello et al. 2011b). Contudo, as espécies que são frugívoras secundárias ou oportunistas também têm sua importância, porque complementam o serviço feito pelos frugívoros especializados, ao atender as plantas menos visitadas (Figura 9).

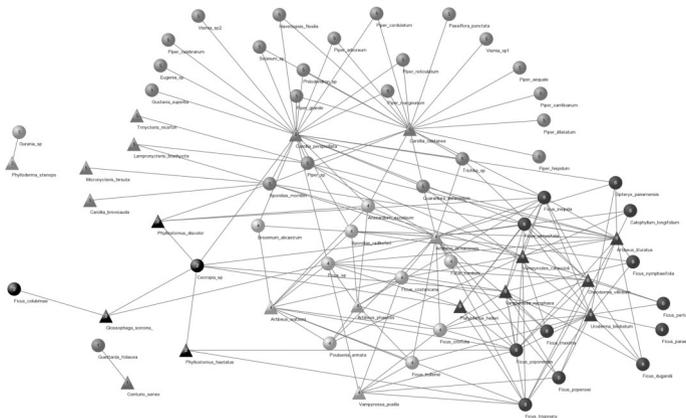


Figura 13: Mesmo considerando-se apenas um grupo de dispersores em uma rede, notam-se módulos de espécies mais conectadas entre si do que com outras. Nessa rede do exemplo, entre morcegos e plantas na Ilha de Barro Colorado, Panamá, a composição dos módulos (representados pelos tons de cinza e pelos números dentro de cada vértice) segue apenas em parte o que se poderia prever com base nas preferências de determinados gêneros de morcegos por determinados gêneros de plantas. Contudo, a estrutura observada é mais complexa, e espécies que são frugívoras secundárias ou oportunistas complementam o serviço dos frugívoros especializados.

A especialização como pivô de uma discórdia

Nas seções anteriores, comentei sobre a especialização, que é um conceito fundamental em Ecologia. Este é um dos pivôs das constantes brigas entre ecólogos tradicionais e ecólogos de redes (veja, por exemplo, Blüthgen et al. 2008). A especialização, assim como outros termos técnicos, tem significados completamente diferentes em cada área. Portanto, todo cuidado é pouco ao se operacionalizar conceitos de especialização em Ecologia através de conceitos de especialização em teoria de redes.

No dialeto da teoria de redes, costuma-se falar em especialização como sendo simplesmente o grau do vértice, ou seja, o número de conexões que incidem sobre um

determinado vértice (McAuley et al. 2007). Um outro conceito relacionado à especialização é a centralidade, ou seja, a importância de um determinado vértice para a estrutura da rede como um todo (Nooy et al. 2005). A centralidade pode ser definida de várias formas, levando em conta diferentes propriedades das conexões estabelecidas por um vértice, como seu número, distribuição e posição em relação a outros vértices (ver o Apêndice 1).

Tudo bem, mas o que significa especialização, no dialeto da Ecologia? Essa é uma pergunta difícil, porque a variedade de conceitos é colossal (Devictor et al. 2010). Resumidamente, no estudo das interações ecológicas, usam-se conceitos de especialização que levam em conta pelo menos uma de três coisas principais, ou mesmo uma combinação delas: (i) quantos tipos de alimento uma espécie consome e em que proporção, (ii) considerando apenas um tipo de alimento consumido pela espécie em questão (e.g. frutos), de quantas espécies ela obtém os nutrientes de que precisa (conceito análogo ao grau numa rede), e (iii) considerando essas espécies consumidas, quão próximas umas das outras elas estão filogeneticamente. Por exemplo, se um determinado animal se alimenta de frutos, flores e goma, enquanto um outro animal se alimenta apenas de frutos, podemos dizer que o segundo é mais especializado do que o primeiro. Outro exemplo: se uma abelha se alimenta de 10 espécies de flor, enquanto outra se alimenta de 100 espécies de flor, podemos dizer que em comparação uma à outra, a primeira é uma especialista e a segunda é uma generalista. Contudo, especialmente no estudo das interações entre insetos e plantas costuma-se levar a filogenia das plantas-alimento em consideração, porque apenas seu número é uma informação muito pobre. Assim, caso as 100 flores da segunda abelha hipotética pertençam todas à uma mesma família, enquanto as 10 flores da primeira abelha pertençam a 10 famílias diferentes, pode-se dizer que, na verdade, a primeira é mais generalista do que a segunda. Assim, percebe-se que os conceitos de especialização em Ecologia, de uma maneira simplificada, são construídos em diferentes escalas e podem ser totalmente diferentes entre si, levando a classificações completamente distintas.

Desta forma, fica fácil entender porque a maioria dos ecólogos tradicionais apresenta grande rejeição aos artigos de redes que lidam com a questão da especialização: a maioria desses trabalhos se baseou apenas no número de conexões que cada vértice estabelece na rede, além de não deixar claro o paralelo que fazem entre os conceitos de redes e ecológicos (Blüthgen et al. 2007). Já era consenso na Ecologia que o número de interações era um critério pobre demais para ser usado sozinho, que servia mais para comparações bem restritas, como por exemplo entre animais de um mesmo gênero em uma mesma localidade. Uma solução bem interessante foi proposta recentemente para criar um conceito de redes que operacionalizasse melhor a ideia de especialização ecológica. Trata-se do índice d' , medido no nível da espécie, mas que pode ser convertido no índice H_2' , medido no nível da rede como um todo (Blüthgen et al. 2006). Esses índices levam em conta não apenas quem interage com quem, mas com que frequência. Ou seja, não se baseiam apenas em dados binários, mas sim ponderados. Essa ponderação pode vir através de informações sobre, por exemplo, quantos indivíduos de uma determinada espécie de ave foram observados comendo frutos de uma determinada espécie de planta focal; ou sobre quantos por cento das amostras fecais da espécie de animal i apresentaram sementes da espécie de planta j . Porém, mais importante do que isso, esses índices consideram a frequência de interação entre duas espécies em comparação às frequências de interação delas com outras espécies da

mesma rede. Ou seja, um animal especialista é aquele que usa uma determinada planta mais frequentemente do que outros animais usam, ou então mais frequentemente do que se esperaria com base na abundância dessa planta. De qualquer forma, dados ponderados eram pouco usados na literatura de redes mutualistas anteriormente. Mas esse período entre 2005 e 2006 parece mesmo ter sido decisivo nessa questão, pois foi quando se propôs o uso de dados ponderados para se avaliar o grau de dependência mútua entre parceiros mutualistas (Bascompte et al. 2006) e também o uso desse tipo de dados para se avaliar a centralidade de uma espécie na rede (Vázquez et al. 2005). O grande problema é que dados ponderados são bem mais difíceis de se obter em campo ou laboratório. Além disso, dados binários permitem usar na mesma rede informações obtidas por diferentes métodos (e.g. observação direta, análise de fezes etc.).

Uma outra questão muito importante é o nível em que são construídos os conceitos. Na Ecologia, geralmente a especialização é definida no nível das populações e espécies (Devictor et al. 2010) e, em poucos casos, também no nível dos indivíduos (Araújo et al. 2008, Bolnick 2003). Porém, na ecologia de redes, a especialização quase sempre é discutida no nível da rede como um todo, ou seja, no nível da comunidade (Blüthgen et al. 2008, Jordano 1987). Assim, é claro que há uma falta de sintonia entre o que discutem os ecólogos tradicionais e os ecólogos de redes, pois muitas vezes eles não estão falando da mesma coisa.

Independente de qual tipo de dado, qual tipo de índice ou qual nível de organização é melhor em cada situação, o importante é que nos trabalhos futuros os ecólogos de redes se preocupem cada vez mais com a sintonia operacional entre conceitos ecológicos e de redes. Em um trabalho recente sobre redes de dispersão de sementes por morcegos, por exemplo, foi encontrado que as espécies tidas como especialistas por um conceito ecológico eram, na verdade, generalistas pelo conceito de redes (Mello et al. 2011b). Em outras palavras, um morcego que depende muito de frutos para viver (i.e. um especialista ecológico, como por exemplo *Sturnira lilium*) acaba por estabelecer conexões com muitas espécies de plantas dentro de uma rede de dispersão de sementes, ao passo que um morcego mais onívoro (que come frutos como complemento à uma dieta de outra base, como por exemplo *Glossophaga soricina*) acaba fazendo bem menos conexões nas redes (Figura 14) (Mello et al. 2011b). Vendo esse descompasso, fica claro porque há tanto desentendimento entre ecólogos tradicionais e de redes. É, em grande parte, uma questão de comunicação e sintonia de conceitos.

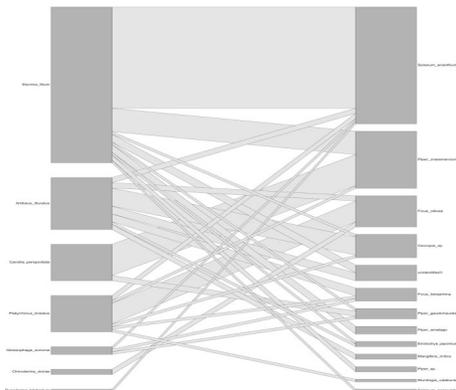


Figura 14: Em outra rede de dispersão de sementes por morcegos, feita a partir de dados da Mata Atlântica brasileira (Hayashi 1996), pode-se observar que os frugívoros mais especializados (i.e. que dependem de frutos para viver, como *Sturnira lilium*) estabelecem mais conexões do que os frugívoros secundários ou oportunistas (como *Glossophaga soricina*). Portanto, um especialista do ponto de vista ecológico pode ser considerado como um generalista do ponto de vista das redes. O tamanho dos vértices é proporcional ao seu número de conexões, e a largura da linha é proporcional à frequência de interação entre as espécies.

Considerações finais

Para finalizar este capítulo, uso a mesma máxima do começo: não se pode prever todas as propriedades de um sistema complexo com base apenas nas propriedades dos seus elementos. Depois de 275 anos de teoria de grafos e 24 anos de estudos sobre redes mutualistas, várias descobertas importantes foram feitas. A febre das redes está revolucionando a forma como vemos as telecomunicações e as relações sociais, e também os sistemas de polinização, dispersão de sementes, mirmecofilia e outros mutualismos. Sistemas aparentemente muito distantes, na verdade, estão mais próximos do que pensávamos. Estudando a internet e as redes comerciais, por exemplo, podemos entender melhor como morcegos e aves compartilham os serviços de dispersão em uma localidade. Como é típico no século XXI, as fronteiras entre assuntos ficam cada vez mais tênues. O importante é que a abordagem de redes está nos ajudando a dar um salto qualitativo no estudo dos mutualismos, preenchendo antigas lacunas (veja críticas em Bronstein 1994) e abrindo diversas novas fronteiras com sua visão integrada. É claro que toda febre leva a alguns exageros, e as redes não são uma panaceia capaz de resolver qualquer tipo de problema ecológico. Portanto, minha recomendação final para quem está começando na área é: as redes são uma ferramenta para operacionalizar conceitos ecológicos; logo, sempre tenha uma hipótese ecológica interessante para investigar e reflita bem sobre qual métrica de redes é a melhor ferramenta para testar cada previsão.

Agradecimentos

Agradeço aos organizadores do III Simpósio de Ecologia Teórica, e especialmente a Mário Almeida-Neto e Carla Rezende pelo convite para participar da mesa-redonda “Redes Complexas e Configurações de Comunidades”, e a Francisca Araújo por viabilizar minha participação no evento. Sou especialmente grato a Pedro Jordano, que me apresentou ao mundo das redes complexas, e a Paulo R. Guimarães Jr., que me ajudou a dar os primeiros passos nas análises de redes, além de ter revisado o manuscrito deste capítulo. Agradeço também aos colegas que me ajudaram a usar seus programas de redes, especialmente Carsten Dormann, Márcio Araújo, Mário Almeida-Neto, Nico Blüthgen, Roger Guimerà e Vladimir Batagelj. Por fim, agradeço aos gigantes do estudo da interações entre animais e plantas - principalmente Adriano Peracchi, Elisabeth Kalko, Pedro Jordano, Stefan Vogel e Ted Fleming, pois sem a base naturalista dada pelos seus trabalhos nenhuma dessas análises sofisticadas faria sentido.

Referências

- Albert, R. & Barabasi, A.L. 2000. Topology of evolving networks: Local events and universality. *Physical Review Letters* 85(24):5234-5237.
- Albert, R. & Barabasi, A.L. 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics* 74(1):47-97.

- Araújo, M.S., Guimarães Jr. P.R., Svanbäck, R., Pinheiro, A., Guimarães, P.R., Reis, S.F. & Bolnick, D.I. 2008. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology* 89(7):1981–1993.
- Atmar, W. & Patterson, B.D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96:373-382.
- Barabasi, A-L. 2003. *Linked: how everything is connected to everything else and what it means for business, science, and everyday life*. New York: Plume. 304 p.
- Barabasi, A-L. 2009. Scale-free networks: a decade and beyond. *Science* 325(5939):412-413.
- Barabasi A-L. & Albert, R. 1999. Emergence of scaling in random networks. *Science* 286(5439):509-512.
- Barabasi, A-L., Albert, R. & Jeong, H. 2000. Scale-free characteristics of random networks: the topology of the World-Wide Web. *Physica A* 281(1-4):69-77.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C.J. & Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100(16):9383-9387.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312(5772):431-433.
- Bascompte, J. 2007. Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology* 8(6):485-490
- Bascompte, J & Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 38:567-593.
- Bascompte, J & Jordano, P. 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. In: Pascual M, Dunne J, editors. *Ecological networks*. Oxford: Oxford University Press. p 143-159.
- Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-Garcia, A., Ferrera, A., Luque, B. & Bascompte, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458(7241):1018-U91.
- Bezerra, E.L.S., Machado, I.C.S. & Mello, M.A.R. 2009. Pollination networks of oilflowers: a tiny world within the smallest of all worlds. *Journal of Animal Ecology* 78:1096–1101.
- Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100:223-231.
- Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6(9):1-12.
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B. & Blüthgen, N. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology* 17(4):341-346.
- Blüthgen, N., Frund, J., Vazquez, D.P. & Menzel, F. 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology* 89(12):3387-3399.
- Blüthgen, N. 2010. Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology* 11:185-195.
- Bolnick, D.I. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161(1):1-28.
- Boucher, D.H. 1988. *The biology of mutualism: ecology and evolution*. New York: Oxford University Press. 400 p.
- Bronstein, J.L. 1994. Our current understanding of mutualism. *The Quarterly Review of Biology* 69(1):31-51.
- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R.P.J., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann, M. & MarĖa Delbue, A. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology* 249(2):307-313.

- Camerano, L. 1880. On the equilibrium of living beings by means of reciprocal destruction. *Atti della Reale Accademia delle Scienze di Torino* 15(8):393-414.
- Carlo, T.A., Collazo, J.A. & Groom, M.J. 2003. Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal. *Oecologia* 134(1):119–131.
- Chartmand, G. 1977. *Introductory graph theory*. New York: Dover Publications. 294 p.
- Christakis, N.A. & Fowler, J.H. 2009. *Connected: the surprising power of our social networks and how they shape our lives*. New York: Little, Brown and Company. 338 p.
- Cohen, J.E. 1978. *Food webs and niche space*. Princeton: Princeton University Press.
- Costa, L.D., Rodrigues, F.A., Travieso, G. & Boas, P.R.V. 2007. Characterization of complex networks: a survey of measurements. *Advances in Physics* 56(1):167-242.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S. & Mouquet, N. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47(1):15-25.
- Dupont, Y.L. & Olesen, J.M. 2009. Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks. *Journal of Animal Ecology* 78(2):346-353.
- Elton, C. 2001. *Animal Ecology*. Chicago: The University of Chicago Press. 296 p.
- Erdős, P. & Rényi, A. 1959. On Random Graphs. *Publicationes Mathematicae* 6:290–297.
- Euler, L. 1741. *Solutio problematis ad geometriam situs pertinentis*. *Commentarii Academiae Scientiarum Petropolitanae* 8:128-140.
- Faegri, K. & Van der Pijl, L. 1971. *Principles of pollination ecology*. New York: Pergamon Press. 292 p.
- Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits Jr., W.J., Van Buskirk, J. & McCollum, S.A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* 147:282-286.
- Fonseca, C.R. & Ganade, G. 1996. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology* 66:339-347.
- Fortuna, M.A., Stouffer, D.B., Olesen, J.M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B.R., Poulin, R. & Bascompte, J. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology* 79(4):811-817.
- Fowler, J.H. & Christakis, N.A. 2008. Dynamic spread of happiness in a large social network: longitudinal analysis over 20 years in the Framingham Heart Study. *British Medical Journal* 337(a2338).
- Gladwell, M. 2002. *The tipping point: how little things can make a big difference*. Boston: Back Bay Books.
- Gorchov, D.L., Cornejo, F., Ascorra, C.F. & Jaramillo, M. 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos* 74:235-250.
- Guimarães, P.R., Aguiar, M.A.M., Bascompte, J., Jordano, P. & Reis, S.F. 2005. Random initial condition in small Barabasi-Albert networks and deviations from the scale-free behavior. *Physical Review E* 71(3):037101 1-4.
- Guimarães, P.R., Rico-Gray, V., Reis, S.F. & Thompson, J.N. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273(1597):2041-2047.
- Guimarães, P.R., Machado, G., Aguiar, M.A.M., Jordano, P., Bascompte, J., Pinheiro, A., & Reis, S.F. 2007a. Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. *Journal of Theoretical Biology* 249(2):181-189.

- Guimarães, P.R., Rico-Gray, V., Oliveira, P.S., Izzo, T.J., Reis, S.F. & Thompson, J.N. 2007b. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology* 17(20):1797-1803.
- Guimarães, P.R., Sazima, C., Reis, S.F. & Sazima, I. 2007c. The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? *Biology Letters* 3(1):51-54.
- Guimerà, R. & Amaral, L.A.N. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433:895-900.
- Hayashi, M.M. 1996. Morcegos frugívoros em duas áreas alteradas da fazenda Lageado, Botucatu, Estado de São Paulo. M.Sc. Botucatu: Universidade Estadual Paulista. Instituto de Biociências.
- Howe, H.F. 1984. Constraints on the evolution of mutualisms. *The American Naturalist* 123(6):764-777.
- Johnson, S. 2002. *Emergence: the connected lives of ants, brains, cities and software* New York: Penguin Books. 288 p.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal - connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist* 129(5):657-677.
- Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6(1):69-81.
- Krishna, A., Guimaraes, P.R., Jordano, P. & Bascompte, J. 2008. A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. *Oikos* 117(11):1609-1618.
- Kuhn, T.S. 1996. *The structure of scientific revolutions*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Lewinsohn, T.M., Prado, P.I., Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J.M. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* 113(1):174-184.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of Ecology. *Ecology* 23(4):399-417.
- May, R.M. 1974. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton: Princeton University Press.
- McAuley, J.J., Costa, L.D.F. & Caetano, T.S. 2007. Rich-club phenomenon across complex network hierarchies. *Applied Physics Letters* 91(8):084103-3.
- McIntosh, R.P. 1986. *Background of ecology: concept and theory*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mello, M.A.R., Marquitti, F.M.D., Guimarães Jr., P.R., Jordano, P. & Kalko, E.K.V. 2008. Small differences may lead to big consequences: bat and bird seed dispersal networks (Abstract, Luis F Barcardi Award 2008). *Biotropica* 40(6):777.
- Mello, M.A.R. 2010. Redes mutualistas: pequenos mundos de interações entre animais e plantas. *Ciência Hoje* 47(277):32-37.
- Mello, M.A.R., Santos, G.M.D.M., Mechi, M.R. & Hermes, M.G. 2011a. High generalization in flower-visiting networks of social wasps. *Acta Oecologica* 37:37-42.
- Mello, M.A.R., Marquitti, F.M.D., Guimarães Jr, P.R., Kalko, E.K.V., Jordano, P. & Aguiar, M.A.M. 2011b. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLOS One* 6(2):e17395.
- Mello, M.A.R., Marquitti, F.M.D., Guimarães Jr, P.R., Kalko, E. K.V., Jordano, P. & Aguiar, M.A.M. 2011c. The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia online first*:1-10.
- Melo, F.P.L., Rodriguez-Herrera, B., Chazdon, R.L., Medellin, R.A. & Ceballos, G.G. 2009. Small

- tent-roosting bats promote dispersal of large-seeded plants in a Neotropical forest. *Biotropica* 41(6):737-743.
- Memmott, J. 1999. The structure of a plant-pollination food web. *Ecology Letters* 2:276–280.
- Milgram, S. 1967 The small world problem. *Psychology Today* 2(60-67).
- Muscarella, R. & Fleming, T.H. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews* 82(4):573-590.
- Newman, M.E.J. 2004. Detecting community structure in networks. *The European Physical Journal B* 38:321–330.
- Nielsen, A. & Bascompte, J. 2007. Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology* 95(5):1134-1141.
- Nooy, W., Mrvar, A. &, Batagelj, V. 2005. Exploratory social network analysis with Pajek. New York: Cambridge University Press. 334 p.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L. & Jordano, P. 2006. The smallest of all worlds: Pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* 240(2):270-276.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(50):19891-19896.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L., Elberling, H., Rasmussen, C. & Jordano, P. 2010. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* in press.
- Ollerton, J., McCollin, D., Fautin, D.G. & Allen, G.R. 2007. Finding NEMO: nestedness engendered by mutualistic organization in anemonefish and their hosts. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274(1609):591-598.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100(910):65-75.
- Paine, R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist* 103:91-93.
- Passos, F.C, Silva, W.R, Pedro, W.A & Bonin, M.R. 2003. Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20(3):511-517.
- Pereira, R.S. 2009. Serviços de dispersão de sementes por aves e morcegos em um fragmento de Mata Atlântica nordestina. BSc. Recife: Universidade Federal de Pernambuco. Departamento de Botânica.
- Pizo, M.A. & Oliveira, P.S. 1999. Removal of seeds from vertebrate faeces by ants: effects of seed species and deposition site. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 77(10):1595-1602.
- Rezende, E.L., Lavabre, J.E., Guimaraes Jr, P.R., Jordano, P. & Bascompte, J. 2007. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature* 448(7156):925-928.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- Santos, G.M.M., Aguiar, C.M.L. & Mello, M.A.R. 2010. Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. *Apidologie* 41(4):466-475.
- Scheffer, M. 2009. *Critical transitions in nature and society* Princeton: Princeton University Press. 400 p.

- Shanahan, M, So, S., Compton, S.G. & Corlett, R. 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biological Reviews* 76(04):529-572.
- van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer Verlag. 162 p.
- Vázquez, D.P., Morris, W.F. & Jordano, P. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters* 8(10):1088-1094.
- Vázquez, D.P., Bluthgen, N., Cagnolo, L. & Chacoff, N.P. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany* 103(9):1445-1457.
- Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6(1):18-23.
- Watts, D.J. & Strogatz, S.H. 1998. Collective dynamics of small-world networks. *Nature* 393(6684):440-442.
- Watts, D.J. 2003. *Six degrees: the science of a connected age*. New York: W.W. Norton & Company Ltd. 374 p.

Material suplementar

Apêndice 1: Guia para Análise de Redes Ecológicas, incluindo um PequenoDicionário de Redes, com os termos mais usados na literatura. Disponível para baixar em formato PDF: veja o link para o guia na seção “Teaching” do site: <http://web.me.com/marmello/>.

Capítulo 5

Funcionamento de ecossistema e a interface com a comunidade ecológica

Timothy Peter Moulton

Introdução

O mundo é organizado hierarquicamente. No nível hierárquico de conjuntos de populações temos dois conceitos/paradigmas predominantes: o de comunidade e o de ecossistema. São duas maneiras de conceber a mesma coisa. O conceito de comunidade dá ênfase à diversidade das espécies componentes e as interações entre elas. As propriedades emergentes neste nível incluem riqueza e diversidade de espécies, conectância e outras propriedades de teia trófica, e estabilidade, resiliência e resistência da comunidade, e diferenciação de nichos.

O conceito de ecossistema inclui as ligações dos componentes bióticos e o ambiente físico e químico, e dá ênfase às transferências de material e energia. Por necessidade de simplificar o sistema para estudá-lo, os modelos de ecossistema tendem a agrupar as espécies com a mesma função (“plantas”, “herbívoros”, “decompositores”, etc.). Certos textos colocam “ecossistema” como um nível de organização acima de “comunidade” (por ex. Beeby 1993 p. 5), mas em termos hierárquicos devem ser postos juntos em nível de conjunto de populações, e aqui serão considerados do mesmo nível. Certos autores dão ênfase em como comunidade e ecossistema não devem ser estudados separadamente (e.g. Begon et al. 1986 p. 591).

Em princípio, podemos imaginar um modelo completo com todas as espécies componentes, estoques e fluxos quantificados. Na prática, isto é uma impossibilidade por causa da complexidade. Porém é importante manter o modelo completo como paradigma.

Desde as suas respectivas origens, a Ecologia de Comunidade e Ecologia de Ecossistema têm se desenvolvido separadamente. Os primeiros trabalhos de Comunidade eram descritivos, como os de Tansley (1935) e Clements (1936) e a inerente controvérsia sobre a integridade da comunidade (Gleason 1926). A escola de Hutchinson e MacArthur desenvolveu modelos teóricos de estrutura de comunidade e impôs uma formalidade matemática (Hutchinson 1959, MacArthur & Levins 1967). Hoje em dia este campo é bem desenvolvido e diverso, com estudos de teia trófica (Pascual & Dunne 2006), organização (Solé & Bascompte 2006), e aplicações para conservação (vide capítulos deste volume).

Ecologia de Ecossistema

Em comparação com Ecologia de População e Comunidade, Ecologia de Ecossistema tem recebido menos atenção em termos de teoria. “... filósofos de biologia e ecologia têm focado quase inteiramente em assuntos conceituais e metodológicos em ecologia de população e comunidade; conspicuamente ausente são investigações básicas em ecologia de ecossistema”¹ (de Laplante & Odenbaugh 2007). Vários filósofos e comentaristas constam que esta percebida carência de teoria prejudica a ciência de Ecologia em respeito de questões de conservação e manejo de ecossistemas

¹ “... philosophers of biology and ecology have focused almost entirely on conceptual and methodological issues in population and community ecology; conspicuously absent are foundational investigations in ecosystem ecology” (deLaplante and Odenbaugh, 2007)

(Sagoff 1995, Sagoff 2003). E críticas vêm de dentro das fileiras de ecólogos também (Shrader-Frechette & McCoy 1993, O'Neill 2001).

É considerado que a primeira exaustiva quantificação de ecossistema foi feito por Raymond Lindeman (Lindeman 1942), porém C. G. J. Petersen tinha iniciado um trabalho parecido no começo do século 20 (Angelini & Moloney 2007). Descrição dos grandes padrões de produtividade dos ecossistemas foi feito por Robert Whittaker (Whittaker 1975). Howard Odum conduziu um grande estudo dos estoques e fluxos de energia em uma floresta tropical em Porto Rico (Odum & Pigeon 1970). No Brasil a quantificação de ecossistema tem sido trabalhada por vários grupos (Delitti 1995).

A teoria de Ecossistema foi impulsionada pelo trabalho do Eugene P. Odum e sua “Estratégia do Desenvolvimento do Ecossistema” (*The Strategy of Ecosystem Development*) (Odum, 1969), em que ele expôs as propriedades esperadas de metabolismo e biomassa durante sucessão ecológica. Ele incluiu também mudanças gerais de comunidade, de diversidade, conectância, etc. Esta teoria foi usada para nortear questões práticas de manejo e conservação, tanto pelo E. P. Odum (Odum 1971a) quanto pelo irmão (H. T. Odum 1971b).

Várias escolas e autores têm contribuído à teoria de Ecossistema. Ramon Margalef desenvolveu o conceito de “maturidade” aplicado a ecossistema (Margalef 1963, 1968). Maturidade é um conceito dinâmico relacionado à complexidade estrutural e organizacional e, pela teoria, cresce ao longo do tempo em ecossistemas não-perturbados.

A escola de Sven Jørgensen levou a teoria de Ecossistema em outra direção (Jørgensen et al. 1998, Jørgensen & Muller 2000, Jørgensen 2002). Ela tem como fundamento o conceito de ecossistemas como sistemas críticos de auto-organização (*Self-Organizing Critical Systems*), e usa “exergia” para quantificar as relações. A exergia é a energia disponível no ambiente, e o ecossistema trabalha para maximizar a exergia armazenada. Segundo Jørgensen (2002) “se um sistema recebe um ingresso de exergia, ele utilizará esta exergia para fazer trabalho. O trabalho feito (1) degrada a exergia, dissipando o resíduo como entropia ao redor do sistema, (2) move o sistema para mais longe do equilíbrio termodinâmico, refletido em crescimento de gradientes, e (3) aumenta a massa-energia acumulada do sistema, representando exergia adicional armazenada. Quando é oferecido mais do que um caminho para distanciar-se do equilíbrio, tenderá a ser selecionado aquele que rende mais gradientes, o maior fluxo (poder máximo) e maior armazenamento de exergia sob as condições prevalecentes, para produzir a estrutura mais ordenada e mais longe do equilíbrio”².

Um grupo da Universidade de Coimbra, Portugal, pesquisou a relação de exergia e diversidade de espécies ao longo de um gradiente de degradação ambiental no estuário de Mondego (Marques et al. 1997). A contribuição de exergia é calculada pela biomassa do organismo e um fator expressando a sua qualidade, que é estimado pelo desenvolvimento genético. Como esperado pela teoria, a exergia e exergia específica

² “if a system receives an input of exergy, it will utilize this exergy to perform work. The work performed (1) degrades the exergy, dissipating the residue as entropy to the system’s surroundings, (2) moves the system further from thermodynamic equilibrium, reflected in growth of gradients, and (3) increases the accumulated mass-energy of the system, representing additional stored exergy. If there is offered more than one pathway to depart from equilibrium, the one yielding the most gradients, the highest through-flow (maximum power) and most storage of exergy under the prevailing conditions, to give the most ordered structure furthest from equilibrium, will tend to be selected”

(i.e. exergia dividida pela biomassa) diminuíram com eutrofização.

Apesar da aparente sucesso desta abordagem, ela não tem recebido aceitação geral. De outro modo várias propriedades de ecossistema têm sido usadas, especialmente no contexto de impactos ambientais e “saúde de ecossistema” (Costanza et al. 1992, Costanza et al. 1997, Rapport et al. 1998, Jørgensen et al. 2005). Na visão desta escola, o ecossistema saudável tem propriedades de vigor, *organização e resiliência*; degradação é constatada por diminuição em uma ou mais destas propriedades. O esquema é largamente aceito e usado em programas de avaliação da saúde de ecossistema, por exemplo o programa de saúde de ecossistema e monitoramento de Queensland, Austrália (“*Ecosystem Health and Monitoring Program*”) (Smith & Storey 2001, Bunn et al. 2010).

O conceito de “saúde de ecossistema” tem sido criticado, principalmente baseado no fato que um ecossistema não é uma entidade que tem mecanismos para se curar, em analogia ao sistema imunológico de um organismo (Calow 1992, Suter 1993, Wicklum & Davies 1995, Moulton 1998, Boulton 1999). Esta crítica permanece irrefutável sob os termos em que foi posta, de que o ecossistema não é um “superorganismo”. Mas na prática, o termo tem sido usado e espalhado em um sentido mais abrangente (Rapport et al. 1998, Bunn et al. 2010).

O uso empírico de propriedades de ecossistema como vigor, organização e resiliência é geral, especialmente na prática de avaliação de impactos. Proporcionalmente pouco trabalho tem sido posto na teoria, até que certos autores menosprezam a necessidade de um modelo teórico (Costanza et al. 1992, Rapport et al. 1998). De outro modo um modelo de evolução de resiliência de ecossistema foi feito por (Cropp & Gabric 2002), que usaram princípios de termodinâmica, atributos da biota e um “algoritmo genético”. Concluíram que o ecossistema como um todo pode evoluir resiliência a partir da dinâmica das partes.

Propriedades de ecossistema são incorporadas na modelagem de balanço de massa de ecossistema por Ecopath (Walters et al. 1997, Walters et al. 1999). O ecossistema é modelado em termos dos estoques e fluxos, incorporando as eficiências das transferências e mantendo o balanço de massa. A “saúde” do sistema é avaliada em termos da “maturidade” (Odum 1969) e vários índices de ciclagem (Christensen & Walters 2004). Esta abordagem foi empregada para avaliar a teia trófica de um trecho do Rio Paraná (Angelini & Agostinho 2005). O ecossistema se encontrava maduro, com razão produtividade primária/respiração perto de dois, além de índices de ciclagem esperadas para maturidade.

Interface entre Comunidade e Ecossistema

Em anos recentes, vários programas têm partido da premissa de que a aproximação de Ecossistema e Comunidade seria interessante, senão imprescindível. A interface entre Ecologia de Comunidade e Ecologia de Ecossistema tem sido chamada de a área mais emocionante da Ecologia (Loreau et al. 2002).

Biodiversidade e funcionamento de ecossistema

A relação entre diversidade de espécies e funcionamento de ecossistema tem recebido muita atenção recentemente. Tem produzido uma rica literatura (Loreau et al. 2002, Cardinale et al. 2009). Vários programas de experimentos têm sido montados, por ex. o programa

BIODEPTH, onde diferentes países da Europa montaram um experimento com o mesmo protocolo em savanas (*grasslands*) (Spehn et al. 2005, Hector et al. 2007). Outro experimento em grande escala foi montado nos EUA em *grasslands* (Tilman 1999). Os resultados geralmente mostram aumento de produtividade primária com mais espécies, porém o efeito pode saturar com relativamente poucas espécies. A resiliência e estabilidade das comunidades possivelmente continuam aumentando com adição de espécies após a chegada em produtividade máxima.

A questão de biodiversidade e funcionamento de ecossistema é pertinente à avaliação de impactos. A ortodoxia de biomonitoramento diz que a comunidade de organismos (em termos de diversidade de espécies, espécies indicadoras) deve reagir mais sensivelmente a perturbações do que o funcionamento do ecossistema (por ex. Reice and Wohlenberg 1993). Porém, vários estudos têm mostrado o contrário, incluindo o *Ecosystem Health and Monitoring Program* (Bunn et al. 2010). No Brasil, a decomposição de folhas, como propriedade de funcionamento de ecossistema, mostrou-se mais sensível ao impacto de uso da terra comparado com a biodiversidade e composição da fauna associada (Moulton 2001, Moulton & Magalhaes 2003).

O debate sobre biodiversidade e funcionamento de ecossistema tem consequências para manejo e conservação (Risser 1995, Moulton 1999, Schwartz et al. 2000, Moulton et al. 2007). Se existe redundância de espécies e o ecossistema pode continuar funcionando sem todas as espécies, isto parece diminuir a importância de conservar espécies. Vários argumentos têm sido levantados para contrariar esta posição, incluindo o valor intrínseco das espécies (Sagoff 1995, Moulton 1999, Sagoff 2008) e a imprevisibilidade da resposta da comunidade (Risser 1995).

Comparações de funcionamento de ecossistemas entre continentes

Ecossistemas em partes do mundo diferentes, mas com clima semelhante, funcionam semelhantemente? Esta questão fascinante tem sido levantada há muito tempo. Foi uma das questões fundamentais do grande programa internacional da década de 60 – International Biological Program 1964-1974 (http://www7.nationalacademies.org/archives/International_Biological_Program.html). Apesar do programa não render tudo que os ambiciosos objetivos previam, ele forneceu subsídios para subseqüentes programas mais focados. Talvez o mais bem sucedido em termos de comparação de ecossistema foi o do bioma mediterrâneo, que comparou o “chapparal” da Califórnia, “coastal heath” da costa oeste e sul da Austrália, o “cape finbos” da África do Sul, o “matorral” do Chile e a vegetação equivalente do próprio mediterrâneo “maquis” (Marquet & Fox 1997). Neste caso, muitos dos parâmetros funcionais de produtividade, biomassa, e ciclagem de nutrientes bateram semelhantes nestes biomas. Só que o matorral do Chile tendia a ficar mais diferente, aparentemente por causa da elevada fertilidade do solo comparada com os outros sistemas. O efeito disto não é proporcional, mas faz uma diferença qualitativa em termos da ecologia de fogo, e subseqüente ciclagem de nutrientes e diversidade de espécies. O elevado nível de nutrientes, especialmente de fósforo, faz a vegetação do matorral mais suculenta e menos suscetível a fogo. E esta propriedade aparentemente causa uma diminuição na diversidade das plantas (Marquet & Fox 1997).

A interface entre ecologia de ecossistema e ecologia de comunidade – as três propriedades

A comunidade ou ecossistema compreende muitas espécies interagindo entre si

e transferindo energia. Temos basicamente três maneiras em que estudamos estas interações – via rede (teia) trófica, a “matriz de comunidade” das interações, e pela transferência de carbono (equivalente a energia) entre os componentes. Vou apresentar estas três abordagens e mostrar as suas diferenças usando o ecossistema de pequenos rios. Pretendo com esta exposição mostrar a importância de estudar e entender estes três aspectos do sistema e provar como é necessário estudar os três para entender o funcionamento deste sistema.

Rede trófica

A rede trófica (teia trófica) une as informações sobre “quem come quem” em uma comunidade. Os padrões e teoria de rede trófica têm sido estudados há tempo (Cohen 1978, Briand & Cohen 1987). As conseqüências para conservação fazem estudos ativos atualmente (Cumming & Child 2009, Dobson 2009, Dunne & Williams 2009, Romanuk et al. 2009).

A rede trófica é normalmente estudada por observação direta da dieta dos consumidores ou pela observação do conteúdo do trato digestivo.

Raramente a rede toda é pesquisada e, muitas vezes, no nível básico as fontes primárias são aglomeradas (Cohen 1978). O estudo de até as redes mais simples requer muito trabalho e paciência. No Brasil um trabalho completo e com experimento foi feito em riacho (Motta & Uieda 2005, Uieda & Motta 2007).

Fluxo de carbono

O modelo do ecossistema quantifica os estoques e traceja o fluxo de energia e materiais entre os componentes do sistema. Como foi mencionado acima, os trabalhos modernos começaram com Lindeman (1942). Os grandes projetos de bacia hidrográfica são as fontes de muito conhecimento – o de *Hubbard Brook* (Bormann and Likens 1967, Likens et al. 1978, Hall et al. 2001), e de *Coweeta* (Webster et al. 1999). Os projetos tropicais também são importantes – por ex. o do *Smithsonian Tropical Research Institute*, Isla Barro Colorado, Panamá (Leigh 1999) e El Verde, Porto Rico (Odum & Pigeon 1970).

Fluxo de carbono é sinônimo de fluxo de energia; a energia do ecossistema é contida em compostos de carbono. O fluxo de energia em rios foi revisado recentemente por Rezende et al. (2008).

A matriz da comunidade

As interações entre os componentes de uma comunidade compreendem uma matriz que variavelmente é chamada de “matriz de comunidade” (*Community Matrix*) ou “rede de interações” (*interaction network*) (May 1973). Existe um enorme corpo de modelos matemáticos sobre este tema (por ex. Faria & Costa 2010 e vide outros capítulos deste volume). De outro modo, raramente os modelos têm sido testado com parâmetros reais (mas vide Schmitz 1997, Silveira & Moulton 2000, Silveira 2002).

Incongruências entre rede trófica, ecossistema e matriz de comunidade

Apesar de serem diferentes aspectos da mesma coisa, estas três propriedades de comunidades e ecossistemas não necessariamente são fortemente correlacionadas. Uma conexão trófica entre dois elementos da rede trófica não necessariamente implica em transferência de uma grande quantidade de energia. Isto é especialmente óbvio no caso de muitos detritívoros onívoros – a evidência do conteúdo estomacal pode indicar uma

grande quantidade e diversidade de material, mas muitas vezes somente uma pequena quantidade deste material é assimilada, e o resto passa na egestão. O peixe curimbatá (*Prochilodus lineatus*) mostra este fenômeno (Flecker 1996, Garcez et al. 2011).

Uma interação forte não necessariamente implica em transferência de carbono. Isto é óbvio para competição (que não implica em relação trófica). Mas pode acontecer que um predador exerce um efeito forte sobre uma presa potencial sem conseguir comer muito. Um peixe ou um plecóptero pode ser um predador potencial de larvas de efemerópteros e causar muita mudança prejudicial no seu comportamento sem consumir muitos indivíduos (Cooper et al. 1990, Peckarsky et al. 1993). O mesmo fenômeno foi encontrado entre o camarão de água doce (*Macrobrachium olfersi*) e a sua presa potencial, efemerópteros baetídeos (Koblitz 2003, Moulton et al. 2004). O predador não recebe muita alimentação da presa, mas causa um efeito grande sobre a presa.

O inverso pode ocorrer. No caso de muitos herbívoros folívoros de árvores e arbustos, o dano (i.e. interação negativa) à planta é pequeno, mas a influência positiva da planta sobre o herbívoro é grande.

Como pesquisar estas relações?

Rede trófica descritiva é normalmente caracterizada por observar o conteúdo estomacal dos animais. Fluxo de energia/carbono classicamente envolvia quantificação das relações tróficas por vários métodos, principalmente calorimetria (Slobodkin & Richman 1960). Recentemente, a caracterização qualitativa dos caminhos de carbono tem sido pesquisada por isótopos estáveis de carbono e nitrogênio (Peterson et al. 1985). As interações entre organismos (matriz de comunidade) podem ser pesquisadas por experimentos de manipulação dos organismos – excluir ou incluir por gaiolas. Por exemplo, excluindo um herbívoro de uma área pode mostrar quanto aquele herbívoro estava influenciando as plantas da área (Power et al. 1985, Visoni & Moulton 2003).

Rede trófica, fluxo de carbono e interações em córregos da Mata Atlântica – um estudo em relações incongruentes

Durante os últimos 12 anos, o Laboratório de Ecologia de Rios e Córregos, DECOL, UERJ, tem estudado o ecossistema dos pequenos rios costeiros do Rio de Janeiro. Apresento aqui um breve relato deste trabalho. A lição principal que quero tirar é de que para entender o ecossistema e comunidade dos córregos (e por extensão, muitos outros sistemas), precisamos estudar os três aspectos de 1. rede trófica, 2. fluxo de carbono (energia) e 3. interações entre organismos (matriz da comunidade). Sem um dos componentes, o quadro não estaria completo e o entendimento da dinâmica do sistema estaria errado. A rede trófica e matriz de comunidade são classicamente consideradas “ecologia de comunidade” e o fluxo de carbono “ecologia de ecossistema”. Desta maneira estamos trabalhando na interface de Comunidade e Ecossistema.

Interações

Para pesquisar as interações entre organismos usamos experimentos de exclusão. Excluindo um componente, interpretamos a subsequente reação do sistema como a interação que o componente estava fazendo. Em certos experimentos usamos malhas de diferentes tamanhos para excluir fauna de tamanhos diferentes (Magalhães-Fraga 2002, Visoni and Moulton 2003, Moulton et al. 2010a). Em outros experimentos, usamos a técnica de exclusão elétrica, em que pulsos de eletricidade são aplicados entre

eletrodos em baixo da água e a fauna é excluída na área entre eletrodos (Pringle & Blake 1994, Souza 2002). Variando a intensidade dos choques diferentes tamanhos de fauna podem ser excluídos – intensidade maior exclui até tamanhos menores.

A maioria dos experimentos foi feita no Córrego da Andorinha, Ilha Grande, Município de Angra dos Reis, RJ. A fauna contém uma forte influência de camarões de água doce, principalmente *Macrobrachium olfersi* (Palaemonidae) e *Potimirim glabra* (Atyidae). Outros invertebrados (ou “macroinvertebrados”) são de diversas famílias que são comuns em córregos não poluídos. Conspícuos e importantes para a dinâmica do sistema são as larvas de Ephemeroptera da família Baetidae.

Trabalhamos principalmente com substratos duros de pedra e com o perifiton que cresce neste substrato. O perifiton é composto de microalgas, fungos, bactérias, matéria orgânica e sedimentos inorgânicos.

Exclusão de *Potimirim*

Os camarões da família Atyidae tem o segundo par de pleópodos (os que em outros camarões fazem a “garra”) adaptados a varrer e coletar matéria fina. O conteúdo estomacal indica que são onívoros de detritos, algas e geralmente o material do substrato que eles varrem. Experimentos em Porto Rico indicaram que a espécie *Atya lanipes* atua fortemente sobre o substrato duro, e quando é excluído experimentalmente de uma área, o material do substrato – perifiton e sedimentos – cresce substancialmente (Pringle & Blake 1994).

Obtivemos um resultado semelhante em experimento de exclusão em altos trechos do Córrego da Andorinha: quando excluímos *Potimirim* de substratos duros usando eletricidade, o perifiton cresceu a densidades aproximadamente 4 vezes maior do que as dos controles (Souza & Moulton 2005).

O efeito foi mais marcante para a biomassa total do perifiton comparado com a biomassa das algas. Concluímos desta evidência que *Potimirim* atua principalmente como detritívoro de matéria orgânica bêntica (Souza & Moulton 2005).

Exclusão de *Macrobrachium* e o efeito em Ephemeroptera

Em um trecho do Córrego da Andorinha mais à jusante do experimento anterior, chamado “Mãe D’água”, o camarão *Macrobrachium olfersi* é mais dominante. Espécies deste gênero têm o segundo par de pleópodos adaptados como “garras” (quélipods) que eles usam para repicar material, defender territórios, etc. O conteúdo estomacal evidencia matéria orgânica de detritos com partículas geralmente maiores que as do *Potimirim*, e algas e às vezes partes de insetos aquáticos. Pelas quantidades, o conteúdo indica *Macrobrachium olfersi* como onívoro detritívoro (Silveira & Moulton 2000, Silveira 2002). Experimentos de exclusão de outras espécies de *Macrobrachium* na Costa Rica (Pringle & Hamazaki 1998) e trechos mais jusantes de córregos em Porto Rico (March & Pringle 2003) mostraram forte interação negativa com perifiton e sedimentos.

Na posição dos experimentos na Mãe D’água, a diversidade de macroinvertebrados é relativamente baixa, devido em parte à baixa heterogeneidade do substrato que é de pedra contínua. Os principais organismos são larvas de Ephemeroptera da família Baetidae (principalmente *Cloodes* e *Americabaetis*) e Diptera, Chironomidae.

Quando excluímos *Macrobrachium* por eletricidade, observamos o resultado contrário daqueles de Costa Rica (Pringle & Hamazaki 1998) e Porto Rico (March & Pringle 2003) – nas áreas de exclusão havia menor quantidade de perifiton (Silveira & Moulton 2000, Moulton et al. 2004). Quando excluímos ambos *Macrobrachium* e efemerópteros (usando choques elétricos mais intensos), as áreas de exclusão mostraram mais perifiton. Concluímos que *Macrobrachium* tem um efeito negativo sobre efemerópteros que têm efeito negativo sobre perifiton. I.e. uma cascata trófica.

Constamos que o efeito negativo de *Macrobrachium* sobre efemerópteros não implicava em grande taxa de predação, mas sim em uma modificação no comportamento dos efemerópteros, que fugiram de *Macrobrachium* e ficavam escondidos durante a noite enquanto *Macrobrachium* estava presente na área (Koblitz 2003, Moulton et al. 2004). I.e. um exemplo de uma forte interação sem grande fluxo de carbono. Exemplos semelhantes foram observados entre efemerópteros e predadores em outros sistemas (Peckarsky et al. 1993). O assunto geral de efeitos “não-consumo” tem sido revisto na literatura recentemente (Peckarsky et al. 2008).

O resultado foi interessante no contexto dos efeitos de *Macrobrachium* em diferentes regiões: Porque *Macrobrachium* não produz uma cascata trófica em experimentos na Costa Rica e no Porto Rico (onde existem insetos herbívoros potenciais), mas produz um efeito de cascata forte no córrego brasileiro? O efeito foi marcante – a quantidade de carbono total do perifiton em condições sem herbívoro era quase duas ordens de magnitude maior do que na ausência de *Macrobrachium* e presença de densidades elevadas de efemerópteros (Moulton et al. 2004). Foi sugerido que a falta de cascata trófica no sistema na Costa Rica é causada pela forte interação do onívoro em ambos os níveis tróficos – o do herbívoro potencial e o do perifiton (Pringle & Hamazaki 1998). No nosso caso, a espécie *Macrobrachium olfersi* parece mais predadora, ou pelo menos atua fortemente no herbívoro (efemeróptero). A modelagem matemática do sistema mostra como a intensidade da interação predador-presa é crítica para a estabilidade da cascata trófica (Silveira & Moulton 2000, Silveira 2002).

Mais uma cascata trófica

No Córrego da Andorinha, o trecho jusante contém pelo menos 5 espécies de peixe (Brito et al. 2006, Rezende & Mazzoni 2006). O lambari *Bryconamericus microcephalus* e barrigudinho *Phalloceros anisophallos* são comuns. Estas espécies são aparentemente impedidas de subir a trechos mais altos pela cachoeira íngreme da Mãe D'água. O córrego vizinho, rio Barra Pequena, não tem estes peixes. A única espécie achada comumente acima da Mãe D'água e em altos trechos do rio Barra Pequena é *Characidium japyhybense*.

Associado com a presença dos peixes no trecho jusante do Córrego da Andorinha, o perifiton é mais espesso, com mais massa por área, comparado com o trecho acima da Mãe D'água e o rio Barra Pequeno (Moulton et al. 2009, Moulton et al. 2010b). Concomitantemente o camarão *Potimirim* é mais raro no trecho jusante. Deduzimos que este fenômeno está causado por uma cascata trófica em que os peixes (especialmente *Bryconamericus*) interagem negativamente com *Potimirim* que remove o perifiton (Moulton et al. 2010b).

Assim como no caso de *Macrobrachium* e efemerópteros, a interação do predador com a presa potencial aparentemente não envolve muita transferência de alimento – um estudo da dieta do *Bryconamericus* no Córrego da Andorinha não

constava *Potimirim* como presa (Rezende & Mazzoni 2006).

Fluxo de carbono no ecossistema do rio

O paradigma largamente aceito para o funcionamento ecológico de rio, o “Conceito de Continuidade Fluvial” (*River Continuum Concept*) declara que a fonte de energia mais importante para pequenos rios sombreados vem do material alóctone proveniente da floresta em torno do rio (Vannote et al. 1980). No caso do Córrego da Andorinha, os estoques de material têm a distribuição esperada para um pequeno rio em floresta – as folhas, galhos, troncos e outro material orgânico alóctone compreendem a grande maioria do carbono, e as algas somam menos que 1% do total (Brito et al. 2006). Apesar disto, a análise da teia trófica por isótopos estáveis de carbono e nitrogênio indicou que microalgas supriram a maior fonte para todos os consumidores (Brito et al. 2006). Outras pesquisas confirmaram este padrão em outros rios do estado do Rio de Janeiro (Lima 2009). E o padrão foi encontrado em rios tropicais em Porto Rico (March & Pringle 2003), Hong Kong (Lau et al. 2009, Dudgeon et al. 2010) e Austrália (Bunn et al. 1999, Davies et al. 2008, Leigh et al. 2010).

Este resultado anda aparentemente contra a evidência do conteúdo estomacal dos consumidores: os camarões *Macrobrachium* e *Potimirim* e os efemerópteros contêm principalmente matéria orgânica de detritos. Aparentemente eles não assimilam o carbono alóctone e sim o material menos evidente de algas e presas-que-se-alimentam-de-algas.

A dieta de microalgas também fica incongruente com os resultados dos experimentos de exclusão: o material que *Potimirim* e efemerópteros principalmente manipulam (a matéria orgânica não associada com algas) não forma a dieta. Eles causam muita “bioturbação” (sensu Pringle et al. 1999). Muito material que some durante a pastagem dos efemerópteros não é ingerido (Krsulovic 2004). O fenômeno tem sido chamado “perda sem consumo” (*nonconsumptive loss*) (Scrimgeour et al. 1991), e tem sido quantificado para o camarão *Atya lanipes* em Porto Rico (Cross et al. 2008).

Conclusão

Para entender o funcionamento do ecossistema do Córrego da Andorinha até o nível atual, foi necessário estudar estes três aspectos: rede trófica, fluxo de carbono e interações entre os componentes. Um estudo de uma ou outra parte seria inadequado por não revelar a dinâmica toda. (Um estudo do conteúdo estomacal do camarão *Macrobrachium* não mostraria como ele tem uma interação forte sobre efemerópteros e como a sua verdadeira alimentação é baseada em microalgas.)

Esta lição deve ser válida para muitos sistemas. A combinação de Ecologia de Comunidade e Ecologia de Ecossistema é mais do que um exercício interessante – é imprescindível para o nosso entendimento de como a natureza funciona em este nível.

Referências

- Angelini, R. & A. A. Agostinho. 2005. Food web model of the Upper Parana River Floodplain: description and aggregation effects. *Ecological Modelling* 181:109-121.
- Angelini, R. & C. L. Moloney. 2007. Fisheries, Ecology and Modelling: an historical perspective. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 2:75-85.
- Beeby, A. 1993. *Applying Ecology*. Chapman & Hall, London, UK.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1986. *Ecology: Individuals, Populations and*

- Communities. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- Bormann, F. H. & G. E. Likens. 1967. Nutrient cycling. *Science* 155(3761):424-429.
- Boulton, A. J. 1999. An overview of river health assessment: philosophies, practice, problems and prognosis. *Freshwater Biology* 41:469-479.
- Briand, F. & J. Cohen. 1987. Environmental correlates of food chain length. *Science* 238:956-960.
- Brito, E. F., T. P. Moulton, M. L. Souza & S. E. Bunn. 2006. Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. *Austral Ecology* 31:623-633.
- Bunn, S. E., E. G. Abal, M. J. Smith, S. C. Choy, C. S. Fellows, B. D. Harch, M. J. Kennard & F. Sheldon. 2010. Integration of science and monitoring of river ecosystem health to guide investments in catchment protection and rehabilitation. *Freshwater Biology* 55:223-240.
- Bunn, S. E., P. M. Davies & T. D. Mosisch. 1999. Ecosystem measures of river health and their response to riparian and catchment degradation. *Freshwater Biology* 41:333-345.
- Calow, P. 1992. Can ecosystems be healthy? Critical consideration of concepts. *Journal of Ecosystem Health* 1:1-5.
- Cardinale, B. J., D. S. Srivastava, J. E. Duffy, J. P. Wright, A. L. Downing, M. Sankaran, C. Jouseau, M. W. Cadotte, I. T. Carroll, J. J. Weis, A. Hector, M. Loreau & W. K. Michener. 2009. Effects of biodiversity on the functioning of ecosystems: a summary of 164 experimental manipulations of species richness. *Ecology* 90:854-854.
- Christensen, V. & C. J. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* 172:109-139.
- Clements, F. E. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24:252-284.
- Cohen, J. E. 1978. Food webs and niche space. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Cooper, S. D., S. J. Walde & B. L. Peckarsky. 1990. Prey exchange rates and the impact of predators on prey populations in streams. *Ecology* 71:1503-1514.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton & M. van den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- Costanza, R., B. Norton & B. J. Haskell. 1992. *Ecosystem Health: New Goals for Environmental Management*. Island Press, Washington DC, 269 pp. Island Press, Washington DC.
- Cropp, R. & A. Gabric. 2002. ECOSYSTEM ADAPTATION: DO ECOSYSTEMS MAXIMIZE RESILIENCE? *Ecology* 83:2019-2026.
- Cross, W. F., A. Ramírez, A. Santana & L. Silvestrini-Santiago. 2008. Toward quantifying the relative importance of invertebrate consumption and bioturbation in Puerto Rican streams. *Biotropica* 40:477-484.
- Cumming, G. S. & M. F. Child. 2009. Contrasting spatial patterns of taxonomic and functional richness offer insights into potential loss of ecosystem services. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:1683-1692.
- Davies, P. M., S. E. Bunn & S. K. Hamilton. 2008. Primary production in tropical streams and rivers. Pages 24-43 in D. Dudgeon, editor. *Tropical Stream Ecology*. Academic Press, London.
- de Laplante, K. & J. Odenbaugh. 2007. What isn't wrong with Ecosystem Ecology. Online research in philosophy <http://philpapers.org/rec/DELWIW>.
- Delitti, W. B. C. 1995. Estudos de ciclagem de nutrientes: Instrumentos para análise funcional de ecossistemas terrestres. Pages 469-486 in F. d. A. Esteves, editor. *Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas, Oecologia Brasiliensis*. Programa de Pós Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia - Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro,

Rio de Janeiro, Brazil.

- Dobson, A. 2009. Food-web structure and ecosystem services: insights from the Serengeti. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:1665-1682.
- Dudgeon, D., F. K. W. Cheung & S. K. Mantel. 2010. Foodweb structure in small streams: do we need different models for the tropics? *Journal of the North American Benthological Society* 29:395-412.
- Dunne, J. A. & R. J. Williams. 2009. Cascading extinctions and community collapse in model food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:1711-1723.
- Faria, L. D. B. & M. I. d. S. Costa. 2010. Omnivorous food web, prey preference and allochthonous nutrient input. *Ecological Complexity* 7:107-114.
- Flecker, A. S. 1996. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology* 77:1845-1854.
- Garcez, R., D. Calcagnotto & L. F. De Almeida-Toledo. 2011. Population structure of the migratory fish *Prochilodus lineatus* (Characiformes) from rio Grande basin (Brazil), an area fragmented by dams. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 21:268-275.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Torrey Botanical Club Bulletin* 53:7-26.
- Hall, R. O., G. E. Likens & H. M. Malcom. 2001. Trophic Basis of Invertebrate Production in 2 Streams at the Hubbard Brook Experimental Forest. *Journal of the North American Benthological Society* 20:432-447.
- Hector, A., J. Joshi, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, E. M. Spehn, L. Wacker, M. Weilenmann, E. Bazeley-White, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, P. W. Leadley, M. Loreau, C. P. H. Mulder, C. NessHover, C. Palmborg, D. J. Read, A. S. D. Siamantziouras, A. C. Terry, and A. Y. Troumbis. 2007. Biodiversity and ecosystem functioning: reconciling the results of experimental and observational studies. *Functional Ecology* 21:998-1002.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93, No.870:145-159.
- Jørgensen, S. E. 2002. Explanation of ecological rules and observation by application of ecosystem theory and ecological models. *EcologicalModelling* 158:241-248.
- Jørgensen, S. E., R. Costanza & F.-U. Xu. 2005. *Handbook of Ecological Indicators for Assessment of Ecosystem Health*. CRC Press, Boca Raton, FL 439 pp. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Jørgensen, S. E., H. Mejer & S. N. Nielsen. 1998. Ecosystems as self-organizing critical systems. *EcologicalModelling* 111:261-268.
- Jørgensen, S. E. & F. Muller. 2000. *Handbook of Ecosystem Theories and Management*. Lewis Publishers, Boca Raton, FL.
- Koblitz, R. V. 2003. Cascata trófica e dinâmica de presas de comunidade bêntonica em um trecho de córrego de Mata Atlântica. dissertação de mestrado. Pós-graduação em Biologia, UERJ, Rio de Janeiro.
- Krsulovic, F. A. M. 2004. Avaliação de mecanismos de remoção de perifiton por ninfas de Ephemeroptera em um córrego, Ilha Grande, Brasil. Mestrado. Pós-graduação em Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Lau, D. C. P., K. M. Y. Leung & D. Dudgeon. 2009. Are autochthonous foods more important than allochthonous resources to benthic consumers in tropical headwater streams? *Journal of the North American Benthological Society* 28:426-439.
- Leigh, C., M. A. Burford, F. Sheldon & S. E. Bunn. 2010. Dynamic stability in dry season food

- webs within tropical floodplain rivers. *Marine and Freshwater Research* 61:357-368.
- Leigh, E. G. 1999. *Tropical Forest Ecology : A View from Barro Colorado Island*. Oxford University Press, Oxford and New York.
- Likens, G. E., F. H. Borman, R. S. Pierce & W. A. Reiners. 1978. Recovery of a deforested ecosystem. *Science* 199:492-496.
- Lima, V. N. d. 2009. Estudos de estruturas tróficas e de impactos antropogênicos de córregos do sistema hidrográfico Guapi-Macacu usando isótopos estáveis. Dissertação de Mestrado. Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418.
- Loreau, M., S. Naeem & P. Inchausti, editors. 2002. *Biodiversity and Ecosystem Functioning Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, Oxford.
- MacArthur, R. H. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101:377-385.
- Magalhães-Fraga, S. A. P. 2002. Efeitos do Impacto por Esgoto Doméstico na Decomposição e Fauna Associada em Tres Rios do Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ. Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre, ICB, Universidade Federal de Minas Gerais.
- March, J. G. & C. M. Pringle. 2003. Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico. *Biotropica* 35:84-93.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist* 97:357-374.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in ecological theory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Marques, J. C., M. A. Pardal, S. N. Nielsen & S. E. Jørgensen. 1997. Analysis of the properties of exergy and biodiversity along an estuarine gradient of eutrophication. *Ecological Modelling* 102:155-167.
- Marquet, P. A. & M. F. Fox. 1997. Southern temperate biota and ecosystems: past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution* 12:294-295.
- May, R. M. 1973. *Stability and diversity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- Motta, R. L. & V. S. Uieda. 2005. Food web structure in a tropical stream ecosystem. *Austral Ecology* 30:58-73.
- Moulton, T. P. 1998. Saúde e integridade do ecossistema e o papel dos insetos aquáticos. Pages 123-140 in J. L. Nessimian and A. L. Carvalho, editors. *Insetos Aquáticos*. Oecologia Brasiliensis, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, Brazil.
- Moulton, T. P. 1999. Biodiversity and ecosystem functioning in conservation of rivers and streams. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 9:573-578.
- Moulton, T. P. 2001. Beyond monitoring -- the understanding of biodiversity and ecosystem functioning in streams of the Atlantic Rainforest, Brazil. *Third Australian Stream Management Conference proceedings: the value of health streams*:441-445.
- Moulton, T. P., S. Magalhães-Fraga, E. Brito & F. Barbosa. 2010a. Macroconsumers are more important than specialist macroinvertebrate shredders in leaf processing in urban forest streams of Rio de Janeiro, Brazil. *Hydrobiologia* 638:55-66.
- Moulton, T. P. & S. A. Magalhaes. 2003. Responses of leaf processing to impacts in streams in Atlantic rain forest, Rio de Janeiro, Brazil--a test of the biodiversity-ecosystem functioning relationship? *Brazilian journal of biology = Revista brasileira de biologia* 63:87-95.
- Moulton, T. P., M. L. Souza, R. M. L. Silveira & F. A. M. Krsulovic. 2004. Effects of ephemeropterans and shrimps on periphyton and sediments in a coastal stream (Atlantic

- forest, Rio de Janeiro, Brazil). *Journal of the North American Benthological Society* 23:868-881.
- Moulton, T. P., M. L. Souza, R. M. L. Silveira, F. A. M. Krsulović, M. P. Silveira, J. C. F. d. Assis & C. N. Francischetti. 2010b. Patterns of periphyton are determined by cascading trophic relationships in two neotropical streams. *Marine and Freshwater Research* 61:57-64.
- Moulton, T. P., M. L. Souza, T. L. Walter & F. A. M. Krsulović. 2009. Patterns of periphyton chlorophyll and dry mass in a neotropical stream: a cheap and rapid analysis using a handheld fluorometer. *Marine and Freshwater Research* 60:224-233.
- Moulton, T. P., M. L. d. Souza & A. F. d. Oliveira. 2007. Conservation of catchments: some theoretical considerations and case histories from Rio de Janeiro. *Neotropical Biology and Conservation* 2:28-35.
- O'Neill, R. V. 2001. Is it time to bury the Ecosystem concept? (With full military honors, of course!). *Ecology* 82:3275-3284.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262-270.
- Odum, E. P. 1971a. *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders, Philadelphia.
- Odum, H. T. 1971b. *Environment power and society*. Wiley Interscience, New York.
- Odum, H. T. & R. F. Pigeon. 1970. *A Tropical Rain Forest; a Study of Irradiation and Ecology at El Verde, Puerto Rico*. United States Atomic Energy Commission, National Technical Information Service, Washington DC.
- Pascual, M. & J. A. Dunne, editors. 2006. *Ecological networks: linking structure and dynamics in food webs*. Oxford University Press, New York.
- Peckarsky, B. L., P. A. Abrams, D. I. Bolnick, L. M. Dill, J. H. Grabowski, B. Luttbeg, J. L. Orrock, S. D. Peacor, E. L. Preisser, O. J. Schmitz & G. C. Trussell. 2008. Revisiting the classics: considering nonconsumptive effects in textbook examples of predator-prey interactions. *Ecology* 89:2416-2425.
- Peckarsky, B. L., C. A. Cowan, M. A. Penton & C. Anderson. 1993. Sublethal consequences of stream-dwelling predatory stoneflies on mayfly growth and fecundity. *Ecology* 74:1836-1846.
- Peterson, B. J., R. W. Howarth & R. H. Garritt. 1985. Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science* 227:1361-1363.
- Power, M. E., W. J. Matthews & A. J. Stewart. 1985. Grazing minnows, piscivorous bass, and stream algae: dynamics of a strong interaction. *Ecology* 66 No. 5:1448-1456.
- Pringle, C. M. & G. A. Blake. 1994. Quantitative effects of atyid shrimp (Decapoda: Atyidae) on the depositional environment in a tropical stream: Use of electricity for experimental exclusion. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51:1443-1450.
- Pringle, C. M. & T. Hamazaki. 1998. The role of omnivory in a Neotropical stream: separating diurnal and nocturnal effects. *Ecology* 79:269-280.
- Pringle, C. M., N. Hemphill, W. H. McDowell, A. Bednarek & J. G. Marsh. 1999. Linking species and ecosystems: different biotic assemblages cause instream differences in organic matter. *Ecology* 80:1860-1872.
- Rapport, D. J., R. Costanza & A. J. McMichael. 1998. Assessing ecosystem health. *Trends in Ecology and Evolution* 13:397-402.
- Reice, S. R. & M. Wohlenberg. 1993. Monitoring freshwater benthic macroinvertebrates and benthic processes: measures for assessment of ecosystem health. Pages 287-305 in D. M. Rosenberg and H. Resh Vincent, editors. *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. Chapman & Hall, New York.

- Rezende, C. F., É. M. P. Caramaschi & R. Mazzoni. 2008. Fluxo de energia em comunidades aquáticas, com ênfase em ecossistemas lóticos. *Oecol. Bras.* 12:626-639.
- Rezende, C. F. & R. Mazzoni. 2006. Disponibilidade e uso de recursos alóctones por *Bryconamericus microcephalus* (Miranda-Ribeiro) (Actinopterygii, Characidae), no córrego Andorinha, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23:218-222.
- Risser, P. G. 1995. Biodiversity and ecosystem function. *Conservation Biology* 9:742-746.
- Romanuk, T. N., Y. Zhou, U. Brose, E. L. Berlow, R. J. Williams & N. D. Martinez. 2009. Predicting invasion success in complex ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:1743-1754.
- Sagoff, M. 1995. Carrying capacity and ecological economics. *BioScience* 45 610-620.
- Sagoff, M. 2003. The plaza and the pendulum: two concepts of ecological science. *Biology and Philosophy* 18:529-552.
- Sagoff, M. 2008. *The economy of the earth: philosophy, law, and the environment.* 2 edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schmitz, O. J. 1997. Press perturbations and the predictability of ecological interactions in a food web. *Ecology* 78:55-69.
- Schwartz, M. W., C. A. Brigham, J. D. Hoeksema, K. G. Lyons, M. H. Mills & P. J. Mantgem van. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122:297-305.
- Scrimgeour, G. J., J. M. Culp, M. L. Bothwell, F. J. Wrona & M. H. McKee. 1991. Mechanisms of algal patch depletion: importance of consumptive and non-consumptive losses in mayflydiatom systems. *Oecologia* 85:343-348.
- Shrader-Frechette, K. & E. D. McCoy. 1993. *Method in Ecology.* Cambridge University Press., Cambridge.
- Silveira, R. M. L. 2002. Modelo de matriz de comunidade em um córrego de Mata Atlântica. Programa de Pós-graduação em Biociências, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Silveira, R. M. L. & T. P. Moulton. 2000. Modelling the food web of a stream in Atlantic forest. *Acta Limnologica Brasiliensia* 12:63-71.
- Slobodkin, L. B. & S. Richman. 1960. The availability of a miniature bomb calorimeter for ecology. *Ecology* 41:784-784.
- Smith, M. J. & A. W. Storey. 2001. Design and Implementation of Baseline Monitoring (DIBM3) - Final Report. South East Queensland Region Water Quality Management Strategy, Brisbane.
- Solé, R. V. & J. Bascompte. 2006. *Self-organization in complex ecosystems.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Souza, M. L. d. 2002. Desenvolvimento de sistemas de exclusão elétrica e o papel funcional de camarão em um córrego da Mata Atlântica. Pósgraduação em Biologia, Área de Concentração em Ecologia, UERJ.
- Souza, M. L. d. & T. P. Moulton. 2005. The effects of shrimps on benthic material in a Brazilian island stream. *Freshwater Biology* 50:592-602.
- Spohn, E. M., A. Hector, J. Joshi, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, E. Bazeley-White, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Höglberg, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, J. Koricheva, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, C. Palmberg, J. S. Pereira, A. B. Pfisterer, A. Prinz, D. J. Read, E.-D. Schulze, A.-S. D. Siamantziouras, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi & J. H. Lawton. 2005. ECOSYSTEM EFFECTS OF BIODIVERSITY MANIPULATIONS IN EUROPEAN GRASSLANDS.

- Ecological Monographs 75:37-63.
- Suter, G. W. 1993. A critique of ecosystem health concepts and indexes *Environ. Toxicol. Chem.* 12:1533–1539.
- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16:284-307.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.
- Uieda, V. S. & R. L. Motta. 2007. Trophic organization and food web structure of southeastern Brazilian streams: a review. *Acta Limnol. Bras.* 19:15-30.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell & C. E. Cushing. 1980. River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:130-137.
- Visoni, S. B. C. & T. P. Moulton. 2003. Effects of shrimp on periphyton and sediments in Atlantic forest streams: an exclusion experiment. *Acta Limnologia Brasiliensia* 15:19-26.
- Walters, C., V. Christensen & D. Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7, 139–172. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7:139-172.
- Walters, C., D. Pauly & V. Christensen. 1999. Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems* 2:539-554.
- Webster, J. R., E. F. Benfield, T. P. Ehrman, M. A. Schaeffer, J. L. Tank, J. J. Hutchens & D. J. D'Angelo. 1999. What happens to allochthonous material that falls into streams? A synthesis of new and published information from Coweeta. *Freshwater Biology* 41:687-705.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York.
- Wicklum, D. & R. W. Davies. 1995. Ecosystem health and integrity? . *Can. J. Bot.* 73:997–1000.

Capítulo 6

O paradoxo Ártico: A foz dos estuários dos rios árticos e dos rios semiáridos são semelhantes? O que os rios árticos têm em comum com os rios do semiárido do NE quando chegam ao mar

*Luiz Drude de Lacerda
Rozane Valente Marins
Francisco José da Silva Dias*

Introdução

Estuários localizados em planícies costeiras atuam como armadilhas naturais que “capturam” os materiais continentais transportados pelos rios. De maneira geral, a declividade mais suave da faixa litorânea resulta na formação de extensas áreas estuarinas e deltaicas nas quais, em grande parte, o tempo de residência das águas é maior. Isto acontece por meio do aumento da capacidade sedimentação de partículas transportadas em suspensão e por uma intensificação da reatividade dos compostos químicos presentes na água (Kjerfve 1994). Na maioria dos estuários de regiões úmidas, o tempo de residência da massa de água estuarina varia sazonalmente de acordo com a dimensão do volume do aporte fluvial. Entretanto, sempre existe um fluxo positivo em direção ao mar, isto é, uma exportação líquida de materiais continentais para os oceanos.

Durante o transporte na interface continente-oceano podem ocorrer transformações biogeoquímicas significativas de materiais. Porém, a intensidade destas relaciona-se ao tempo residência da massa de água estuarina, onde a dinâmica das condições hidroquímicas e hidrodinâmicas são mais complexas. Devido ao tempo de residência da água relativamente mais curto, na maioria dos estuários em áreas úmidas, a intensidade dos processos de alteração química e mesmo a incorporação biológica é menor. Na verdade, os principais processos responsáveis pela alteração na concentração de substâncias nestas áreas estuarinas relacionam-se a fenômenos de deposição e sedimentação. No que tange ao transporte de contaminantes de origem continental, os processos dominantes na interface terra-mar em regiões úmidas, com exceção de sistemas lagunares ou de baías e outras feições geomorfológicas costeiras, que têm fluxos horizontais naturalmente restritos, faz com que a resposta ao aporte de contaminantes nos compartimentos marinhos adjacentes (isto é; alterações na concentração de referência nestes compartimentos) seja relativamente proporcional à magnitude das cargas afluentes. Por exemplo, no litoral sudeste brasileiro caracterizado por rios perenes e pela elevada pluviosidade, a assinatura de materiais continentais enriquecidos com o mercúrio (Hg), originados no Rio Paraíba do Sul, pode ser identificada em sedimentos de fundo até o talude da plataforma continental (Lacerda et al. 1993). A variação das concentrações de Hg nos sedimentos desta área da plataforma continental brasileira pode ser explicada quase que totalmente pela diluição dos sedimentos terrígenos enriquecidos em Hg, nos sedimentos marinhos relativamente mais empobrecidos deste elemento (Lacerda et al. 2004). As concentrações de outros metais, em sedimentos de fundo e no material particulado em suspensão ao longo da interface terra-mar neste setor do litoral brasileiro, são geralmente proporcionais à quantidade e origem do material transportado pelos rios (Carvalho et al. 1999, Molisani et al. 1999, Salomão et al. 2001). Assim, quando da redução das cargas afluentes, a contaminação por metais no ambiente costeiro adjacente tende também a diminuir, tornando relativamente eficiente o controle das emissões de fontes poluidoras.

A Figura 15 mostra a distribuição de Hg em sedimentos de fundo coletados na pluma do Rio Paraíba do Sul, litoral norte do Estado do Rio de Janeiro. A redução das concentrações de metal a partir do final da década de 1980 mostra claramente o impacto das políticas de redução de emissões implementadas no Estado nas décadas de 1970 e 1980. Neste período ocorreu a proibição do uso de Hg na agricultura de cana de açúcar, principal fonte deste metal na região, e a implantação de sistemas de tratamento e redução de emissões no parque industrial do vale do Rio Paraíba do Sul. Esse resultado corrobora a discussão anterior sobre a resposta relativamente direta à variação das cargas em regiões estuarinas onde condições úmidas resultam em menor tempo de residência da água nos estuários e, portanto, uma transferência quase direta do *runoff* continental para o oceano.

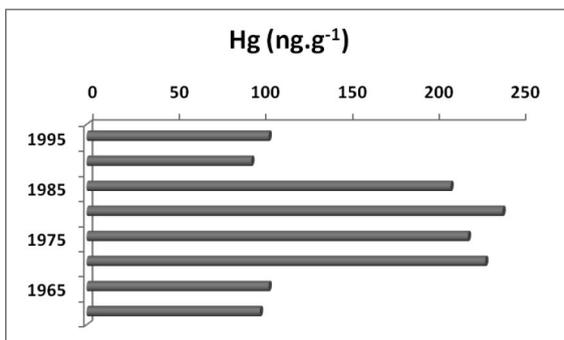


Figura 15: Distribuição de Hg em testemunho datado de sedimento de fundo de plataforma continental coletado na área da pluma do Rio Paraíba do Sul, RJ. Adaptado de Lacerda et al. (1993).

A transferência de materiais na interface continente-oceano Ártico

As condições de regiões costeiras úmidas embora sejam tão favoráveis ao controle da poluição, não se repetem em algumas outras situações específicas. Na região polar ártica, a hidrodinâmica típica dos grandes rios que fluem para o norte em direção ao oceano, mostra que após o longo período onde o rio é barrado pelo gelo costeiro ocorre, durante a primavera, o degelo anual nas cabeceiras que gera um grande fluxo de água que atinge as zonas ainda congeladas no delta e estuário. Ao encontrar as superfícies de gelo este fluxo é parcialmente barrado resultando em um refluxo da água que aumenta o volume dos canais e inunda lagos e planícies marginais. No verão, após a ocorrência do pico de inundação e o degelo das águas da região costeira, o nível dos canais fluviais diminui e a água retida nos lagos e planícies inundadas no delta e no estuário reflui para a calha do rio e chega ao oceano. Dependendo da altitude relativa dos lagos em relação à do ao rio e da magnitude dos fluxos em relação à dinâmica anual do congelamento, o tempo de residência da massa de água (TR) na região do delta e estuário varia. Áreas mais afastadas do rio podem permanecer alagadas por períodos mais longos que aquelas mais próximas que drenam mais rapidamente quando da liberação do fluxo fluvial para o mar. A Figura 16 representa a dinâmica das águas continentais na interface continente-oceano nas regiões polares árticas.

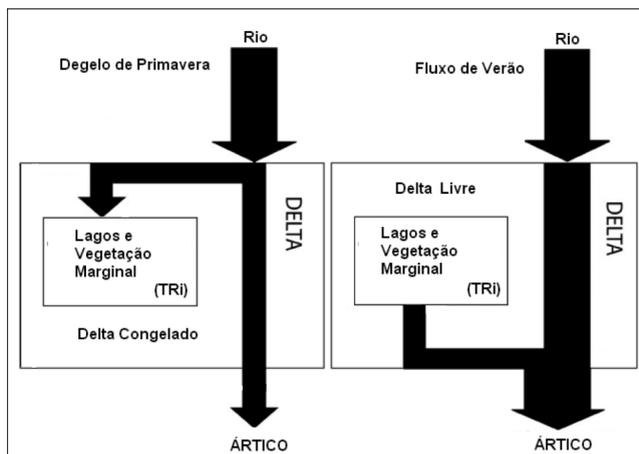


Figura 16. Dinâmica hidrológica na interface continente-oceano em rios que deságuam no Oceano Ártico, modificado de Graydon et al. (2009).

A partir do modelo da Figura 16 é óbvio inferir que o tempo de residência da massa de água estuarina pode ser afetado por meio de variações ambientais ocorrentes na bacia de drenagem e no mar. Por exemplo, a diminuição do volume do fluxo fluvial como resultado da captação de águas, pode resultar em um TR mais longo, devido à maior dificuldade de quebrar o gelo na região do delta. Por outro lado, um aumento no *runoff* continental, como por exemplo, devido a maior intensidade do degelo causado pelo aquecimento global, poderá resultar em um menor tempo de residência da massa de água na interface continente-oceano e em transferência mais direta dos materiais continentais para o oceano. Da mesma forma, áreas mais afastadas da calha principal poderão permanecer alagadas por um tempo bem maior, inclusive em períodos plurianuais, dependendo do volume de água de degelo. No entanto, áreas mais próximas ao rio apresentarão um tempo de residência menor.

O padrão hidrodinâmico típico afeta a reatividade do Hg na interface continente-oceano na região Ártica. Graydon et al. (2009) mostrou variações sazonais significativas nas concentrações e na especiação de Hg em águas do rio Mackenzie, no ártico Canadense, em sua região deltaica e estuarina. No início do período de inundação, tanto as concentrações de Hg total quanto as de metil-Hg foram semelhantes em lagos marginais e na calha principal do rio. Entretanto, ao longo do verão, enquanto que os lagos que permaneceram conectados ao rio não alteraram suas concentrações, os lagos com ligações mais restritas tiveram as concentrações de metil-Hg e, particularmente do percentual desta espécie, no conteúdo total de Hg presente na água, um excelente indicador da capacidade de metilação e consequentemente da biodisponibilidade bastante aumentados.

A eficiência da metilação depende de diversos fatores ambientais, tais como temperatura, atividade bacteriana, disponibilidade de carbono orgânico dissolvido, entre outros fatores (Kainz et al. 2003). Todos são afetados pelo tempo de residência das águas nas áreas inundadas. Quanto maior o tempo de residência maior a temperatura, a produção de carbono orgânico dissolvido e a produtividade e consequentemente maior

será a intensidade de metilação (Kirk & St. Louis 2009). No caso do rio Mackenzie, descrito acima, o percentual de metil-Hg exportado para o oceano ártico mostrou um aumento de cerca de 1% para 8% do Hg total respectivamente na água entrando na região estuarina e na área saindo do estuário para o mar, embora quantitativamente, o fluxo total de Hg não tenha sido significativamente afetado pela passagem pela região deltaica e estuarina (Graydon et al. 2009).

Outros estudos também realizados no Oceano Ártico têm confirmado baixa correlação entre as concentrações observadas em sedimentos e compartimentos biológicos e as emissões antrópicas deste metal. Isto sugere que há um controle mais complexo das concentrações finais, provavelmente bem mais associado à biogeoquímica da interface continente-oceano (Carrie et al. 2010). Embora as emissões antrópicas de Hg para as bacias de drenagem e até mesmo a deposição atmosférica tenham permanecido estáveis ou mesmo diminuído em toda a região do Oceano Ártico, concentrações de Hg em sedimentos e na biota marinha apresentam têm aumentado, particularmente nos últimos 20 anos. Por exemplo, desde 1982 ocorreu um aumento de até 4 vezes na concentração de Hg em fígado de baleias beluga no Mar de Beaufort; concentrações de até 200 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ foram medidas em focas aneladas na mesma região. Concentrações desta magnitude põem também em risco as populações humanas que exploram estes recursos (Leitch et al. 2007).

A complexidade dos mecanismos biogeoquímicos responsáveis pela exportação de Hg de origem continental para o Oceano Ártico e sua eventual incorporação pela biota torna extremamente difícil o controle da contaminação e impede a previsão da ocorrência de níveis críticos do contaminante. Por outro lado, torna a mobilização do Hg muito mais dependente das variações ocorrentes nas bacias de drenagem e na região costeira, seja estas originárias por meio de alterações regionais dos usos dos solos e/ou por meio de mudanças climáticas globais.

A transferência de materiais na interface continente-oceano no nordeste semiárido brasileiro

A costa litorânea nordeste oriental do Brasil inclui o Ceará e parte da costa do Piauí e Rio Grande do Norte, mas difere do restante do litoral brasileiro por estar sob a influência do clima semiárido. Esta porção da costa do Brasil se estende praticamente paralela à linha do Equador por cerca de 1.040 km entre o a Foz do Rio Parnaíba, PI (3,00 S; 41,50 W) e o Cabo de São Roque, em Maxaranguape, RN (5,1° S; 35,50 W), correspondendo a Sub-região 40^a do GIWAS (*Global International Water Assessment*) (Marques et al. 2004). O clima ali é caracterizado por duas estações climáticas bem definidas, cuja magnitude depende da posição da Zona de Convergência Inter-Tropical (faixa chuvosa que se expande sobre o Oceano Atlântico), que por sua vez é afetada pela intensidade do El Niño e La Niña. O período chuvoso, relativamente curto de 4 meses, marcado por ventos pouco intensos e baixa taxa de evaporação, atinge seu máximo entre março e abril, quando a zona de convergência intertropical está em sua posição mais ao sul. O período seco, geralmente mais longo de oito meses, com taxa de evaporação e velocidade do vento elevadas, tem seu máximo entre setembro e outubro, quando a zona de convergência intertropical atinge sua posição mais ao norte (Maia et al. 2005). A pluviosidade anual varia de até 1.000 mm ao longo da costa a menos de 400 mm no interior, a poucos quilômetros do litoral. Outra característica é a grande variabilidade inter-anual da pluviosidade com índice de 0,36 (considera-se elevado um índice >0,3 -

<0,4) e uma elevada evaporação anual potencial de até 2.300 mm (Gaiser et al. 2003).

As feições dominantes do litoral são as praias arenosas, muitas vezes flanqueadas por recifes de algas calcárias e sedimentos praias consolidados (*beach rocks*), falésias, recortadas diretamente na Formação Barreiras (Dominguez 2009). Além disso, há a presença marcante de diversos tipos de dunas, principalmente as móveis “barcanas” e “barcanóides” (lençóis de areia), e as do tipo “parabólica”, fixadas por vegetação (Maia et al. 2005). Os manguezais dominam a foz dos principais rios e têm extensão total de 224 km². Além disso, estão se expandindo para o interior ao longo das regiões estuarinas (Maia et al. 2006).

A área total da bacia do Atlântico Nordeste Oriental, que engloba esta porção de litoral semiárido, é de aproximadamente 195.000 km². Apresenta uma descarga total de água doce de apenas 13.000 km³ e vazão fluvial média de 590 m³.s⁻¹ e uma vazão media fluvial por unidade de litoral de apenas 0,6m³.s⁻¹.km⁻¹ (ANA 2008, Knoppers et al. 2009). O litoral encontra-se sob regime de mesomarés (2 – 4 m de amplitude) e influência da Corrente Norte do Brasil. A área total da plataforma continental é de 48.345 km² e se estende de 35 a 90 km. As águas são tipicamente oligotróficas com concentração de clorofila de 0,05 a 0,8 mg.m⁻³ e uma produção primária de 0,03 a 0,2 gC.m⁻².dia⁻¹ (Jennerjahn et al. 2010).

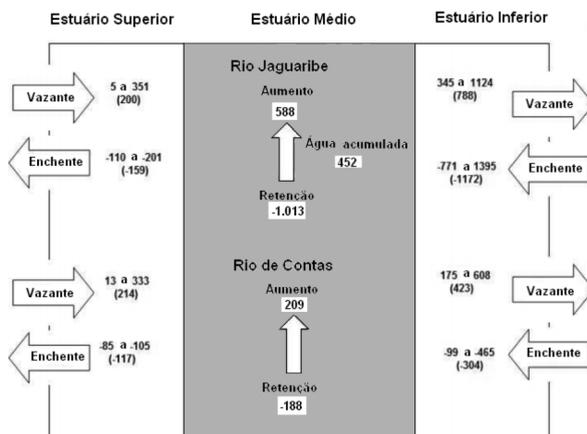


Figura 17. Balanço de água nos estuários do Rio Jaguaribe (CE) e de Contas (BA). Modificado de Dias et al. (2011).

O fluxo fluvial transportado ao mar depende da climatologia anual. Em anos normais, a pluviosidade sobre a bacia semi-árida na estação chuvosa é baixa (c.a. 60 mm/mês) diminuindo para menos de 20 mm/mês na estação seca. Em anos com eventos ENSO extremos (frequência de 2-3 por década) a pluviosidade na estação chuvosa pode atingir até 200 mm/mês e zero mm/mês na estação seca. Balanços de água realizados no estuário do Rio Jaguaribe em dois anos climatológicos (extremo e normal) caracterizam estes dois momentos do ciclo hidrológico do semiárido. Durante o período extremo, na estação chuvosa o Rio Jaguaribe se comporta como um rio de zona úmida com um fluxo positivo de água para o oceano. Na estação seca o balanço é negativo com uma

acumulação de água na região estuarina (Dias et al. 2009). A intensidade dos eventos ENSO irá em princípio controlar a intensidade dos fluxos.

A Figura 17 apresenta uma comparação dos fluxos fluviais e de maré entre um rio de zona úmida (Rio de Contas, litoral sul da Bahia) com o rio Jaguaribe. É evidente a capacidade do rio do semi-árido de reter em seu estuário, por períodos relativamente longos de tempo, uma fração apreciável da água que entra tanto do continente quanto do oceano via mares, o contrário do fluxo permanentemente positivo de água e materiais continentais para o mar que ocorre nos rios de zonas úmidas.

Como resultado deste desequilíbrio hídrico e análogo ao que acontece nas regiões marginais de rios que desembocam no Ártico (Figura 18), extensas áreas da região estuarina podem permanecer inundadas durante períodos variáveis de tempo, dependendo da distância relativa em relação ao rio, da topografia e da magnitude dos fluxos fluviais em relação à dinâmica anual do clima. Esta situação favorece o desenvolvimento de condições biogeoquímicas particulares e, da mesma forma que na região Ártica, o Hg pode ser um excelente indicador da dinâmica destes processos.

A manutenção de condições de inundação das áreas marginais durante o período seco, e mesmo em anos de ENSO extremo com El Niño intenso, resulta em tempos de residência muito longos das águas de gambôas de manguezais e afluentes, e cria condições de sub-anoxia e mesmo anoxia liberando carbono orgânico dissolvido previamente acumulado. Sob estas condições, Hg inorgânico (Hg^{2+} reativo) é liberado dos sedimentos para águas intersticiais e se difunde para as águas de superfície (Mounier et al. 2001). Além disso, a metilação do Hg^{2+} pode ser ampliada por meio da atividade de bactérias sulfato redutoras presentes nos sedimentos e favorecida pelas condições de alagamento. O metil-Hg formado pode ser rapidamente incorporado à cadeia biológica, o que tem sido verificado na região Ártica e a elevada produção bacteriana poderá elevar a concentração de complexos orgânicos dissolvidos nas águas represadas que aumentam a solubilidade do Hg^{2+} pela formação de complexos metalorgânicos bastante estáveis (Leitch et al. 2007).

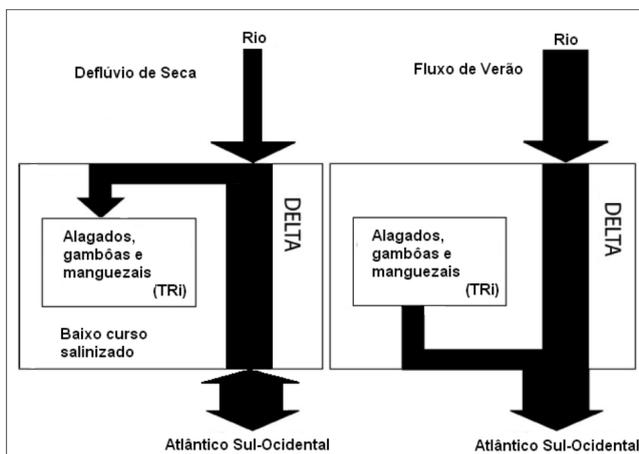


Figura 18. Dinâmica hidrológica na interface continente-oceano de rios do litoral

semiárido do litoral nordeste brasileiro.

Balances preliminares (dados não publicados) do fluxo de Hg, durante ciclos de maré em diferentes anos climatológicos no rio Jaguaribe, sugerem fortemente que o padrão hidrológico descrito acima resulta em uma maior mobilização de Hg dissolvido (reativo e biodisponível) durante anos típicos (seco) quando os tempos de residência da massa de água estuarina são maiores. Por exemplo, no ano típico de 2005, com precipitação igual a zero na estação seca, a concentração de Hg dissolvido nas águas estuarinas variou de 3.9 a 15.4 ng/L, representando até 73% da concentração total (dissolvido + particulado) de Hg na água (7.2 a 21 ng/L). Em 2009, um ano atípico, com elevada pluviosidade (>300 mm/mês) no período chuvoso e o arraste da água estuarina rapidamente para o mar, a concentração de Hg dissolvido nas águas do estuário foi menor que 0.01 ng/L representado um percentual de apenas 0.2% da quantidade total (dissolvido + particulado) de Hg presente na água (1.41 a 6.41 ng/L), amplamente dominada pela fração particulada. Mesmo neste ano atípico, mas na estação seca (<10 mm/mês), embora com concentrações mais baixas que no ano típico de 2005, as concentrações de Hg dissolvido foram maiores que as de Hg particulado, variando de 2.2 a 6.7 ng/L, representando entre 88 e 94% da concentração total (2.4 a 7.1 ng/L).

Os resultados descritos acima sugerem fortemente que o efeito do bloqueio das águas na maior parte do ano devido as condições semi-áridas do nordeste brasileiro, resulta em uma maior disponibilização do Hg, de forma análoga ao fenômeno descrito nos rios que deságuam no Oceano Ártico.

Cenário das alterações regionais e das mudanças climáticas globais

A região Ártica é uma das mais afetadas pelas mudanças climáticas globais. Vários trabalhos recentes têm demonstrado um aumento generalizado da temperatura na região, nas condições de degelo e no tempo de residência de massas de água nas zonas marginais alagadas. Estes fenômenos têm sido relacionados ao aumento da mobilização e incorporação biológica de poluentes incluindo o Hg e hidrocarbonetos policíclicos aromáticos (Carrie et al. 2010).

No caso dos rios do semi-árido, a maior mobilização de formas biodisponíveis de Hg, e talvez de outros contaminantes, é diretamente relacionada ao aumento do tempo de residência da massa de água na região estuarina, permitindo a aceleração dos processos biogeoquímicos de transformação do Hg, particularmente a metilação e a complexação orgânica. A série histórica de vazões, disponibilizada pela Agência Nacional de Águas (ANA 2008) mostra uma redução na contribuição fluvial para a plataforma continental adjacente ao longo da região. Esta diminuição foi inicialmente provocada pelo intenso processo de represamento dos rios para aumentar a disponibilidade de água para a região. Na bacia do Rio Jaguaribe, por exemplo, as descargas fluviais máximas nas décadas de 1960 a 1990 atingiam até $3.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Após a construção e entrada em operação dos grandes reservatórios nesta bacia, as descargas médias caíram para cerca de $25 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, com máximos atingindo apenas $255 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Esta redução foi acompanhada por uma simultânea modificação da biogeoquímica estuarina (Dias et al. 2009, Marins & Lacerda 2007, Marins et al. 2003). A diminuição do *runoff* continental na região do semi-árido do nordeste vem sendo intensificada recentemente pelas mudanças climáticas globais.

A redução das chuvas na região do Nordeste brasileiro foi prevista nos modelos que simulam os efeitos das mudanças climáticas globais sobre climas regionais em

todos os relatórios do IPCC (*Intergovernmental Panel on Climate Change*). Estes modelos prevêem redução de até 20%/década do volume anual de chuvas na região. Para o Ceará, por exemplo, foi calculada uma redução de 6% por década, com base na pluviosidade anual entre 1965 e 2003 (Moncunill 2006). Além da queda suave, mas consistente, do volume anual, os registros revelam ainda uma redução praticamente total das chuvas no auge da estação seca, o que diminui drasticamente a disponibilidade de água para as atividades humanas na bacia e sugere a necessidade da construção de novas barragens e açudes para acumular a água. A combinação da queda na quantidade de chuvas e da construção de barragens terá importantes efeitos na vazão da bacia do rio Jaguaribe.

Simultaneamente à diminuição do *runoff* continental, ocorre também um aumento sensível do nível do mar, tornando mais extrema a forçante marinha sobre a água da plataforma continental e das regiões deltaica e estuarina. Neste cenário, as alterações biogeoquímicas discutidas acima deverão ser maximizadas podendo resultar em aumentos significativos da mobilização de forma reativas e biodisponíveis de contaminantes, em particular de Hg.

Apresentamos aqui a teoria que denominamos de “Paradoxo Ártico”. Esta sugere que mecanismos análogos aos ocorrentes na Região Polar Ártica atuam no litoral semi-árido do nordeste brasileiro. As hipóteses levantadas por meio desta teoria sugerem que o reduzido fluxo fluvial, atualmente em diminuição, alimentado por períodos cada vez mais curtos de chuva, resulta em bloqueios dos fluxos fluviais pela entrada da maré, aumentando o tempo de residência das águas nas regiões estuarinas e deltaicas e conseqüentemente a mobilidade e reatividade de substâncias químicas. Sugerimos pelo menos cinco previsões, passíveis de verificação empírica e não tautológicas que permitirão atestar a plausibilidade das hipóteses geradas pela teoria.

- 1) Em curto a médio prazo os fluxos continentais de substâncias não terão necessariamente alterações quantitativas, porém sofreram alterações qualitativas, com o aumento relativo de espécies mais reativas e biodisponíveis. Os dados preliminares sugerem aumentos relativos nas concentrações de espécies reativas de Hg em períodos secos em relação aos períodos chuvosos. É necessário, entretanto, uma série histórica de pelo menos uma década para substanciar esta evidência.
- 2) O aumento de espécies reativas deverá resultar em um aumento na incorporação biológica. Como no Ártico, isto poderá ser verificado pelo aumento da deposição de contaminantes nos sedimentos, no caso de simultâneo aumento da produtividade primária e conseqüente aceleração no carregamento de partículas orgânicas enriquecidas no contaminante para o fundo, ou pelo aumento direto das concentrações de poluentes em organismos biomonitores.
- 3) O resultado a médio prazo do bloqueio das massas de água é o aumento da intrusão salina e uma maior deposição de material continental na zona estuarina e deltaica: mapeamentos dos manguezais em diversos estuários do semi-árido têm mostrado uma expansão dessas florestas em direção ao interior além de um aumento na área de ilhas nos estuários e o alargamento de praias fluviais. É necessário, entretanto, verificar se está ocorrendo uma expansão da influência oceânica sobre as águas da plataforma continental.

Estudos preliminares já se encontram em andamento e sugerem a ocorrência deste fenômeno.

- 4) Poderá ocorrer um aumento da produção de carbono orgânico dissolvido originado na oxidação incompleta da matéria orgânica pela redução dissimilatória de sulfetos por bactérias sulfato redutoras nas áreas que permanecem alagadas por maior período de tempo. Isto poderá gerar uma alteração do espectro de peso molecular da matéria orgânica dissolvida e no aumento de formas organo-metálicas na especiação dos metais nas águas estuarinas, tanto superficiais quanto intersticiais.
- 5) Poderá ocorrer um aumento líquido da exportação de forma biodisponíveis de poluentes para o oceano em uma escala de décadas.

Agradecimentos:

O Paradoxo Ártico não surgiu de estalo. Antes, resultou de discussões entre os autores e outros colegas envolvidos no estudo da transferência de materiais na interface continente-oceano no âmbito dos projetos CNPq - Instituto do Milênio (www.institutomilenioestuarios.com.br) e CNPq – INCT-TMCOcean (www.incttmcocean.com.br). Agradecemos em especial ao Prof. Rogério Parentoni Martins por comentários em versão preliminar deste trabalho.

Referências

- ANA. 2008. Agencia Nacional de Águas. Vazões históricas. www.hidroweb.ana.gov.br/estacao
- Carrie, J., Wang, F., Sanei, H., Macdonald, R.W., Outridge, P.M. & Stern, G.A. 2010. Increasing contaminant burdens in and Arctic fish, Burbot (*Lota lota*), in a warming climate. *Environmental Science & Technology*, 44: 316-322.
- Carvalho, C.E.V., Ovalle, A.R.C., Rezende, C.E., Molisani, M.M., Salomão, M.S.M.B. & Lacerda, L.D. 1999. Seasonal variation of particulate heavy metals in the Lower Paraíba do sul river, R.J, Brazil. *Environmental Geology*, 37: 292-302.
- Dias, F.J.S., Marins, R.V.; Maia, L.P. 2009. Hydrology of a well-mixed estuary at the semi-arid Northeastern Brazilian coast. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 21: 377-385.
- Dias, F.J.S., Lacerda, L.D., Marins, R.V. & de Paula, F.C.F. 2011. Comparative analysis of rating curve and adp estimates of instantaneous water discharge through estuaries in two contrasting Brazilian rivers. *Hydrological Processes* (in press).
- Dominguez, J.M.L. 2009. The coastal zone of Brazil. In: Dillemburg, S.R. & Hesp, P.A. (eds.), *Geology and Geomorphology of Holocene Coastal Barriers of Brazil*. Lecture Notes in Earth Sciences, Springer-Verlag, Berli, p: 17-51.
- Gaiser, T.; Krol, M.S.; Frischkorn, H. & Araujo, J.C. 2003. Global change and regional impacts: water availability and vulnerability of ecosystems and society in the semiarid Northeast of Brazil. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag, 428 pp.
- Graydon, J.A., Emmerton, C.A., Lesack, L.F.W. & Kelly, E.N. 2009. Mercury in the Mackenzie River delta and estuary: Concentrations and fluxes during open-water conditions. *Science of the Total Environment*, 407: 2980-2988.
- Jennerjahn, T.C.; Knoppers, B.A.; Souza, W.L.F.; Carvalho, C.E.V.; Mollenhauer, G.; Hübbner, M. & Ittekkot, V. 2010. The tropical Brazilian continental margin. In: Liu, K-K.; Atkinson, L.; Quiñones, R. & Talaue-McManus, L. (ed.), *Carbon and nutrient fluxes in continental margins: A global synthesis*. Springer Verlag, Berlin, p: 427-442.
- Kainz, M., Lucotte, M., Parrish, C.C. 2003. Relationship between organic matter composition and

- methyl mercury content of offshore and carbon-rich littoral sediments in an oligotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60: 888-896.
- Kirk, J.L. & St. Louis, V.L. 2009. Multiyear total and methyl mercury exports from two major sub-arctic rivers draining Hudson Bay, Canada. *Environmental Science & Technology*, 43: 2254-2261.
- Kjerfve, B. 1994. *Coastal Lagoons Processes*. Elsevier Oceanographic Ser. n° 60. Elsevier Co., Amsterdam.
- Knoppers, B.; Souza, W.F.L.; Ekau, W.; Figueiredo, A.G.; Gomes, A.S. 2009. A interface terra-mar do Brasil. In: Crespo, R.P. & Soares-Gomes, A. (eds.), *Biologia Marinha*, Ed. Interciência, Rio de Janeiro, Cap. 15, p: 529-553.
- Lacerda, L.D., Rezende, C.E., Ovalle, A.R., Carvalho, C.E. 2004. Mercury distribution in continental shelf sediments from two offshore oil fields in southeastern Brazil. *Bulletin of Environmental Contamination & Toxicology*, 72: 178-185.
- Lacerda, L.D.; Carvalho, C.E.V.; Rezende, C.E. & Pfeiffer, W.C. 1993. Mercury in sediments from the Paraíba do Sul River continental shelf, SE-Brazil. *Marine Pollution Bulletin*, 26: 220-222.
- Leitch, D.r., Carrie, J., Lean, D., Macdonald, R.W., Stern, G.A. & Wang, F. 2007. The delivery of mercury to the Beaufort Sea of the Arctic Ocean by the Mackenzie River. *Science of the Total Environment*, 373: 178-195.
- Maia, L.P., Freire, G.S.S., Lacerda, L.D. 2005. Accelerated dune migration and sand transport during El Niño events along the NE Brazilian coast. *Journal of Coastal Research*, 21: 1121-1126.
- Maia, L.P.; Lacerda, L.D.; Monteiro, L.H.U. & Souza, G.M. 2006. *Atlas dos Manguezais do Nordeste do Brasil: Avaliação das Áreas de Manguezais dos Estados do Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba e Pernambuco*. SEMACE, Fortaleza, 125 p.
- Marins, R. V.; L. D. Lacerda. 2007. Summary of Drivers, Pressures and Environmental Impacts in the Jaguaribe River Estuary, NE Brazil. *Boletim Estuários*, no. 7, www.institutomilenioestuarios.com.br, 4p.
- Marins, R. V.; Lacerda, L. D.; Abreu, I. M.; Dias, F. J. S. 2003. Efeitos da açudagem no rio Jaguaribe. *Ciência Hoje*, 33: 66-70.
- Marques, M., Knoppers, B.A., Lana, P., Abdallah, A.E., Pollette, M. 2004. *Brazil Current*. GIWA Regional Assessment, no. 39, University of Kalmar/UNEP, UNEPGIWA International Report, 192 p.
- Molisani, M.M., Salomão, M.S.M.B., Ovalle, A.R.C., Rezende, C.E., Lacerda, L.D. & Carvalho, C.E.V. 1999. Heavy metals in sediments of the lower Paraíba do Sul River and estuary, Southeastern Brazil. *Bulletin of Environmental Contamination & Toxicology*, 63: 682-690.
- Moncunill, D.F. 2006. the rainfall trend over Ceará and its implications. *Proceedings of the 8th ICSHMO*, Foz do Iguaçu, INPE, p. 315-323
- Mounier, S., Lacerda, L.D., Marins, R.V., Benaim, J. 2001. Copper and mercury complexing capacity of organic matter from a mangrove mud flat environment (Sepetiba Bay, Brazil). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 67: 519-525.
- Salomão, M.S.M.B., Molisani, M.M., Ovalle, A.R.C., Rezende, C.E., Lacerda, L.D. Carvalho, C.E.V. 2001. Particulate heavy metal transport in the lower Paraíba do Sul River basin, southeastern Brazil. *Hydrological Processes*, 15: 587-593.



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ



Organizadores:

Francisco Carlos Barboza Nogueira

Carla Ferreira Rezende

Rafael Dias Loyola

Rogério Parentoni Martins