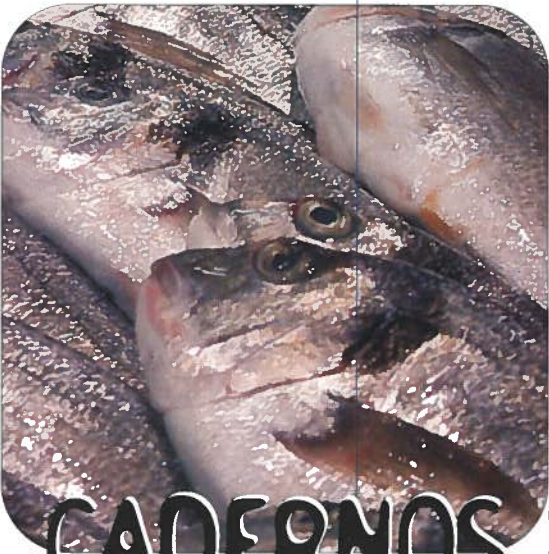


estudo dos ecossistemas  
evolução da resistência  
aquicultura



**CADERNOS DE ECOLOGIA**

## ***Cadernos de Ecologia***

### ***Conselho Editorial***

SPECO

### ***Director Editorial***

Maria Amélia Martins-Loução

### ***Projecto Gráfico***

Rocha & Loução

### ***Autores neste Número***

Maria Amélia Martins-Loução

Margarida Matos

Teresa Avelar

Maria Teresa Dinis

### ***Apreiação e Revisão Técnica***

Paula Sobral

Fernando Catarino

Helena Freitas

Manuel do Carmo Gomes

Carlos Almaça

Maria Amélia Martins-Loução

### ***Execução Gráfica***

Magnicópia, Lda.

### ***Impressão e Acabamento***

Magniprinte

Artes Gráficas, Lda.

Centro Empresarial Quinta da Mata

Sete Casas -Loures

Tel.: 21 98211 74 - Fax: 21 988 86 71

### ***Depósito Legal***

129 347/98

### ***ISBN***

972-95705-4-X

### ***Tiragem***

1000 exemplares

Dezembro de 2001

### ***Sociedade Portuguesa de Ecologia***

Museu Laboratório e Jardim Botânico

Rua da Escola Politécnica, 58

1250-102 Lisboa

Tel/Fax: 213954173

email: [speco@fc.ul.pt](mailto:speco@fc.ul.pt)

<http://gasa3.dcea.fct.unl.pt/speco>

### ***Apoios***

FCT - Fundação para a Ciência e Tecnologia

Dept. Ensino Secundário. Ministério da Educação

Grupo Portucel Soporcel

## Índice

### Editorial

Conceito e terminologias no estudo do ecossistema	1
A evolução da resistência quando o “feitiço” se vira contra o “feiticeiro”	39
Aquacultura: Perspectivas de desenvolvimento	65

## **Editorial**

Após um ano de interregno, a edição de os "Cadernos de Ecologia" aparece com um design novo, que cremos apelativo e cativante ao interesse por parte do público. A filosofia, porém, mantém-se. Pretende-se continuar a edição de textos de divulgação científica, em diversos domínios da ciência ecológica que possam servir diferentes níveis etários e de conhecimento. Quando se assiste a um notório aumento da área de ecologia nos currícula dos cursos secundário e tecnológico, justifica-se plenamente a produção de textos que, podem constituir uma contínua actualização de temas didáctico-científicos de reconhecido interesse.

Neste número a SPECO seleccionou os seguintes temas: "Conceitos e Terminologias no Estudo dos Ecossistemas", "A evolução da Resistência: Quando o feitiço se volta contra o feiticeiro" e "Aquacultura: Perspectivas de Desenvolvimento". São temas abrangentes, que abarcam áreas distintas mas sempre actuais que merecem atenção e interesse por parte do público.

A SPECO continua a apostar na revisão científica, crítica e cuidada, contando para isso com o apoio de diferentes cientistas e investigadores, de reconhecido mérito que ofereceram o seu contributo para melhorar e preservar a qualidade científica dos textos publicados. Importa, porém, realçar que a edição de os "Cadernos de Ecologia" continua a ser possível graças à compreensão, interesse e dedicação dos autores que se dispõem a redigir textos de divulgação científica, pouco valorizados do ponto de vista do curriculum científico. Continuamos, no entanto, empenhados em incentivar a comunidade científica a produzir textos de qualidade que possam servir os interesses do público em geral. Numa altura em que a consciência e preocupação ecológica fazem cada vez mais parte do dia a dia, cabe à SPECO contribuir para a divulgação de conceitos e assuntos que permitam a solidificação dos conhecimentos da ciência ecológica junto do público.

A Direcção da SPECO agradece aos autores dos textos e aos seus revisores científicos o contributo que ofereceram. Este projecto não poderia ter prosseguido sem o apoio financeiro da Fundação para a Ciência e Tecnologia - FCT, da PORTUCEL e o incentivo e subsídio do Departamento de Ensino Secundário do Ministério de Educação.

A Direcção  
Sociedade Portuguesa de Ecologia

# CONCEITOS E TERMINOLOGIAS NO ESTUDO DO ECOSISTEMA



**Maria Amélia Martins-Loução**

Departamento de Biologia Vegetal. Faculdade de Ciências de Lisboa.  
CEBV (Centro de Ecologia e Biologia Vegetal)  
Campo Grande Bloco C2. Piso 4. 1749-016 Lisboa

*Se o Todo-Poderoso me tivesse consultado antes de dar início à criação, teria recomendado algo mais simples.*

Afonso X de Castela

## Introdução

Ecologia, o estudo das relações dos organismos entre si e com o meio que os rodeia, é uma complexa e fascinante área da Biologia que tem enormes implicações para o Homem. A Ecologia não é intrinsecamente um campo de acção orientada; é antes uma área do conhecimento científico que trata o nível mais complexo de organização biológica.

A ecologia pretende explicar por que é que os organismos se encontram num determinado ambiente e procura definir quais as variáveis físicas e biológicas que governam a sua distribuição.

Em ecologia podem considerar-se quatro níveis de organização:

população, grupo de organismos da mesma espécie que se entrecruzam e ocupam uma dada área; comunidades, populações de

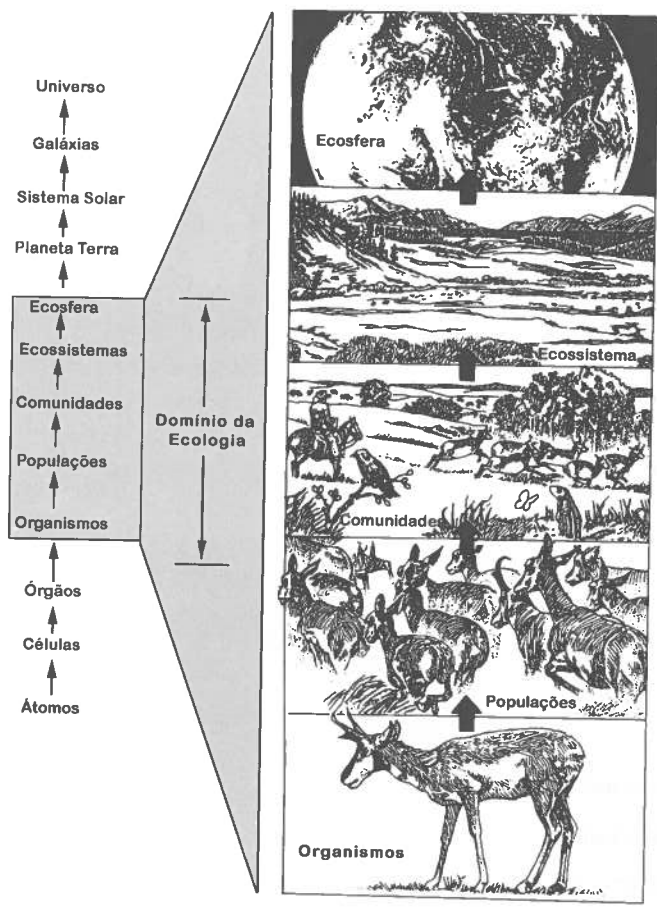


Fig. 1. Domínio da Ecologia, adaptado de Miller (1990).

... diferentes organismos que vivem associadas no mesmo local; ecossistemas, comunidades em interação com o meio que as suporta; biomas, conjuntos biológicos, caracterizados por determinadas formações vegetais, com comunidades animais uniformes, que ocorrem em grandes áreas geográficas, de características climáticas bem definidas. Dada a óbvia dependência entre espécies vegetais, animais e factores climáticos, cedo se reconheceu, nos alvares da ciência ecológica, ser o clima factor decisivo na diferenciação dos biomas e no estabelecimento e dinâmica das populações de organismos vivos, que lhe são próprios.

A ecologia, como ciência integradora, engloba um continuum de conceitos e escalas (Fig. 1) e grande diversidade de disciplinas tanto da biologia, geologia, hidrologia e meteorologia, como das ciências sociais e económicas.

O conceito ecologia foi introduzido pelo zoólogo alemão Ernst Haeckel, em 1866, com a seguinte definição: "por ecologia (do grego oekologia) entendemos a parte do saber respeitante à economia da natureza - a investigação das relações totais dos animais com o seu ambiente orgânico e inorgânico, incluindo acima de tudo as suas relações amigas e inimigas com os animais ou plantas com os quais venham a contactar directa ou indirectamente" (Deléage, 1991; Likens, 1992). Foi só, porém, no séc. XX que verdadeiramente se desenvolveu como ciência.

Se bem que o afloramento de temas e problemas ecológicos tenha sido contemporâneo da revolução industrial e da nova relação com o mundo que se instaura nas sociedades europeias a partir do final do século XVIII, é inegável que lhe encontramos já os traços, há mais de dois milénios, nos escritos de Aristóteles, Teofrasto e Plínio (Fig. 2). Na sua mundivisão sobre a história natural, veiculada nas obras que

chegaram até nós, pode perceber-se como estes autores se preocupavam e interrogavam sobre as relações entre os seres vivos e o ambiente, sem esquecer o papel específico do homem como factor no ordenamento e controlo da natureza.

No fim do séc. XVIII, a "descoberta", reconhecimento e exploração de novos mundos tiveram enorme importância na transformação progressiva da história natural, através duma visão ecológica, numa espécie de economia política da natureza.

Estabeleceram-se, desde a origem, dois pontos de vista paralelos e fecundos: o das populações de organismos, com a sua dinâmica específica, e o dos ciclos biogeoquímicos, que atravessam toda a biosfera e que vão dar origem a várias especialidades ecológicas ou subdivisões. Autonomizam-se, assim, a ecofisiologia, a ecologia das populações, a ecologia evolutiva, a ecologia aplicada, a ecologia vegetal, a ecologia animal, a fitossociologia, a paleoecologia.

Estes diferentes campos de investigação ecológica podem ser agrupados em duas subdivisões: a autecologia, que estuda a reacção individual de cada organismo relativamente às variações do ambiente, e a sinecologia quando o objecto em estudo são populações e comunidades.

Foi tendo em conta estas duas divisões que, actualmente, Likens (1992) propôs nova definição de ecologia: "estudo científico dos processos que influenciam a distribuição e abundância dos organismos, as interacções entre organismos e as interacções entre organismos e os fluxos de matéria e energia". Neste contexto,

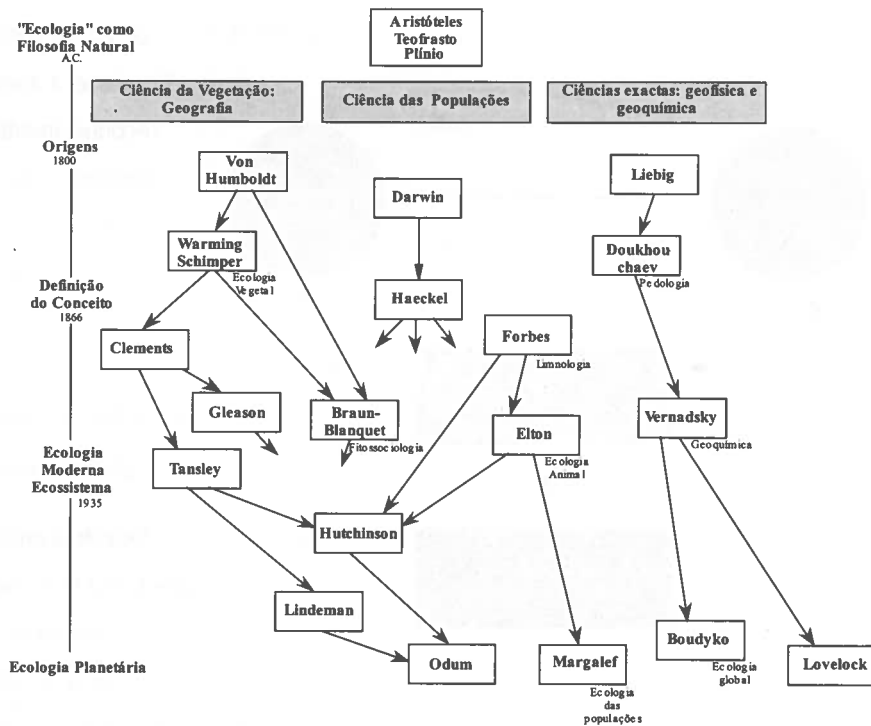


Fig. 2. Diagrama da evolução cronológica da ecologia e do conhecimento ecológico. Adaptação de Barbour et al. (1980) e Deleage (1991). Em itálico indicam-se alguns dos ramos da ecologia, ou ciências afins, junto aos respectivos pioneiros e as datas mais marcantes para a consolidação desta ciência.

ecologia é o estudo das relações entre entidades ecológicas, por exemplo organismos, populações, sistemas, e o seu ambiente.

Até aos anos 60 o conhecimento e interesse pela ecologia era sobretudo científico. A partir do momento em que se dá mais importância aos problemas ambientais e às suas causas, alarga-se o interesse e geram-se expectativas em torno da ecologia, como ciência, capaz de resolver tais problemas ou pelo menos apontar possíveis soluções capazes de reabilitar os ecossistemas. Em parte, a atenção crescente dada à ecologia, deve-se ao reconhecimento dos danos causados pelo homem sobre o ambiente, não só pelo crescimento urbano e industrial, de fortes consequências sócio-económicas (Fig. 3), mas também pelas fortes mudanças nas práticas agrícolas e florestais. Diversidade, abundância ou escassez de espécies existentes nos diversos ecossistemas, respectivos ciclos, sua estabilidade e regulação, tais são as questões que se põem à ecologia, em registo de crescente exigência e complexidade.

Devido à preocupação com os problemas ambientais que afectam a humanidade, a ecologia tem vindo a ser obrigada a responder a solicitações sociais precisas. Esta ciência torna-se, assim, inteiramente original pela forma como suscita debates de índole cultural, social e política, contra os efeitos do industrialismo no ambiente e na qualidade de vida. Como consequência, muitos cientistas, ao passarem a defender a responsabilização equitativa pelas carências de todos e a prudência ecológica, têm levado à confusão reinante entre a ecologia-ciência e a ecologia-política. Actualmente, assiste-se ao reforço da posição dos cientistas como profissionais da ecologia pelo papel activo que podem desenvolver na definição da política do ambiente.

A abordagem de qualquer problema ambiental é, no entanto, bastante complexa e quase sempre de difícil definição. Da mesma forma que a anatomia e a fisiologia se faz em níveis

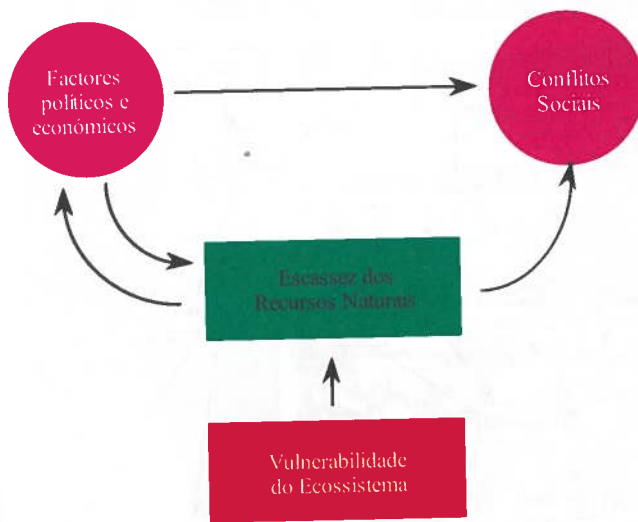


Fig. 3. Papel dos factores sócio-económicos sobre o ambiente



de integração que vão desde a célula à população, o objecto da ecologia começa no indivíduo e culmina na biosfera (Fig. 4).

A complexidade é ainda manifesta se se atende à escala espacial em que os processos e fenómenos ecológicos podem ser estudados, desde a escala molecular à escala do universo (Fig. 1 e 4). Embora a ecologia fosse - e ainda é - uma ciência empírica, a procura de conceitos unificadores aumentou continuamente no séc. XIX, início do séc. XX, baseados em considerações teóricas, muitas vezes formalizados em termos matemáticos (Tamm, 1992). De entre esses termos, dois deles, inventados separadamente, ganharam larga aceitação: biogeocenose (Sukachaeu, 1959) e ecossistema (Tansley, 1935). Embora considerados sinónimos, o termo ecossistema, usado muitas vezes também em sentido abstracto, foi considerado a unidade por excelência, por corresponder a um conceito holístico segundo o qual todos os seres vivos e o ambiente que os rodeia funcionam como um todo.

## Conceito de Ecossistema

O conceito de ecossistema, criado pelo botânico inglês Tansley (1935), tem vindo a definir-se até hoje como um conceito fulcral no campo da ecologia. Anteriormente a Tansley a nomenclatura de unidades ecológicas, dotadas de maior ou menor autonomia, foi variada e ainda hoje é corrente o uso de termos como biocenose, microcosmos, holocenose ou biossistema. É apenas nos anos cinquenta, com Odum, que o conceito adquire a sua definição como unidade funcional (Odum, 1983).

A aceitação internacional deve-se certamente ao rápido crescimento da "análise de sistemas", como maneira de expressar as interacções entre componentes dum sistema, seja ele biológico, eléctrico ou mecânico (Aber & Melillo, 1991).

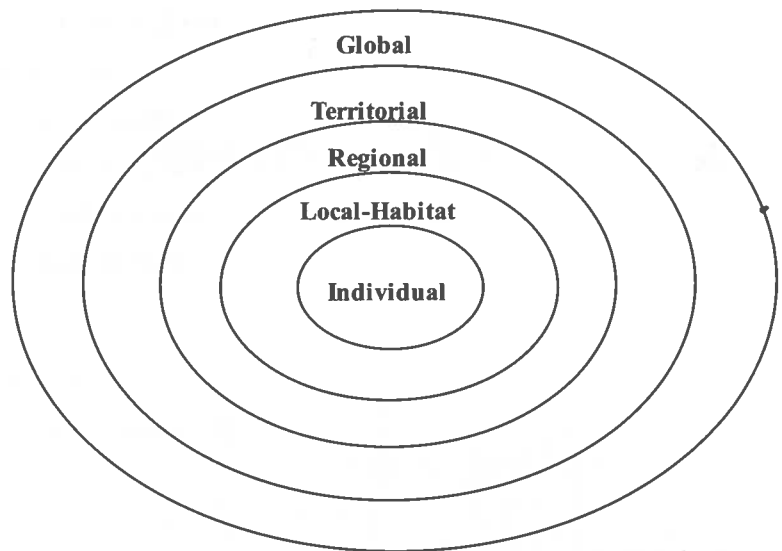


Fig. 4. Escalas espaciais normalmente usadas em estudos ecológicos. Adaptado de Likens, 1991.

Um sistema pode ser definido como uma entidade integradora cujas propriedades gerais são diferentes das propriedades dos seus elementos.

Neste sentido, um ecossistema constitui uma unidade em que, pela complexa interacção entre componentes bióticas e abióticas, se geram propriedades novas, quanto à estrutura e função, que ultrapassam a simples soma dos atributos das partes. Eles constituem sistemas abertos com graus de organização e auto-regulação, dependentes tanto do meio abiótico como dos organismos vivos, exercendo influência sobre o ambiente geral (Schulze & Zwölfer, 1987). De acordo com a nova escola da análise de sistemas (Margalef, 1968; Holling, 1973; Levin, 1978; Nicolis & Prigogine, 1989; Nicolis, 1991), os ecossistemas são, assim, considerados sistemas complexos com auto-organização: complexos por terem a capacidade de se adaptarem e ajustarem às variações das condições ambientais; com auto-organização porque as propriedades dos ecossistemas são o resultado das características das espécies que o constituem e não o resultado duma selecção directa (Solbrig, 1993; Schulze & Mooney, 1993).

Os ecossistemas são caracterizados pelos seus fluxos de energia, ciclos de carbono, água e iões e podem ser separados dos biomas pela escala e uniformidade do seu ambiente abiótico. Os ecossistemas são, pois, de interesse geral, porque a vida e evolução só são possíveis dentro do contexto destes sistemas. Este conceito aparece assim capaz de induzir uma convergência entre aspectos, fenómenos e procedimentos até agora desconexos, provenientes de diferentes campos científicos e incapazes, por si só, de originar modelos coerentes e globais do funcionamento da natureza que nos rodeia (Sarmiento, 1984).

A dimensão dum ecossistema é muito variável. Tanto é um ecossistema uma floresta de coníferas, como um tronco de árvore apodrecido em que sobrevivem diversas populações de microflora e microfauna (Fig. 5). Assim como é possível associar todos os ecossistemas existentes num só, com um nível de organização muito elevado - a ecosfera, é igualmente possível delimitar em cada um, outros mais pequenos, por vezes ocupando áreas muito reduzidas que podem

eventualmente receber o nome de microecossistemas (Fig. 6).

O ecossistema refere-se então a uma área, mais ou menos convencionalmente delimitada da ecosfera, considerada como um todo no espaço e no tempo, onde se desenvolvem processos que vinculam os seus componentes distintos, bióticos ou abióticos, e que interactuam biunivocamente uns com os outros (Sarmiento, 1984). A forma de os limitar está em conhecer a importância relativa dos fluxos internos ou longitudinais de energia, relativamente aos fluxos laterais.

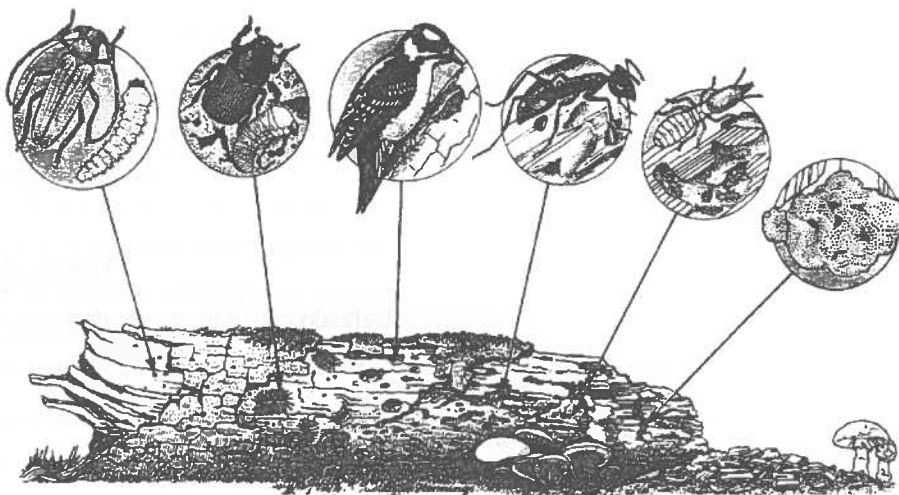


Fig. 5. Tronco de árvore apodrecido com alguns detritívoros e decompositores mais frequentes.

Os estudos ecológicos são normalmente realizados a diferentes escalas espaciais e temporais. Este facto dificulta a delimitação dum ecossistema como um todo porque, na maioria dos casos, a noção de limite ou fronteiras, não é, facilmente, considerada (Jarvis, 1987). Por esta razão, quando se usa o termo ecossistema no contexto de qualquer estudo ecológico, os seus limites físicos e biológicos devem ser definidos com rigor (Moore & Chapman, 1986). No entanto, estes limites são, geralmente, determinados mais por razões práticas ou por conveniência do investigador do que pelo reconhecimento de discontinuidades funcionais com ecossistemas adjacentes (Likens, 1992). Em certa medida, pode dizer-se que tais limites dependem arbitrariamente dos objectivos do estudo.

Uma vez que a estrutura e função dos ecossistemas segue normalmente um padrão temporal, pode dizer-se que cada ecossistema tem uma história própria. Torna-se, por isso,

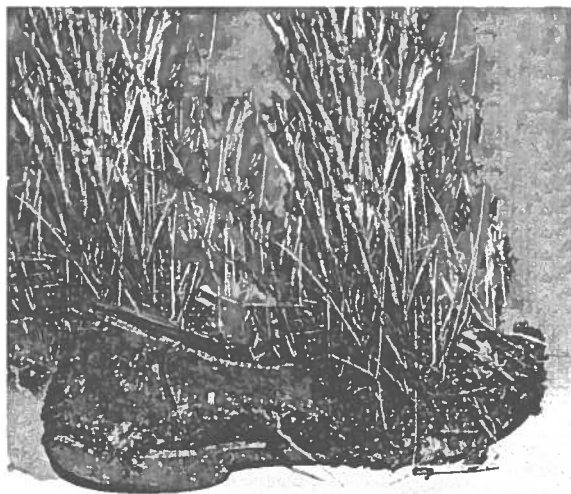


Fig. 6. Exemplo dum microecossistema, constituído por um sapato colonizado por diferentes espécies, desde fungos a plantas superiores.

importante, em especial para estudos comparativos, identificar o estágio de desenvolvimento do ecossistema e a sazonalidade da sua variação com o tempo (Likens, 1991).

No estudo dos ecossistemas são duas as principais abordagens:

- 1) análise dos fluxos de energia e matéria que neles têm lugar;
- 2) processos ecológicos e das mudanças que sofrem os indivíduos e populações que os integram.

### **Fluxos de Energia no Ecossistema**

Definido com base na sua dinâmica, um ecossistema é um sistema aberto percorrido por fluxos contínuos de energia e matéria. Colectivamente, os organismos nos ecossistemas regulam a captação e gasto de energia e o ciclo dos minerais. Assim, a caracterização do fluxo de energia e dos ciclos biogeoquímicos e seus constrangimentos são essenciais para a compreensão do funcionamento e dinâmica das diferentes componentes de cada ecossistema.

A identificação precisa dos "inputs" e "outputs" dum sistema é o primeiro, senão o mais importante, passo para testar e analisar a sua complexidade. São estes contínuos inputs e outputs que estabelecem o contacto e permitem a transferência entre os diversos compartimentos do sistema, dando origem a ciclos que estão em equilíbrio no ecossistema, de acordo com as suas exigências e disponibilidade de recursos (Schulze & Mooney, 1993). A

análise dos "inputs" e "outputs", em relação com o conhecimento das perturbações, pode revelar o grau de estabilidade ou variação dinâmica do sistema e ao mesmo tempo ajudar a esclarecer se as alterações são reversíveis ou irreversíveis. Por outro lado, a abordagem analítica pode ajudar a revelar a capacidade de acumulação dos diferentes reservatórios do ecossistema e a sua resiliência para absorver as variações impostas externamente, permitindo prever a sua estabilidade (Schulze & Zwölfer, 1987).

A necessidade de equilíbrio termodinâmico é provavelmente a premissa mais geral para definir as fronteiras dum ecossistema, uma vez que os diferentes fluxos, i.e. água, iões e energia, podem sofrer transformações químicas ou conversões, como no caso da energia.

Relativamente à generalidade dos sistemas conhecidos, os ecossistemas possuem características particulares ligadas ao modo como neles se opera a utilização de energia. Do fluxo de energia que atinge cada ecossistema, apenas uma parte ínfima é captada pelos organismos fotossintéticos - os organismos autotróficos ou produtores - capazes de transformar a energia radiante em energia química, utilizada posteriormente pelos organismos heterotróficos ou consumidores. Considerando um ecossistema como um todo,



Fig. 7. Transformação e perdas de energia no ecossistema.

pode definir-se como produtividade primária bruta (GPP)<sup>1</sup> a quantidade total de energia que é convertida em compostos orgânicos numa dada área e por unidade de tempo.

A produtividade primária líquida (NPP)<sup>2</sup> do ecossistema é a quantidade total de energia fixada por unidade de tempo menos a que é gasta durante as actividades metabólicas dos organismos na comunidade, i.e., a respiração (R).

$$GPP = NPP - R$$

Os organismos fotossintéticos, terrestres e aquáticos, fixam, em geral menos de 5% da energia solar que atinge os ecossistemas. Quando são consumidos, somente uma fracção da energia acumulada na biomassa, em média de 10%, pode ser convertida na biomassa dos organismos

1- Abreviatura Inglesa, Internacionalmente adoptada, significando gross primary production

2- Abreviatura Inglesa, Internacionalmente adoptada, significando net primary production

consumidores. De acordo com a 1ª lei da termodinâmica a energia nunca se perde apenas se transforma; ela entra no ecossistema sob a forma de energia solar e move-se dos produtores para os consumidores. Por causa dos gastos energéticos que em cada nível são requeridos para manutenção e crescimento, a energia que fica disponível para o nível seguinte é cada vez menor. Sendo a matéria orgânica produzida por unidade de tempo maior nos produtores, o rendimento da produção biológica diminui, assim, dos autotróficos para os heterotróficos. A Fig. 8 ilustra estas perdas de energia em cada nível numa cadeia trófica.

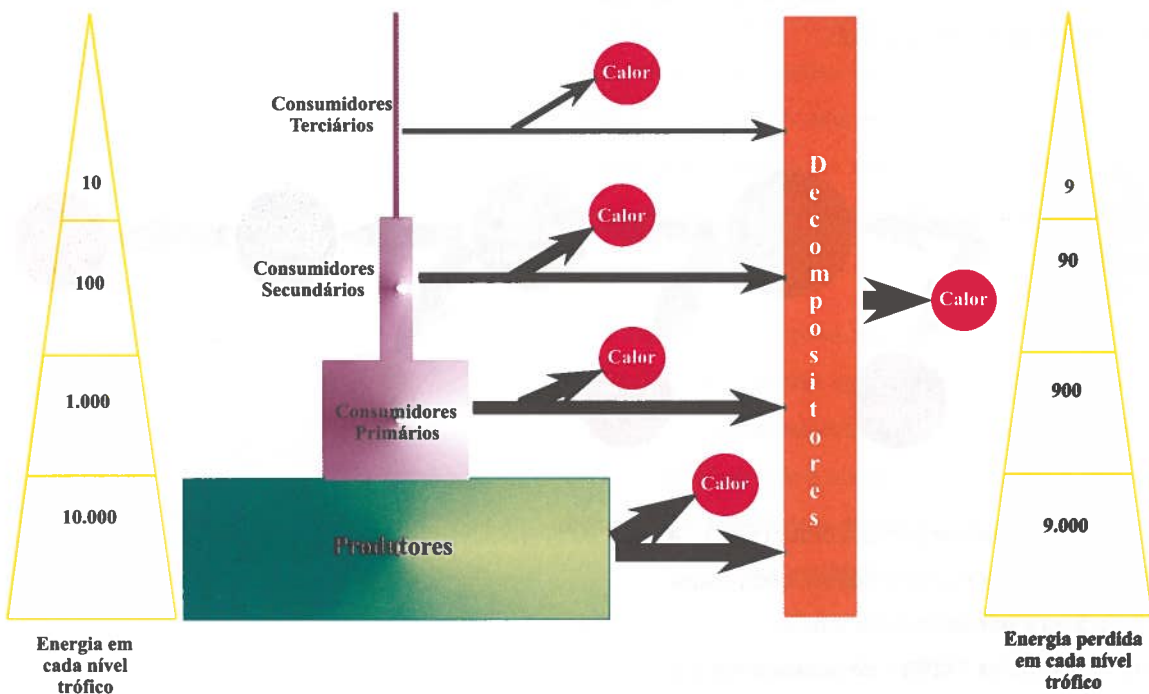


Fig. 8. Representação esquemática do fluxo e pirâmides de energia. Adaptado de Miller (1990)

Dentro dos consumidores, podem ser considerados os consumidores primários - herbívoros - e os consumidores secundários - carnívoros. Outra componente importante da cadeia alimentar são os detritívoros ou microconsumidores que se alimentam de detritos ou de matéria orgânica vegetal ou animal. Há duas grandes classes nos detritívoros: os consumidores de detritos, essencialmente

constituídos por pequenos animais e os decompositores, que consomem partículas de matéria orgânica em diferentes graus de decomposição e a transformam em inorgânica (Miller, 1990). Este grupo é essencialmente constituído por bactérias e fungos.

Todos estes tipos de organismos estão em maior ou menor grau representados no ecossistema, constituindo os níveis tróficos das cadeias alimentares. A complexidade de cada nível trófico varia muito segundo o tipo de ecossistema considerado.

Estas relações, que se estabelecem devido à transferência de energia de nível trófico para nível trófico, podem ser graficamente representadas por meio de pirâmides ecológicas ou eltonianas. Deve-se a Charles Elton, em 1927, o conceito novo de pirâmide de números, com o intuito de simplificar o estudo das "sociedade animais" (Deléage, 1991).

No entanto, a profundidade do conceito eltoniano ganha definitivamente importância 20 anos mais tarde com o emergir da concepção moderna de ecossistema. Tais pirâmides podem ter expressão com base no número de indivíduos, na energia, ou mesmo na biomassa (Fig. 9). O primeiro nível representa a produção dos organismos autotróficos e os níveis superiores a produção dos herbívoros e carnívoros. A pirâmide de números para um ecossistema do tipo pastagem e para muitos outros ecossistemas é decrescente, desde o nível dos produtores aos níveis tróficos mais elevados (Fig. 9.1.A). Mas, para outros ecossistemas, as pirâmides podem ter diferentes formas (Fig. 9.1.B), podendo ser, inclusivamente invertidas (Fig. 9.1.C). O peso total dos organismos vivos dum ecossistema é a biomassa, que aumenta à custa da produtividade primária líquida. Cada nível trófico, numa cadeia alimentar, contém uma certa quantidade de biomassa, que pode ser estimada colhendo amostras ao acaso ou seleccionando faixas representativas do ecossistema. Tal como o que se verifica para a maioria dos ecossistemas terrestres estas pirâmides são decrescentes (Fig. 9.1 A e 9.2.A), mas, nos ecossistemas aquáticos, podem ser invertidas (Fig. 9.1B e 9.2.B). Nestes casos, os produtores,

que constituem o fitoplâncton, formado por microalgas, têm elevadas taxas de crescimento e reprodução, mas pequena biomassa. No entanto, a maneira simplificada de representar as pirâmides alimentares é bastante estática e não mostra as frequentes

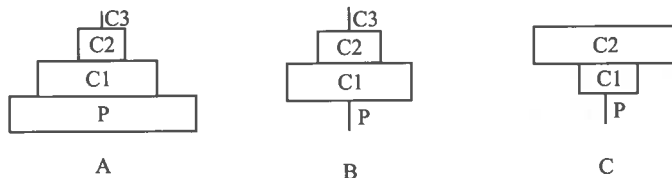
interferências externas nem o modo como o ecossistema é regulado e se ajusta a variações nos seus componentes bióticos e abióticos. Lindeman (1942), ao propôr a abordagem

"trófico-dinâmica" em ecologia faz a primeira tentativa para medir as eficiências de transferências energéticas entre diferentes níveis tróficos animais. A eficiência ecológica, representada em diagrama na Fig. 10, refere-se ao rendimento segundo o qual os animais conseguem energia para sobreviver. A eficiência ecológica é por isso muitas vezes chamada eficiência de Lindeman.

Mais tarde, Dansereau (1980) passou a utilizar, ainda com base no conceito das pirâmides tróficas, a representação de uma esfera onde as interações entre os diferentes níveis e o exterior eram tomadas em conta (Fig. 11).

Com esta esfera, Dansereau considerou outros níveis tróficos, partindo da base minerotrófica, que representa o solo nos ecossistemas terrestres ou a água nos aquáticos, atribuindo-lhe a importância que obviamente tem no ecossistema. À fitotrofia seguem-se dois níveis de zootrofia, correspondentes aos herbívoros e carnívoros e, pela primeira vez, dois outros níveis, o

1. Pirâmide de números (indivíduos por unidade de área ou volume)



2. Pirâmide de biomassa (peso seco por unidade de área ou volume)



3. Pirâmide de energia (calorias por unidade de área ou volume por ano)

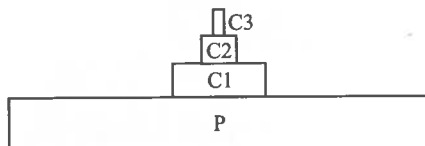


Fig. 9. Representação de pirâmides tróficas.

1. A. Quando os produtores são em elevado número. 1. B. Quando os produtores são poucos. 1. C. Cadeia de parasitas. 2. A. Quando uma grande biomassa de produtores suporta uma biomassa pequena de consumidores. 2. B. Quando uma pequena biomassa de produtores suporta uma biomassa grande de consumidores. 3. Pirâmide de energia



investimento e o controlo.

Estes dois últimos pretendem representar as quantidades de energia consumida quer no investimento dos diferentes níveis quer na regulação ou ajuste e adaptação do ecossistema a novas situações controlo incluindo a gestão nos ecossistemas humanos. Este tipo de representação contempla e realça ainda a corrente de energia que atravessa o ecossistema.

Existem ainda outras formas de representar diagramaticamente as interações entre os diferentes níveis tróficos como por exemplo o de Moore & Chapman (1986), onde, igualmente, os "inputs" e "outputs" e as interações com o meio exterior são tidos em conta (Fig. 12).

Muitas outras representações poderiam ser apresentadas sendo a mais simples aquela que considera que o ecossistema é apenas uma caixa negra com "inputs" e "outputs" de energia e matéria (Jarvis 1987).

## Ciclo de Nutrientes

O ciclo de nutrientes, inerente ao funcionamento dos ecossistemas e determinante para a sua estrutura, é um mecanismo homeostático, no qual as plantas constituem um "pool" de nutrientes disponível ou trocável, incorporado sob a forma de biomassa viva ou morta.

A acumulação deste "pool" através do tempo, acompanha a sucessão, enquanto que a sua redução acompanha a degradação do ecossistema.

Odum (1971) realça que o fluxo de nutrientes é mais significativo para o funcionamento dos ecossistemas que a sua concentração absoluta presente num dado compartimento e numa dada altura.

A transferência entre compartimentos pode ocorrer através da tomada dos nutrientes pelas plantas, lixiviação, decomposição biológica e troca entre o "pool" de nutrientes disponível, o solo e a própria rocha.

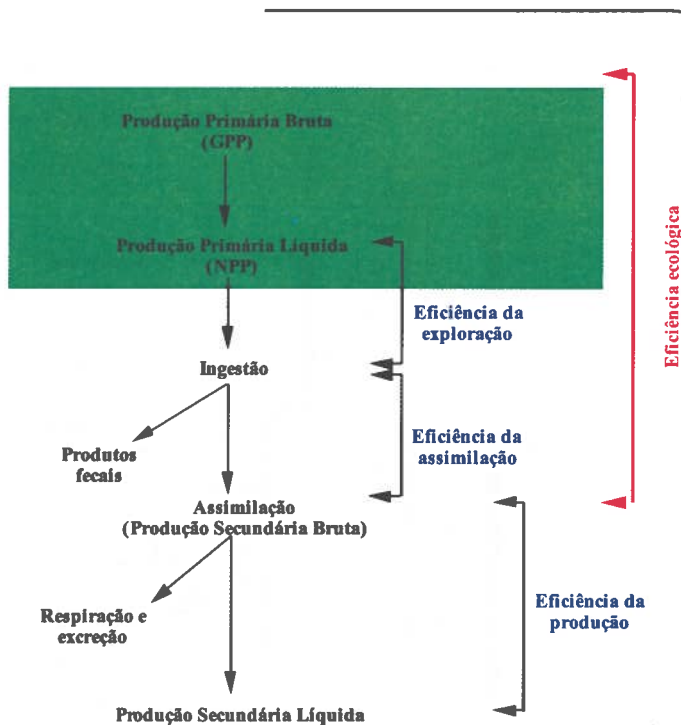


Fig. 10. Representação diagramática da eficiência ecológica ou de Lindeman.



Fig. 11. Ecossistema segundo Dansereau (1980). Minerotrofia, fitotrofia, zootrofia I, zootrofia II, investimento e controlo. A seta que atravessa a esfera representa a corrente de energia.

Todos os organismos vivos incorporam na biomassa elementos minerais que são parte integrante de diversos compostos orgânicos, com funções vitais no metabolismo, crescimento e reprodução. O ciclo de nutrientes no ecossistema é, pois, condição fundamental para a manutenção da vida, tanto dos autotróficos como dos heterotróficos. Alguns circulam entre o solo/água-organismos-atmosfera, outros circulam entre o solo-organismos-solo/água. Em qualquer dos casos, a abundância dum elemento particular na solução solo tem papel fundamental na distribuição das espécies, em particular dos vegetais. A distribuição dos organismos fica assim determinada pela interacção de certo número de factores, incluindo climáticos e biológicos, em conjunto com os edáficos. Estas interacções podem ser selectivas originando evoluções rápidas no ecossistema.

Na grande maioria dos ecossistemas a deficiência em certos nutrientes constitui, depois do factor hídrico, o factor ecológico limitante mais frequente. Os nutrientes que normalmente limitam a produtividade são o azoto e fósforo, podendo,

em algumas circunstâncias, em ecossistemas continentais, incluir-se o potássio. Nestas condições, os organismos autotróficos desenvolveram estratégias evolutivas no sentido da conservação dos nutrientes através de reciclagem eficiente, com perdas mínimas. Nos ecossistemas podem, assim, existir diferentes tipos de processos, que se desenvolvem ao nível dos indivíduos, dos compartimentos bióticos ou ao nível do ecossistema, como um todo

(Fig. 13).

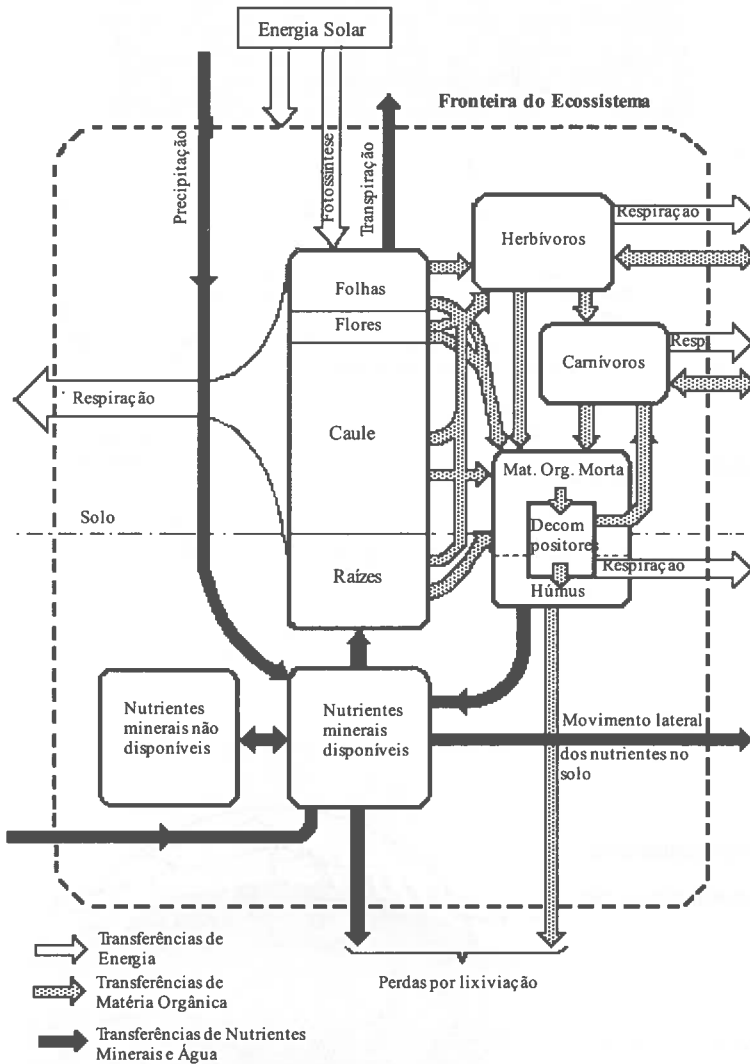


Fig. 12. Ecossistema terrestre, segundo Moore and Chapman (1986).

No primeiro caso (1) a reutilização dos nutrientes é contínua, com a tomada destes sem passagem pelos reservatórios do solo e folhada. No segundo (2) a recirculação faz-se sem passagem pelo solo mineral, ou seja os nutrientes são tomados directamente a partir da folhada em decomposição sem passar por uma fase inorgânica. Dados recentes de Chapin e colaboradores (1992) mostram que, em ecossistemas do tipo tundra, as plantas podem competir com os microorganismos pelo azoto orgânico. No terceiro nível, os ecossistemas conservam os nutrientes recirculando-os eficientemente entre o solo-planta-solo (3) ou os nutrientes são lixiviados pelas águas das chuvas (4), passando para a fase inorgânica do solo, através da mineralização microbiana e incorporados no "pool" de nutrientes acessível às plantas, ou ainda perdidos para a atmosfera, a partir da qual podem novamente entrar no ecossistema (Sarmiento, 1984).

O "input" de nutrientes no ecossistema pode ocorrer sob diversas formas e há problemas metodológicos específicos respeitante à avaliação das quantidades envolvidas. Tendo presente os principais elementos, a tabela 1 sumariza os processos mais importantes que contribuem para o "input" no ecossistema.

Geralmente, a sucessão duma comunidade pode ser deduzida do seu ciclo de nutrientes, através da análise dos "inputs" e "outputs". Estas medidas integram as reacções complexas de "turnover" dos nutrientes no ecossistema, daí o seu importante significado ecológico. Se os elementos estão a ser acumulados - "input" / "output" positivo, ou maior que 1 - nova biomassa está a ser acumulada e o sistema está a evoluir. Um "input" / "output" levemente negativo (ou menor que 1) pode representar mineralização da rocha mãe e sugere que o sistema está em equilíbrio (Barbour et al. 1980). A análise destes

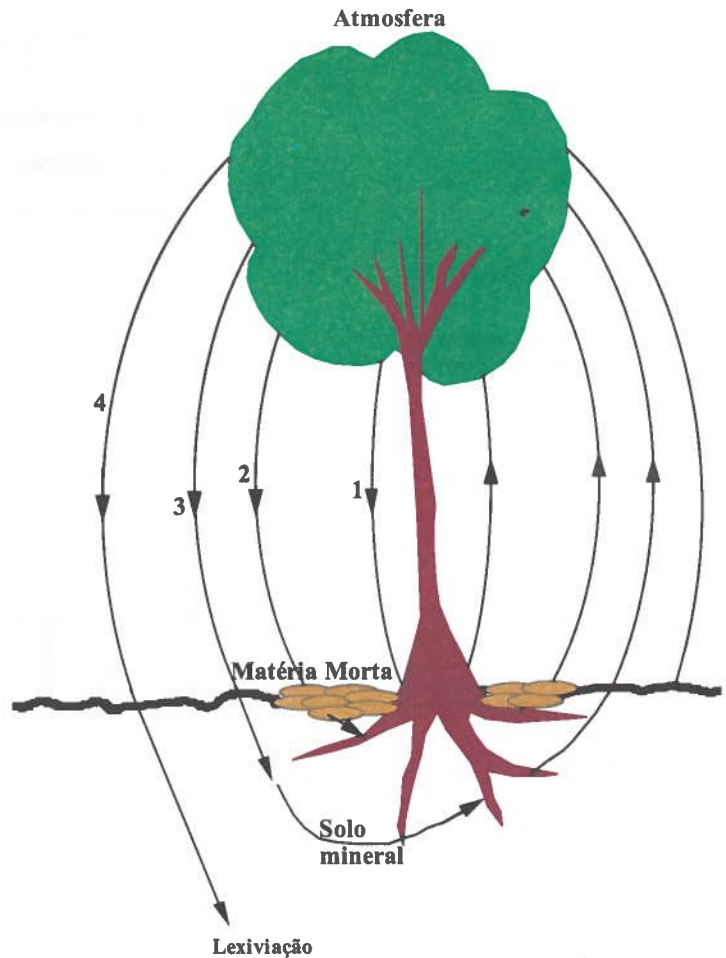
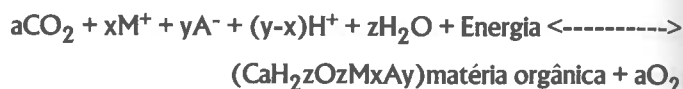


Fig. 13. Processos de reciclagem no ecossistema, segundo Sarmiento (1984)

"inputs" - "outputs" dão informações acerca do "metabolismo" dos ecossistemas como se se tratassem de "super-organismos", podendo ser representados pela equação (Ulrich, 1987):



Fotossíntese e formação de matéria orgânica ----->

Respiração e mineralização de substâncias orgânicas <-----

em que a, x, y, z representam coeficientes estequiométricos, M<sup>+</sup> catiões, A<sup>-</sup> aniões de valência unitária. Nesta equação, a "matéria orgânica" representa os produtores primários e secundários, i.e., o total

dos organismos, assim como

o humus. Os catiões M<sup>+</sup>,

aniões A<sup>-</sup> e

protões H<sup>+</sup> estão presentes

no solo, no "pool" de

nutrientes acessíveis às

plantas. Estas funções

"metabólicas" operam entre

as fronteiras dos sistemas,

tais como a atmosfera, o solo

mineral e a zona do solo

circundante da raiz, a

rizosfera.

Neste contexto, os iões presentes na solução solo e os iões de troca presentes na parte sólida do solo são aqui considerados como fazendo

parte integrante do ecossistema (Bredmeier & Ulrich, 1992). Os

catiões metálicos dos minerais, pelo contrário, são considerados

componentes externos, uma vez que não estão

imediatamente acessíveis para as reacções de transferência, pois têm

que ser dissolvidos durante o processo de mineralização. Os iões

lixiviados para zonas do solo abaixo da zona das raízes, são considerados

como "outputs" irreversíveis do ecossistema, o que é frequente, pelo

menos em climas onde a precipitação excede a evapotranspiração. A

análise dos "inputs" / "outputs", conjuntamente com a variação dos

Tabela 1. Processos que contribuem para o "input" (x) de nutrientes nos ecossistemas (Rosén, 1990).

Processos	N	K	Ca	Mg	Na	P	S	Cl
Deposição húmida	x	x	x	x	x		x	x
Deposição seca								
gasosa	x						x	
partículas	x	?	?	x	x	?	x	x
Fixação de N <sub>2</sub>	x							
Mineralização		x	x	x	x	x	x	

dados meteorológicos à escala espacial pode, assim, permitir a predição das tendências biogeoquímicas dos ecossistemas (Bredemeier & Ulrich, 1992).

Tanto a deposição atmosférica como os processos naturais do ciclo de nutrientes contribuem para a produção e consumo de  $H^+$ , em especial nos ecossistemas florestais. O efeito destes fluxos no pH do solo depende das mudanças dos "pools" de  $H^+$  ao longo do tempo, e do equilíbrio dinâmico entre a capacidade tampão do solo e da quantidade de  $H^+$  livre na solução solo. Embora o ciclo de nutrientes no ecossistema produza e consuma grandes quantidades de  $H^+$ , estes ciclos equilibram-se não tendo, por isso, qualquer efeito na acidez do solo, a curto prazo. As tendências para a acidificação do solo a longo prazo são dominadas por transferências não cíclicas de  $H^+$  e de outros elementos, através das fronteiras do ecossistema, tais como a deposição atmosférica, produção de bicarbonatos, lixiviação e corte das florestas (Stevenson & Cole, 1999).

A recirculação de nutrientes parece ser o processo natural de fornecimento de nutrientes adequados às taxas de crescimento, assegurando deste modo a produtividade (Stevenson & Cole, 1999). No entanto, em muitos ecossistemas, há grandes limitações à tomada de nutrientes pelas plantas e à sua recirculação, como sejam infertilidade dos solos e baixas temperaturas, aliadas à presença de água no solo ou altas temperaturas em tempo seco. Nestas condições, as plantas terão de desenvolver estratégias adaptativas que lhes permita assegurar a sobrevivência e competição no ecossistema.

## **Interacções entre Espécies**

Os ecossistemas "funcionam" e evoluem devido à interacção complexa entre os seus organismos (Raven & Johnson, 1989). As interacções entre diferentes populações modificam o potencial genético de cada espécie (o seu óptimo fisiológico e a sua variação) de forma a permitir maior produção e manutenção a nível do ecossistema. As relações que se estabelecem regulam quer o fluxo de energia através

dos ecossistemas, quer o ciclo de nutrientes e têm papel fulcral no funcionamento das comunidades.

As interacções estabelecidas no ecossistema, ou são positivas - como o comensalismo, em que um dos organismos beneficia e o outro não é afectado, ou o mutualismo, em que ambos beneficiam, ou negativas como o amensalismo, interacção que inibe o estabelecimento de outro organismo, ou a competição, interacção entre organismos que utilizam o mesmo recurso em condições limitantes.

Um caso típico de amensalismo é a interacção aleloquímica, em que há a inibição dum organismo por outro através da excreção de substâncias químicas para o meio ambiente. Estas substâncias tóxicas afectam somente algumas espécies. O significado ecológico destes aleloquímicos ainda não é verdadeiramente conhecido, embora desde sempre se tenha detectado que, dentro duma comunidade, se poderiam estabelecer ligações químicas entre organismos, decompositores, produtores e consumidores (Kormondy, 1996).

As interacções aleloquímicas podem ser estabelecidas ao nível dos produtores-decompositores, ao nível dos produtores, ou ao nível dos produtores-consumidores.

Quando as interacções aleloquímicas envolvem apenas espécies vegetais o fenómeno chama-se alelopatia. Este fenómeno é especialmente importante e de elevado significado ecológico durante a sucessão da vegetação.

Ao longo do tempo, as características dos organismos coevoluem em relação uns aos outros, i.e., há ajustamentos dum grupo em relação a outro e vice-versa. A mais sofisticada e específica interacção química dá-se ao nível dos produtores-consumidores. Desde sempre as plantas desenvolveram adaptações morfofisiológicas contra a herbivoria. É o caso, por exemplo, do desenvolvimento de tricomas, tricomas glandulares, espinhos, esclerofilia, substâncias químicas, etc., que funcionam como defesas anti-herbivoria pela repulsa, pouca palatabilidade e fraca

digestibilidade que criam. Deste modo, os herbívoros evitam comer certas plantas e selectivamente comem outras, ou adaptam-se e arranjam forma de rodear estas defesas. É interessante realçar que, quanto mais limitante é o habitat, mais especializações anti-herbivoria são desenvolvidas e, duma maneira geral, as plantas possuem mais do que um tipo de defesa.

As preferências dos herbívoros podem estar relacionadas não só com a palatabilidade como também por interacções hormonais. As interacções hormonais entre plantas e animais ocorrem a diferentes níveis e dependem da capacidade das substâncias químicas activas interagirem com diferentes tipos de organismos. O conhecimento das interacções hormonais entre plantas e animais veio de estudos entomológicos e da descoberta de que 1 ou 2 classes de hormonas de insectos estão presentes nas plantas (Harborne, 1992). A sua função é ainda especulativa mas é possível que a sua deliberada produção tenha como objectivo a interferência na metamorfose dos insectos e, por isso, na sua reprodução. De entre as hormonas de insectos produzidos pelas plantas estão as ecdisonas que promovem o desenvolvimento das fases larvares. Estas hormonas, bastante frequentes nas plantas, com especial importância nos fetos e nas coníferas, assemelham-se às verdadeiras hormonas dos insectos produzidas pelo seu sistema endócrino e provocam uma contínua fase larvar impedindo, assim, que as pequenas larvas comam os vegetais ou originando, mesmo a inibição do desenvolvimento de gónadas maduras (Howe & Westley, 1988). Mais recentemente foi extraída do agerato (*Ageratum houstonianum*) uma hormona anti-juvenil, substância capaz de originar o desenvolvimento mais precoce das fases larvares dos insectos com a formação de insectos adultos estéreis, reduzindo, assim, o tempo de forte herbivoria por parte das larvas e ao mesmo tempo a reprodução dos insectos (Harborne, 1992).

As defesas anti-herbivoria mais importantes são as que envolvem produtos secundários do metabolismo, assim chamados para se distinguirem dos produtos primários que são regularmente formados

como componentes dos principais processos metabólicos, tais como a respiração ou fotossíntese. Estes produtos, apesar de representarem gastos energéticos consideráveis, constituem investimentos importantes que asseguram a sobrevivência das plantas, em especial as que vivem em habitats pobres e de stress climático acentuado. Alguns destes produtos são sintetizados nas primeiras fases do desenvolvimento das plantas, são constitutivas; elas incluem a maioria das defesas mecânicas e alguns compostos químicos que reduzem a digestibilidade ou são mesmo tóxicos para os animais (tabela 2). Outros só são sintetizados quando necessário, como reacção imediata ao dano causado, são indutivas (Howe & Westley, 1988); por exemplo, as proteinases inibidoras ou outros produtos químicos, embora a lista possa vir a ser maior se se descobrir que muitas das toxinas até agora incluídas nas constitutivas, sejam efectivamente induzidas.

A herbivoria, consumo total ou parcial duma planta pelo consumidor, é, assim, considerada por muitos autores como uma interacção negativa. No entanto, ela pode ter papel relevante na distribuição da vegetação e inclusivé estimular a produtividade. Por outro lado, é de realçar que existem interacções mutualistas não simbióticas de grande importância ecológica, entre herbívoros e plantas: a polinização, a dispersão de sementes e a protecção de plantas, realizada por determinadas espécies de formigas (tabela 3). Ao contrário da polinização e da dispersão das sementes, a defesa mutualista das formigas é bastante específica. Estas formigas, ao protegerem as plantas encontram não só néctar mas também abrigo e comida. Este tipo de adaptação anti-herbivoria por parte das plantas é o mais desenvolvido e interessante que se conhece, pois não envolve a produção de produtos secundários tóxicos (Howe & Westley, 1988).

Em resposta aos aleloquímicos, os herbívoros tornaram-se especializados e foram capazes de utilizar os produtos químicos obtidos das plantas de que se alimentam para os utilizar contra os seus predadores. Noutros casos são capazes de os tomar e imobilizar para evitar os seus efeitos tóxicos. Muitos outros fenómenos tais como



Tabela 2. Produtos vegetais que reduzem a herbivoria. Adaptado de Howes & Westley (1988).

Grupos químicos	Descrição	Papel defensivo
	<b>Reduzem quantitativamente a digestibilidade</b>	
Celulose	Carboidrato	Necessita flora intestinal para digestão
Hemicelulose	Carboidrato	" Liga-se a proteínas e carboidratos
Lenhinas	Polímeros fenólicos	
Taninos	Polímeros fenólicos	Liga-se a proteínas
Sílica	Cristais Inorgânicos	Indigesto
	<b>Toxinas qualitativas</b>	
Alcalóides	Compostos azotados	Muitos; Alguns param a produção de DNA e RNA
Aminoácidos tóxicos	Análogos de aminoácidos	Competem com aminoácidos e proteínas
Cianogénios	Glicósidos que libertam HCN	Param a respiração mitocondrial
Glucosinatos	Sais de N e K	Muitos; desordens endócrinas
Proteinases Inibidoras	Proteínas ou polipéptidos	Ligam-se a centros activos de enzimas
Terpenóides	Polímeros	Muitos; alguns param a respiração

avisos, pigmentações de protecção ou mimetismo estão relacionados com a natureza dos químicos que os animais obtêm das plantas ou pelo seu próprio metabolismo. De facto, os animais, desde os insectos até aos vertebrados, também são capazes de fabricar os seus próprios produtos usando-os na defesa contra predadores. Estes animais, possuidores de substâncias tóxicas ou venenosas, desenvolvem pigmentações que servem de aviso aos predadores. Noutros casos, espécies desprotegidas são capazes, por mimetismo, de desenvolver cores semelhantes enganando, assim, os predadores. O mimetismo pode ser desenvolvido individualmente ou em espécies afins, originando um caso de defesa de grupo (Raven & Johnson, 1989).

As interacções positivas englobam-se nas relações simbióticas, definidas como relações em que dois ou mais organismos vivem sempre

associados. Exemplos de simbioses são por exemplo os líquenes, as micorrizas, as associações de bactérias ou actinomicetes com raízes de certas plantas ou mesmo os bancos de corais, que envolvem a presença de animais e algas, que, em conjunto, contribuem para a produtividade da associação. Alguns autores consideram que também o parasitismo é um caso de simbiose, uma vez que pressupõe a associação entre dois organismos. No entanto, neste caso, uma espécie beneficia da associação, enquanto a outra é prejudicada. Há também quem considere que o parasitismo é um caso de predação (Raven & Johnson, 1989).

O comensalismo é um tipo de simbiose em que, na natureza, os indivíduos de uma espécie estão fisicamente ancorados aos indivíduos da outra. Por exemplo os epífitos, plantas que crescem nos ramos das outras, vários animais marinhos, como as lapas, que vivem em cima de grandes cetáceos e que assim são transportados de um lado para

Tabela 3. Importantes mutualismos entre plantas e animais. Adaptado de Howes & Westley (1988).

Interação	Vantagem para as plantas	Vantagens para os animais
Polinização	Fertilização cruzada	Néctar ou/e pólen como alimento para insectos, aves e mamíferos; aromas que funcionam como feromonas para certas abelhas
Dispersão de sementes	Evita que as sementes e plântulas sejam comidas ou atacadas por patógenos; germinação facilitada	Comida para insectos ou vertebrados que digerem frutos do tipo baga
Protecção pelas formigas	As formigas matam ou desencorajam os herbívoros; ajudam a competição com outras espécies vege-tais	Comida de nectários extra-florais, e outros produtos ricos em proteínas; abrigo

o outro, ou mesmo os pequenos peixes tropicais que vivem associados às anémonas (Raven & Johnson, 1989).

A exsudação de aleloquímicos ao nível das raízes dos vegetais, em especial na rizosfera, tem papel importante na selecção da população de microrganismos podendo actuar como selectores de determinadas associações simbióticas mutualistas ou como inibidores de parasitas ou mesmo patogénicos. A análise da ocorrência de associações mutualistas entre plantas e fungos ou bactérias nas comunidades naturais, mostra

que são mais a norma do que a exceção. Mais de 90% das plantas formam associações com fungos formando micorrizas, com papel crucial para a tomada de fósforo e azoto. Grande número de espécies de Leguminosas têm bactérias fixadoras de  $N_2$  atmosférico do género *Rhizobium* como hospedeiros, formando nódulos radiculares. Por outro lado, muitas plantas lenhosas, arbustivas ou arbóreas, formam associações fixadoras de  $N_2$  com um actinomicete do género *Frankia*, dando origem a associações chamadas actinorrizas. Para além destas associações outras há em que as bactérias vivem em associação mutualista com raízes das plantas sem as penetrarem, mas intimamente ligadas, como é o caso de bactérias que fixam o  $N_2$  em vida livre, como o *Azotobacter* ou *Azospirillum*. Este tipo de associações é denominada rizocenose. As evidências fósseis das associações micorrízicas (Stubblefield et al., 1987) e fixadoras de  $N_2$  atmosférico (Sprent & Raven, 1985) sugerem que a selecção favoreceu fortemente este tipo de mutualismos (Read, 1993).

O impacto destes mutualismos na produção vegetal é proporcional à grandeza e natureza das limitações nutricionais a que as plantas estão sujeitas. Torna-se progressivamente maior à medida que a quantidade de azoto e fósforo decresce ao nível do solo. As mudanças das limitações nutricionais que se desenvolvem ao longo das sucessões primárias e secundárias leva a uma comparável sequência de comunidades dependentes de simbioses. Enquanto as plantas pioneiras da sucessão, que se estabelecem sem competição e na sua maioria em ecossistemas com baixo potencial de inóculo, são frequentemente não micorrizadas, elas são progressivamente substituídas por outras com hospedeiros (Read, 1993).

Nos ecossistemas naturais, os microorganismos responsáveis pelos ciclos biogeoquímicos do C, N, S e outros elementos, são "peças" importantes do ecossistema solo pois têm papel fundamental nos processos biogeoquímicos, formação do humus, transformação de compostos e energia. Como a sua identificação e caracterização envolve ainda problemas metodológicos são normalmente referidos não como organismos, mas antes como grupos fisiológicos. Daí que a ecologia

microbiana não aborde a dinâmica de espécies microbianas mas sim de grupos funcionais, actualmente ainda muito pouco conhecidos, especialmente no que respeita à sua tolerância e sensibilidade aos factores ambientais e interacção com grupos funcionais de outros organismos (Meyer, 1993).

Também os parasitas têm capacidade para induzir marcadas mudanças na dinâmica das populações hospedeiras através da acção de forças selectivas que aumentam a mortalidade, reduzem a fecundação e diminuem a capacidade de competição. Experiências com plantas agrícolas têm mostrado os efeitos que nemátodos, fungos, bactérias e vírus têm nas plantas hospedeiras, mas estas informações não são suficientes para nos dar indicações acerca da sua importância no funcionamento dos ecossistemas naturais. Existem já evidências (Van der Putten, 2000) que mostram que os fungos parasitas são as forças selectivas que mais contribuem para a diversidade dos ecossistemas. Esta acção faz-se sentir a dois níveis: genético e estrutural. A nível genético os patogénicos afectam a diversidade intraespecífica e os padrões geográficos de distribuição da resistência, ao longo duma gama de espécies. Ao nível estrutural têm papel fundamental na fragmentação das populações e na diversidade das comunidades (Van der Putten, 2000). Neste contexto, não se pode excluir a sua acção no funcionamento e dinâmica dos ecossistemas, especialmente nas fases pioneiras e intermediárias da sucessão.

As interacções de espécies acabam por constituir um continuum com muitos casos intermédios, por exemplo entre o comensalismo e o parasitismo, mas de tal forma importantes que são capazes de determinar o padrão de distribuição das espécies nos ecossistemas. O conhecimento de todas estas relações é a base da compreensão dos fenómenos complexos que caracterizam a dinâmica do ecossistema.

### **Dinâmica e Funcionamento nos Ecossistemas**

Os ecossistemas são sistemas abertos que funcionam como uma unidade ecológica, definida fundamentalmente pela sua dinâmica. À medida que

o ecossistema amadurece passa a haver um aumento da sua biomassa total mas uma diminuição da sua produtividade líquida. Este processo gradual faz parte da tendência geral que os ecossistemas possuem para evoluírem ao longo do tempo, desde sistemas simples a outros mais complexos.

Durante muito tempo, em ecologia considerou-se que os ecossistemas mais complexos eram também os mais estáveis. No entanto há um continuum de forças que podem actuar num sistema, capazes de originar pequenas limitações à formação de biomassa - stress - ou de destruir total ou parcialmente a biomassa - perturbação. A inércia, resistência que um sistema oferece à mudança em condições de perturbação, é diferente da resiliência que diz respeito à capacidade dum sistema recuperar as suas características originais após perturbação (Dell et al., 1986).

A teoria pressupõe que os sistemas que possuem diferente número de espécies e diferentes interacções poderão diferir em estabilidade, variabilidade e resiliência. As populações podem apresentar menor variabilidade (flutuam menos) nas cadeias alimentares ricas em espécies com muitas ligações tróficas alternativas, porque exploram grande abundância de recursos. Isto equivale a dizer que, nos sistemas com grande biodiversidade, há pouca redundância porque o elevado número de espécies serve para diluir as variações que surjam. Pelo contrário, sistemas com baixa diversidade têm menor capacidade tampão quando há desaparecimento de espécies (Lawton & Brown, 1993).

De acordo com o modelo de Erlich & Erlich (1981), todas as espécies têm papel relevante na integridade da Biosfera, de modo pequeno mas significativo. Daí haver limites relativamente ao número de espécies que podem desaparecer ou ser eliminadas antes do sistema colapsar. Nesta hipótese, chamada "hipótese do rebite" ou "rivet hypothesis" os autores comparam as espécies a rebites na estrutura dum avião. Um ecossistema é constituído por várias espécies que interagem e funcionam dando estabilidade ao sistema. Mesmo sob diferentes

pressões elas podem funcionar como um todo e apresentar resiliência. De igual forma, num avião, os rebites da estrutura, apesar de sujeitos a diferentes forças estão colocados de modo a não saírem; a perda de um, por exemplo na asa do avião, pode eclodir num acidente grave. De acordo com esta teoria, um sistema biológico só responderia de forma catastrófica; o que não é o caso, uma vez que no sistema existem mecanismos de adaptação. As espécies não são "colocadas" no sistema como os rebites no avião; elas competem e estabelecem-se nos habitats adequados ao seu crescimento. Depois de instaladas podem modificar as condições do ecossistema, proporcionando o estabelecimento de outras espécies. Nesta sucessão de espécies e comunidades surgem "feedbacks" provocados pela limitação de recursos, que têm efeito estabilizador no ecossistema (Hobbie et al., 1993).

A redução da biodiversidade é hoje acelerada pela destruição de habitats naturais. Esta perda merece preocupação porque a biodiversidade é uma "biblioteca genética" mantida pelos ecossistemas naturais, que nos fornecem "serviços" ainda muito pouco valorizados, tais como: controlo do clima regional, formação e manutenção do solo e ciclos biogeoquímicos, manutenção da composição atmosférica e controlo de pragas (Erlich & Wilson, 1991; Constanza et al., 1997). Neste contexto as espécies e a diversidade genética são críticas e fundamentais para se poder continuar a usufruir do benefício que os ecossistemas nos dão (Constanza et al., 1997).

As comunidades não são conjuntos de espécies ao acaso, nem mesmo nos sistemas aquáticos (Erlich, 1993; Steinberg & Geller, 1993). São antes constituídas por espécies com estreitas ligações funcionais através das quais se podem estabelecer relações mais gerais entre forma e função, desde que suficientemente estudadas e compreendidas a diferentes níveis do ecossistema (Körner, 1993). As correlações estabelecidas, com base em características de espécies vegetais funcionalmente agrupadas, oferecem a possibilidade de predição de processos ecológicos importantes. É neste contexto que surge a noção de espécies-chave ou essenciais

(Bond, 1993) que podem ser olhadas como grupos funcionais sem representação redundante. Elas são chave ou essenciais porque exercem um controlo desproporcional dentro do ecossistema, podendo originar mudanças acentuadas na estrutura das comunidades e no funcionamento dos ecossistemas, se eliminadas (Bond, 1993). Este tipo de espécies, de grande impacto no ecossistema, aparecem em todos os grupos desde os produtores aos consumidores e decompositores. Espécies que limitem a regeneração duma espécie dominante na comunidade ou espécies que afectem o regime de perturbação ou estabilidade de recursos podem ser consideradas neste grupo (Schulze & Mooney, 1993). Elas são importantes para a manutenção da integridade e estabilidade dos ecossistemas.

Os cientistas cedo reconheceram que a diversidade é importante para a variabilidade e manutenção dos processos ecológicos e para a resistência a mudanças externas. A noção de perda de diversidade é muitas vezes acompanhada por teorias que defendem que esta perda ameaça a integridade ecológica, o ambiente se torna frágil ou que a estabilidade do ecossistema fica afectada. A perda de espécies arrasta menor complexidade do sistema e conseqüentemente perda de estabilidade. Há, no entanto, larga controvérsia entre estabilidade e complexidade devido aos diferentes significados que estas palavras podem ter (Pimm, 1984). Muitos estudos analisam a estabilidade a diferentes níveis da organização ecológica, daí discutir-se a estabilidade de populações, composição das comunidades, ou biomassa das comunidades. O termo estabilidade é também muitas vezes relacionado com as diferentes estruturas das comunidades, ou sua complexidade, no seu sentido mais reducionista (Westman, 1986). Complexidade está associada ao número de espécies, ao grau de ligações interespecíficas ou à abundância relativa das espécies dentro das comunidades (Pimm, 1993).

Actualmente, a estabilidade pode ser caracterizada pela capacidade de resiliência e variabilidade das populações (Pimm, 1993). Uma alta resiliência é sinónimo de estabilidade, i.e., quanto mais estável é um

sistema mais rápido retoma as suas características após uma perturbação. No entanto, a capacidade de resiliência depende de vários factores, entre eles a complexidade do sistema, ou seja a densidade de espécies e suas interações. Por exemplo, quando há perturbação num grupo de espécies a sua capacidade de resiliência depende da resiliência das outras espécies com que estão interligadas. A variabilidade dum sistema depende também de um certo número de factores, entre eles a variabilidade espacial das populações e os fenómenos estocásticos (Westman, 1986; Pimm, 1993). É maior nos sistemas sujeitos a variações críticas das variáveis ambientais e depende da resiliência e da estrutura dos ecossistemas. Por exemplo, o aumento da diversidade de predadores pode reduzir a variabilidade de espécies sobre as quais eles exercem a sua acção. Neste contexto, a menor complexidade dos sistemas pode levar a uma maior variabilidade e resiliência (Pimm, 1993).

Os ecossistemas mediterrânicos, cuja evolução e dinamismo são o resultado duma acção directa do Homem, são dos ecossistemas que apresentam maior resiliência. Por essa razão, o estudo deste processo permite a previsão das respostas de tais sistemas à variedade de perturbações impostas pelo Homem. A resiliência constitui, assim, uma ponte entre a teoria e a aplicação em ecologia, permitindo focar os aspectos indutivos da ciência (Grubb & Hopkins, 1986).

O impacte ambiental da exploração do ecossistema tem implicações económicas e éticas, nomeadamente no que respeita à perda da diversidade genética e à mudança climática. Embora tendo presente a noção de produção cada vez se assiste mais à necessidade do equilíbrio sustentável do sistema, que é relevante para o funcionamento do ecossistema global. O objectivo mais importante é estabelecer o compromisso entre a necessidade de manter a produção ao longo do tempo e a protecção e conservação do ambiente, mantendo o uso eficiente dos recursos disponíveis. Para o ecólogo, o conceito de ecossistema sustentável, embora ainda pouco



compreendido, pode trazer alguma informação acerca da resposta dos ecossistemas à mudança climática global.

## **A Biosfera e a Mudança Climática Global**

O reconhecimento de que o homem tem papel fulcral na mudança climática global tem sido um dos aspectos mais significativos das últimas décadas. De facto, tomou-se consciência de que a actividade humana e muito especialmente os processos que contribuem para o aumento de gases na atmosfera - têm a potencialidade de trazer alterações a longo termo, por vezes irreversíveis, no nosso ambiente físico e biológico. Os efeitos destas mudanças físicas e químicas na atmosfera, nos fluxos de energia, no clima global e no nível das águas do mar estão interligados por fenómenos biológicos à escala global numa forma ainda mal compreendida.

Uma alteração no uso da terra é reconhecido no Programa Internacional da Geosfera e Biosfera (IGBP) (<http://www.igbp.kva.se>), como um dos factos mais importantes na mudança climática global, mas requer ainda grande investigação. A tradicional agricultura de abandono ganhou má reputação, porque a limpeza de novas áreas de terreno para a agricultura se faz através das práticas de corte e queima, provocando fortes emissões de CO<sub>2</sub> para a atmosfera. Igualmente, a intensificação agrícola leva a grandes "outputs" de CO<sub>2</sub> provenientes da oxidação da matéria orgânica. Sistemas sustentáveis parecem ser aqueles que minimizam os efeitos deletérios sobre o ambiente, ao mesmo tempo que asseguram as produções requeridas pelos agricultores (Swift & Anderson, 1993).

Recentes estudos têm mostrado que a vulnerabilidade dos sistemas agrícolas à mudança climática global parece apresentar disparidade entre países desenvolvidos e subdesenvolvidos. Testando as condições climáticas globais em diferentes zonas do globo, incluindo os efeitos combinados da mudança climática global e o aumento do CO<sub>2</sub> na produção e na eficiência do uso da água, verificou-se que a produção agrícola diminuiria moderadamente nas latitudes mais baixas,

onde se encontram os países mais subdesenvolvidos, e aumentaria consideravelmente nos países mais desenvolvidos (Rosenzweig & Parry, 1994). Por outro lado, simulando os cenários da mudança climática global de acordo com os dados do IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (<http://www.ipcc.ch>) verificam-se efeitos moderadamente negativos na produção cerealífera mundial, mesmo quando os efeitos directos do CO<sub>2</sub>, nível de desenvolvimento das explorações agrícolas e desenvolvimento tecnológico futuro são tomados em consideração. A única possibilidade de aumentar a produção é a instalação de rega o que, obviamente, acarreta custos económicos e ambientais difíceis de contabilizar (Rosenzweig & Parry, 1994). Os resultados destes estudos realçam, assim, implicações consideráveis para a futura distribuição mundial dos recursos alimentares e para o aumento da vulnerabilidade de países subdesenvolvidos. Mostram ainda a necessidade de estudos interdisciplinares no sentido de aumentar os conhecimentos acerca das interacções biológicas e sócio-económicas que podem resultar da mudança climática global.

Muito menos se sabe, porém, dos efeitos da interacção do aumento de CO<sub>2</sub>, temperatura elevada e stress hídrico sobre as comunidades naturais. Inicialmente, vão provavelmente afectar a variabilidade genética ao nível das populações, provocando a sua fragmentação e diminuindo a diversidade das espécies e paisagens. As espécies presentes na vegetação natural podem não estar adaptadas a estas novas combinações de constrangimentos ambientais derivados da mudança climática global ou podem encontrar-se tão longe dos locais mais adequados à sua sobrevivência que ficam impossibilitadas de os colonizar (McNaughton, 1993). As comunidades daí resultantes deverão ser pobres em espécies e altamente susceptíveis à invasão de infestantes, herbívoros, patogénios e predadores que, em termos ecológicos, poderão restaurar a diversidade, até certo ponto (Schulze & Mooney, 1993). O gradual depauperamento da flora e da fauna pode, eventualmente, levar a certos tipos de ruptura de funcionamento dos ecossistemas, como os que foram encontrados em investigações

teóricas de modelação ecológica (McNaughton, 1993; Hobbie et al., 1993). Há evidências de que a diversidade biótica quer em termos de diversidade genética de populações, quer em termos de diversidade de habitats e paisagens é crítica para a manutenção dos ecossistemas naturais e agrícolas (Myers et al., 2000; Pimm & Raven, 2000).

Existe ainda outro processo biológico que ameaça igualmente a mudança global da biosfera, provavelmente com mais impacto do que qualquer outro, o crescimento da população mundial. De facto, não há dúvidas de que o crescimento da população mundial é mais catastrófico do que qualquer antecipação ou predição da mudança climática global a curto prazo. Para além dos resultados directos da expansão urbana, o crescimento da população mundial é por si a força motriz que leva ao corte das florestas para aumentar a área de produção, e ao aumento das necessidades de energias não renováveis. A solução científica para o crescimento da população está já estabelecida, mas factores sociológicos, políticos e económicos têm papel crucial na resolução ou no adiar deste problema (Chaloner, 1991). O efeito do crescimento da população sobre a sociedade humana foi já sentido mesmo antes que os aspectos da mudança climática global se tornassem claros.

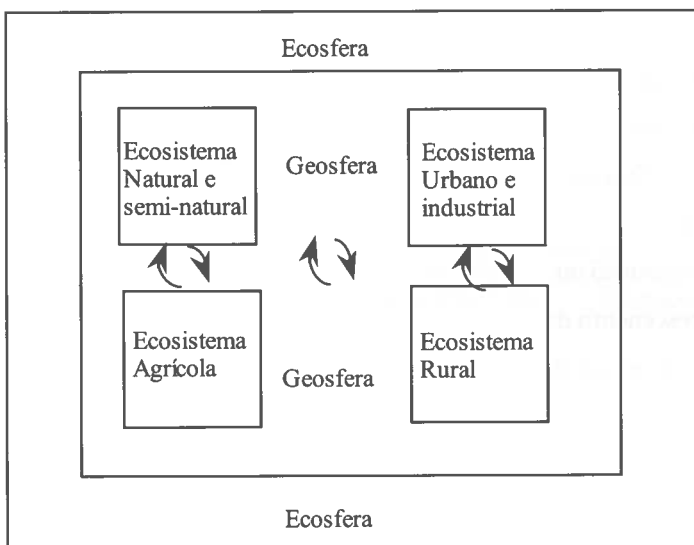
## Conclusões

Neste texto procurou evidenciar-se os diferentes aspectos que controlam e regulam o funcionamento dos ecossistemas, dando realce, na parte final, ao potencial impacto da mudança climática global no fornecimento de alimento a nível mundial e na transformação das paisagens, em geral. Verifica-se, assim, a necessidade duma posição holística de conservação e recuperação dos ecossistemas de forma a manter-se a diversidade biológica e a produtividade dos ecossistemas como um todo. Esta posição deve ser baseada numa coordenada e eficiente educação ambiental. O verdadeiro nível de atenção da ecologia é o ecossistema global. Muitas vezes investe-se em esforços inúteis de análise de aspectos excessivamente parciais que estão sob o controlo de outros mecanismos que se ignoram completamente porque só se reconhecem e operam a níveis mais amplos, que não se presta atenção.

Para se alcançar um estudo completo do ecossistema há que desenvolver investigação interdisciplinar. No entanto, na maioria dos casos, a abordagem é feita mais sob a forma multidisciplinar sem interacção entre si. Isto deve-se ao facto dos termos multidisciplinar e interdisciplinar serem usados indiscriminadamente sem perfeita distinção. O objectivo é a interdisciplinariedade mas, a realidade, é a multidisciplinariedade.

O conceito de ecossistema tem grande valor e importância *per se*, quer do ponto de vista político no ordenamento do território, quer do ponto de vista científico no desenvolvimento da compreensão das mudanças globais impostas pelo homem. Torna-se, por isso, cada vez mais importante desenvolver um verdadeiro esforço interdisciplinar no estudo do comportamento e dinâmica dos ecossistemas para se poder criar um planeamento e ordenamento integrado da ecosfera (Fig. 14), mais elevado nível de organização, que engloba a biosfera, a tecnosfera e a geosfera (Naveh,1987).

Fig. 14. Ecosfera e suas interrelações, segundo Naveh (1987).



## Referências

- Aber, J.D. & Melillo, J.M. 1991. Terrestrial Ecosystems. Saunders Publishing. Philadelphia, Tokyo. ISBN 0-03-047443-4
- Barbour, M.G., Burk, J.H. & Pitts, W.D. 1980. Terrestrial Plant Ecology. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc.
- Bredemeier, M. Ulrich, B. 1992. Input/output - Analysis of Ions in Forest Ecosystems. *In: Responses os Forest Ecosystems to Environmental Changes.* Teller, A., Mathy, P. & Jeffers, J.N.R. (eds.). Elsevier Applied Science. pp: 229-243.
- Chaloner, W.G. 1991. Global Change and The Biosphere: Introduction. Annals

of Bot. 67 (Suplement 1): 1-3

Chapin, F.S. III, Moilanen, L. & Kielland, K. 1992. Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature* 361: 150-153.

Constanza, R., D'Arge R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O' Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G. Sutton, P & van der Belt, M. 1997. The value of world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.

Dansereau, P. 1980. *Ecologia Aplicada ao Ordenamento*. Centro de Engenharia Biológica. Centro de Estudos Geográficos. Catarino, F.M., Daveau, S., Pereira, A. R. Cabral de Mello, A., Correia, A.I. (eds.)

Deléage, J.P. 1991. *História da Ecologia. Uma Ciência do Homem e da Natureza*. Publicações D. Quixote. Nova Enciclopédia.

Dell, B., Hopkins, A.J.M., Lamont, B.B. 1986. *Resilience in mediterranean-type ecosystems*. Junk Publishers. Dordrecht.

Ehrlich, P.R. & Erlich, A.H. 1981. *Extinction. The causes and the consequences of the disappearance of species*. Random House, N.Y.

Ehrlich, P.R. & Wilson, E.O. 1991. *Biodiversity Studies: Science and Policy*. *Science* 253: 758-762.

Ehrlich, P.R. 1993. Foreword. *Biodiversity and Ecosystem Function: Need We Know More?* *In: Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) *Ecological Studies* 99. Springer Verlag. Berlin. pp: VI-XI.

Grubb, P.J. & Hopkins, A.J.M. 1986. *Resilience at the level of the plant community*. *In: Resilience in mediterranean-type ecosystems*

Dell, B., Hopkins, A.J.M., Lamont, B.B.(eds.). Junk Publishers. Dordrecht.

Harborne, J.B. 1992. *Introduction to Ecological Biochemistry*. 4th Edition. Academic Press. London.

Hobbie, S.E., Jensen, D.B. & Chapin III, F.S. 1993. *Resource Supply and Disturbance as Controls over Present and Future Plant Diversity*. *In: Biodiversity*

- and Ecosystem Function. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) *Ecological Studies* 99. Springer Verlag. Berlin. pp: 385-408.
- Holling, S.C. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1-24.
- Howe, H. F. & Westley, L.C. 1988. *Ecological Relationships of Plants and Animals*. Oxford University Press. N.Y., Oxford.
- Jarvis, P.G. 1987. Water and carbon fluxes in ecosystems. *In: Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis*. Schulze E.D. & Zwölfer H. (ed.) *Ecological Studies* 61. Springer Verlag. Berlin.
- Kormondy, E. J. 1996. *Concepts of Ecology*. 4th Edition. Prentice Hall Publishers. N.J.
- Körner, Ch. 1993. Scalling from Species to Vegetation: The Usefulness of Functional Groups. *In: Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) *Ecological Studies* 99. Springer Verlag. Berlin. pp: 115-140.
- Lawton, J.H. & Brown, V.K. 1993. Redundancy in Ecosystems. *In: Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) *Ecological Studies* 99. Springer Verlag. Berlin. pp: 255-270.
- Levin, S.A. 1978. Pattern formation in ecological communities. *In: Spatial pattern in plankton communities*. Steele JA (ed) Plenum, New York pp 433-470.
- Likens, G.E. 1992. Some applications of the ecosystems approach to environmental problems and resource management. *In: Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes*. Teller, A., Mathy, P. & Jeffers, J.N.R. (eds.). Elsevier Applied Science. pp: 16-31.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.

- Margalef, R. 1968. Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press, Chicago, 112p.
- McNaughton, S.J. 1993. Biodiversity and Function of Grazing Ecosystems. *In: Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) Ecological Studies 99. Springer Verlag. Berlin. pp: 361-383.
- Meyer, O. 1993. Functional groups of microorganisms. *In: Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) Ecological Studies 99. Springer Verlag. Berlin. pp: 67-96.
- Miller, G. 1990. Living in the Environment. Wadsworth Publishing Company. Belmont, California, USA.
- Moore, P.B. & Chapman, S.B. 1986. Methods in Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications. London.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, G.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Naveh, 1987. Landscape ecology, management and conservation of european and levant mediterranean uplands. *In: Plant Response to Stress*. Tenhunen, J., Catarino, F. Lange, O., Oechel (eds.). NATO Ecological Series. Springer Verlag. Berlin.
- Nicolis, G. 1991. Non-linear dynamics, self-organizing and biological complexity. *In: Perspectives on biological complexity*. Solbrig, O.T. Nicolis, G. (eds) IUBS, Paris, pp: 7-49.
- Nicolis, G.; Prigogine I. 1989. Exploring Complexity. An Introduction. Freeman, New York.
- Odum, E. 1971. Fundamentals of Ecology. 3rd edition. Filadélfia. Saunders.
- Odum, H.T. 1983. Systems ecology. An Introduction. John Wiley and Sons, N.Y.
- Pimm, S.L. 1984. The Complexity and Stability of Ecosystems. *Nature* 307:

- Pimm, S.L. 1993. Biodiversity and the Balance of Nature. *In: Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) Ecological Studies 99. Springer Verlag. Berlin. pp: 347-359
- Pimm, S.L. & Raven, P.H. 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403 843-845
- Raven, P.H. & Johnson, G.B. 1989. *Biology*. Times Mirror. Mosby College Publishing. St. Louis. Toronto
- Read, D.J. 1993. Plant-microbe Mutualisms and Community Structure. *In: Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) Ecological Studies 99. Springer Verlag. Berlin. pp: 181-209
- Rosén, K. 1990. Keynote paper: Measuring nutrient input to terrestrial ecosystems. *In: Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems. Field Methods, Application and Interpretation*. Harrison, A.F., Ineson, P. & Heal, O.W. (eds.) Elsevier Applied Sciences
- Rosenzweig, C. & Parry, M.L. 1994. Potential Impact of Climate Change on World Food Supply. *Nature* 367: 133-138.
- Sarmiento, G. 1984. *Los ecosistemas y la ecosfera*. Editorial Blume. Barcelona. 1<sup>a</sup> ed.
- Schulze, E.D. & Mooney, H. A. 1993. Ecosystem Function and Biodiversity: A summary. *In: Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) Ecological Studies 99. Springer Verlag. Berlin. pp: 497-510.
- Schulze, E.D. & Zwölfer, H. 1987. Introduction to the Problem of Ecosystem Analysis. *In: Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis*. Schulze E.D. & Zwölfer H. (eds.) Ecological Studies 61. Springer Verlag. Berlin. pp: 1-10.
- Solbrig, O.T. 1992. Plant Traits and Adaptive Strategies. *In: Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) Ecological Studies



99. Springer Verlag. Berlin. pp: 97-116.

Sprent, J. & Raven, J. 1985. Evolution of nitrogen-fixing symbioses. Proc. R. Soc. Edinb. B85: 215-237.

Steinberg, C.E.W. & Geller, W. 1993. Biodiversity and Interactions Within Pelagic Nutrient Cycling and Productivity. *In: Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) Ecological Studies 99. Springer Verlag. Berlin. pp: 43-66.

Stevenson, F.J. & Cole, M.A. 1999. Cycles of the soil. Wiley Publishers NY.

Stubblefiel, S.P., Taylor, T.N. & Trappe, J.M. 1987. Fossil mycorrhizae: a case for symbiosis. Science 237: 59-60.

Sukachaev, V.N. 1959. The correlation between the concepts "Forest Ecosystem" and "Forest Biogeocenose" and their importance for the classification of forests. Silva Fennica 105: 94-97.

Swift, M.J. & Anderson, J.M. 1993. Biodiversity and Ecosystem Function in Agricultural Systems. *In: Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze E.D. & Mooney H. A. (eds.) Ecological Studies 99. Springer Verlag. Berlin. pp: 15-41.

Tamm, O. 1992 The evolution of ecosystem thinking in european ecology. *In: Responses os Forest Ecosystems to Environmental Changes*. Teller, A., Mathy, P. & Jeffers, J.N.R. (eds.). Elsevier Applied Science. pp: 5-15.

Tansley, AG. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16: 284-307.

Ulrich, B. 1987. Stability, Elasticity and Resilience of Terrestrial Ecosystems with Respect to Matter Balance. *In: Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis*. Schulze E.D. & Zwölfer H. (eds.) Ecological Studies 61. Springer Verlag. Berlin. pp: 11-48.

Van der Putten, wh 2000. Paltrogen-driven forest diversity. Nature 404:232-233

# A EVOLUÇÃO DA RESISTÊNCIA: QUANDO O "FEITIÇO" SE VIRA CONTRA O "FEITICEIRO"



**Teresa Avelar<sup>1</sup> & Margarida Matos<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Instituto Superior de Psicologia Aplicada, R. Jardim do Tabaco 34,  
1149-041 Lisboa

<sup>2</sup> Centro de Biologia Ambiental, Departamento de Zoologia e Antropologia,  
Faculdade de Ciências de Lisboa, Campo Grande, 1749-016 Lisboa,  
mmatos@fc.ul.pt

## **Introdução**

O desenvolvimento da resistência de microorganismos a antibióticos e de insectos a insecticidas ilustra claramente a necessidade de tomar em consideração processos evolutivos (e não apenas processos ecológicos) quando o Homem interfere nos processos naturais. O combate às doenças infecciosas e às "pragas" ignorou, em geral, uma perspectiva evolutiva, do que resultaram graves problemas que se irão expôr. A evolução da resistência é um dos melhores e mais bem documentados exemplos de evolução por selecção natural, sobretudo em bactérias e em organismos multicelulares, como os insectos, com tempos de geração relativamente curtos, constituindo um problema actual e futuro de manifesta gravidade. É assim pertinente fazer uma breve revisão dos fenómenos implicados na evolução da resistência.

## **Evolução da resistência a antibióticos**

Os antibióticos naturais são compostos produzidos por

microorganismos (bactérias e fungos) e por algumas plantas que, em doses muito baixas, são letais ou inibem o crescimento de bactérias e fungos. O primeiro antibiótico a ser utilizado pelo Homem foi a penicilina, produzida pelo fungo *Penicillium*, cuja acção bactericida foi descoberta por Alexander Fleming em 1929. A penicilina só começou a ser produzida em grande escala em 1944, o que

constituiu uma autêntica revolução na medicina, tornando tratáveis e curáveis doenças infecciosas que até aí eram frequentemente mortais: tuberculose, febre tifóide, pneumonias, meningites, etc.

Posteriormente foram sendo descobertos outros antibióticos, produzidos por microorganismos (e.g. cefalosporinas, pelo fungo *Cephalosporium*; estreptomycinas, tetraciclina, cloranfenicol, rifamicina, vancomicina, etc., produzidas por bactérias *Streptomyces*). Hoje em dia grande parte dos antibióticos resultam da modificação química de certas substâncias naturais, ou são totalmente sintéticos, como as sulfonamidas. Muitos dos progressos da medicina moderna só foram possíveis devido à protecção fornecida pelos antibióticos, e.g. tratamento de queimaduras graves, quimioterapia, cirurgias complexas, transplante de órgãos, etc.

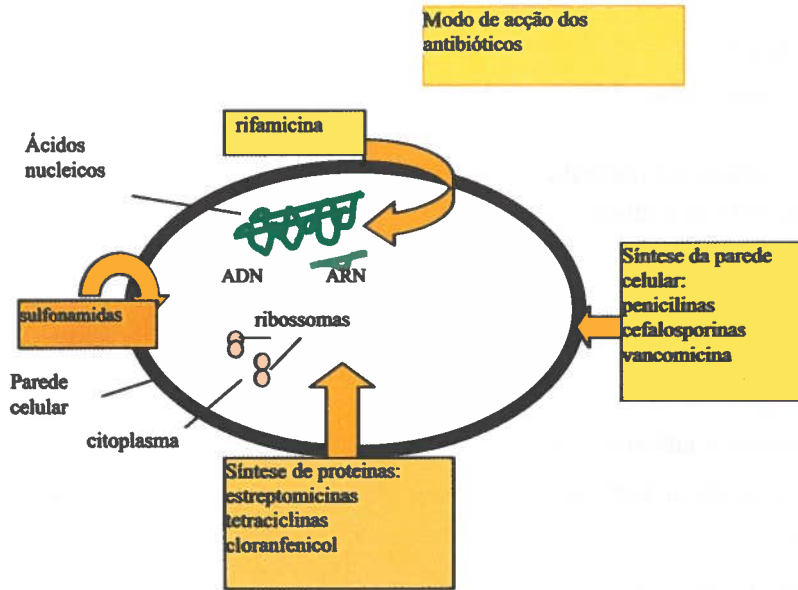


Figura 1. Modos de acção e estruturas alvo de diferentes tipos de antibióticos (adaptado de Neu, 1992).

Os antibióticos têm vários tipos de efeito sobre as bactérias (Neu, 1992; Madigan et al., 2000; Walsh, 2000; Fig. 1):

- **Modo de acção dos antibióticos**
- Os antibióticos têm vários tipos de efeito sobre as bactérias (Neu, 1992; Madigan et al., 2000; Walsh, 2000; Fig. 1):
- Inibem as enzimas (transpeptidases) que são necessárias para a síntese da parede celular bacteriana, a qual inclui compostos químicos não presentes em organismos eucarióticos. As penicilinas e as cefalosporinas agem a este nível; a vancomicina actua sobre o substrato peptídico.

-Interferem com a síntese de proteínas (geralmente afectando especificamente os ribossomas bacterianos): e.g. estreptomicinas (pouco usadas no presente), tetraciclins e cloranfenicol.

-Interferem com a síntese dos ácidos nucleicos (e.g. a rifamicina, que impede a transcrição do ADN em ARN, ou a ciprofloxacina, que inibe uma enzima necessária durante a duplicação do ADN).

- Interferem com o metabolismo celular, e.g. as sulfonamidas inibem a síntese de ácido fólico.

#### • Uso e abuso dos antibióticos

No auge da "era dos antibióticos" estes foram indiscriminadamente receitados durante demasiado tempo, inclusive para doenças tão pouco perigosas como constipações e gripes que, sendo de origem viral, não são dominadas por antibióticos. Por outro lado o seu emprego profilático generalizou-se em hospitais e em muitos casos de doença, sem sequer ter sido identificada a bactéria responsável

(Levin & Anderson, 1999; Cohen, 2000). Por exemplo, segundo Levy (1998), um terço das receitas prescrevendo antibióticos nos Estados Unidos não são necessárias. Além disso, em muitos casos de má prática médica, os tratamentos com antibióticos são interrompidos indevidamente pelo paciente mal os sintomas desaparecem. Isso é patente no caso do tratamento da tuberculose (o qual deveria ser prolongado durante 6 a 12 meses), e.g. em diversos locais dos Estados Unidos (Fig. 2).

Dado que as bactérias têm um tempo de geração muito curto, da ordem de horas ou dias, podem responder muito rapidamente à pressão selectiva que a acção dos antibióticos representa. Dificilmente poderíamos ter criado condições mais favoráveis para a evolução da

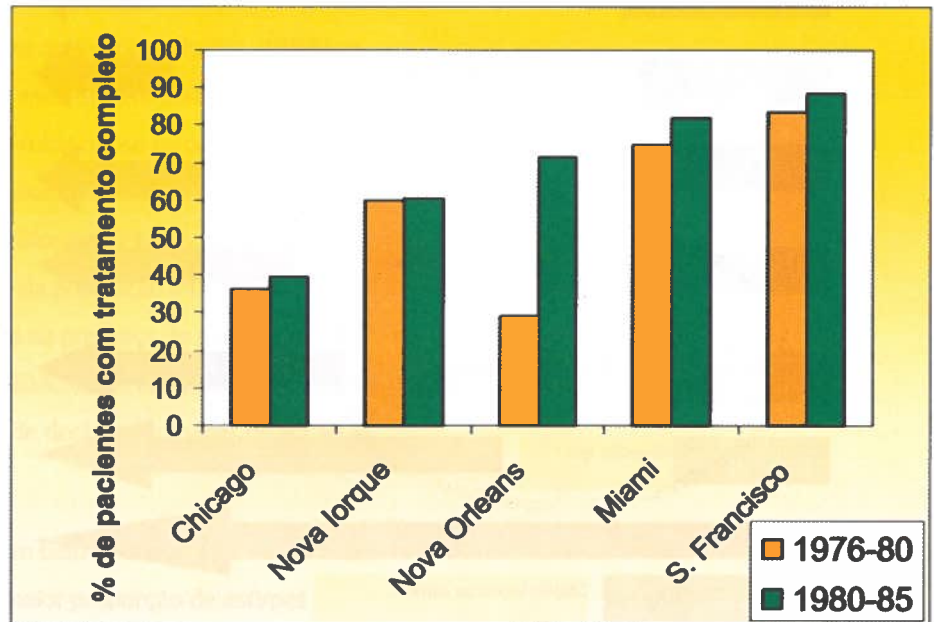


Figura 2. Percentagem de pacientes que completaram 12 meses de tratamento antibiótico contra a tuberculose em diferentes locais dos EUA entre 1976 e 1985 (dados de Bloom & Murray, 1992).

resistência. Por um lado, multiplicam-se as ocasiões em que bactérias contactam com antibióticos, devido à prescrição indiscriminada; por outro lado, a pressão selectiva que se exerce permite facilmente a sobrevivência de estirpes mesmo parcialmente resistentes, que não são eliminadas porque a aplicação do antibiótico é interrompida precocemente. Como refere Walsh (2000), o aparecimento de resistência não é uma questão de "se vai surgir", mas "quando". Em

casos de cirurgia na cavidade abdominal, que pode ser invadida por *Staphylococcus aureus*, uma cultura desta bactéria pode-se alterar de susceptível à meticilina (penicilina semi-sintética) para resistente em 5-7 dias, e se nessa altura é aplicada vancomicina, surgem estirpes resistentes 14 dias mais tarde (Walsh, 2000).

Em resultado desta actuação existem, no presente estirpes de bactérias patogénicas resistentes a praticamente todos os antibióticos correntes (Cohen, 1992; Neu, 1992; Levy, 1998): casos

particularmente graves são a bactéria da tuberculose (*Mycobacterium tuberculosis*), espécie que causam doenças gastro-intestinais (*Enterococcus spp.*, *Salmonella spp.*) e espécies de *Staphylococcus*, implicadas em muitas doenças, desde infecções da pele a problemas intestinais, etc. (Fig. 3). Em 1941 todas as estirpes testadas de *Staphylococcus* eram susceptíveis à penicilina; em 1944 *S. aureus* já era capaz de degradar a penicilina. Hoje 95% das estirpes de *S. aureus* são resistentes a todas as penicilinas naturais.

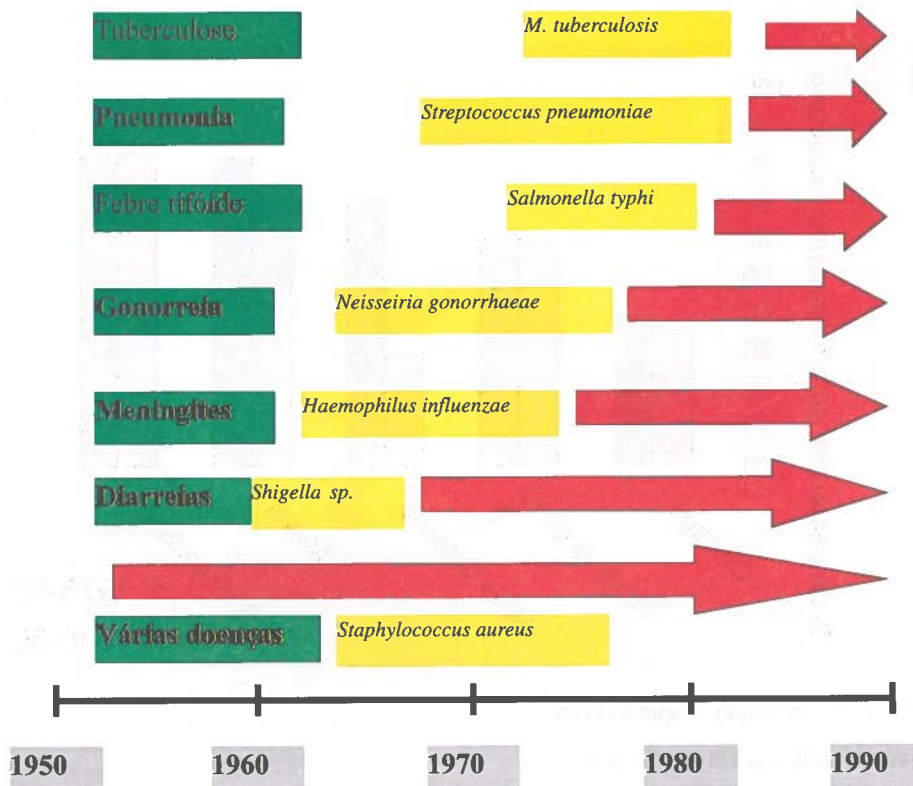


Figura 3. Emergência de resistência clinicamente significativa em algumas bactérias patogénicas. O início das setas representa o começo da resistência (Adaptado de Cohen, 1992).

Muitas também são resistentes à meticilina, à estreptomicina e às tetraciclina, sendo apenas susceptíveis à vancomicina (um dos antibióticos mais caros, que tem que ser injectado), embora já tenham surgido estirpes parcialmente resistentes a esta (Levy, 1998; Cohen, 2000). No caso de *Mycobacterium tuberculosis*, a incidência da tuberculose diminuiu espectacularmente nos países ricos e, embora menos drasticamente, nos países mais pobres, tendo sido considerada um problema praticamente "resolvido" na década de 70. No entanto, estirpes resistentes à estreptomicina haviam surgido um ano após a descoberta deste antibiótico (Davies, 1994), o que deveria ter servido de alerta. Nos anos 80, em parte devido ao aparecimento da SIDA, a incidência da tuberculose tornou a aumentar. Em 1992 a tuberculose matava 3 milhões de pessoas por ano, tantas como a malária e mais do que a SIDA (Bloom & Murray, 1992; Stokstad, 2000). Dado que um terço da população mundial está infectado com *M. tuberculosis*, está-se na presença de uma catástrofe potencial talvez mais grave do que a SIDA, o que não pode deixar de ser causa de forte preocupação e motivo de decisivas tomadas de acção à escala global..

Um exemplo que ilustra particularmente bem as consequências do abuso "preventivo" de antibióticos é que a maior proporção de estirpes resistentes ocorre em hospitais, sendo cada vez mais frequente a aquisição de infecções durante a estadia nestes locais - com a agravante de que infecções não são facilmente combatidas com antibióticos porque são precisamente devidas a estirpes resistentes (Ewald, 1994). Outro problema é que os antibióticos afectam bactérias inócuas ou benignas para o organismo. Algumas acabam por adquirir resistência e devido à alteração das relações competitivas entre elas, podem tornar-se nocivas em pacientes debilitados, como ocorreu com *Enterococcus faecalis*, *Acinetobacter* sp. e *Xanthomonas* sp. Todas estas espécies, anteriormente inócuas, podem causar septicémias, e além disso constituem "reservatórios" de resistência, a qual pode ser transferida para bactérias mais patogénicas (Levy, 1998).

Estas observações aplicam-se infelizmente a outros agentes patogénicos, não bacterianos. Por exemplo, o protozoário causador da malária, *Plasmodium sp.*, também adquiriu resistência à maioria dos medicamentos correntemente utilizados, com a excepção do mais antigo de todos, o "qinghaosu" usado na China desde há 2000 anos, extraído da planta *Artemisia annua*, mas que só começou a ser utilizado fora da China a partir de 1979 (Brown, 1992). Na sua utilização original, os extratos da planta deviam variar de caso para caso, enquanto que uma utilização a grande escala do composto purificado irá provavelmente tornar mais fácil a eventual evolução da resistência.

#### • Mecanismos de resistência

Os mecanismos que permitem às bactérias resistir à acção dos antibióticos incluem (Neu, 1992; Davies, 1994; Baquero & Blázquez, 1997; Madigan et al., 2000; Walsh, 2000):

- Alterações da permeabilidade da membrana celular, de modo que o antibiótico não chega a penetrar na bactéria.
- Modificações da parede celular, de modo que antibióticos como as penicilinas deixam de a afectar. Este processo pode ocorrer devido à modificação de proteínas que perdem a afinidade pelas penicilinas.
- Produção de enzimas que degradam o antibiótico. Por exemplo as penicilinas e as cefalosporinas têm em comum um "anel  $\beta$ -lactâmico", e as enzimas  $\beta$ -lactamases atacam esse anel.
- Alteração química do "alvo" do antibiótico, como a modificação das proteínas ribossómicas afectadas pelas estreptomicinas e cloranfenicol, ou da enzima afectado pelas sulfonamidas.
- Sobre-produção das enzimas afectados pelo antibiótico (outro modo de resistir às sulfonamidas).
- Aumento da taxa de expulsão do antibiótico para fora da célula, através de sobreprodução de proteínas da membrana, que exportam o antibiótico para fora da célula, o que ocorre frequentemente no caso da

resistência às tetraciclínas.

Por exemplo, as estirpes de *S. aureus* resistentes a antibióticos com modos de acção diferentes (como as penicilinas, as tetraciclínas e as estreptomicinas), possuem vários mecanismos de resistência: (a) têm proteínas com fraca afinidade pelas penicilinas; (b) possuem  $\beta$ -lactamases; (c) têm enzimas que degradam as estreptomicinas ou eliminam a sua afinidade pelos ribossomas; (d) têm proteínas capazes de expulsar as tetraciclínas.

#### • Implicações da resistência

A variedade de mecanismos até aqui referidos pode servir para evidenciar o "oportunismo" da selecção natural. Muitos destes mecanismos provêm de genes que já existiam nas bactérias, provavelmente com funções que originalmente podiam não ter a ver com resistência a produtos tóxicos, mas eram usados no metabolismo celular. Também é possível que esses mecanismos tivessem sido úteis em interacções com organismos produtores de antibióticos na Natureza, ou mesmo seleccionados nos próprios produtores (Davies, 1994; Baquero & Blázquez, 1997). De qualquer modo, a presença destes genes conferiu um certo grau de resistência a um ou vários antibióticos. As bactérias parcialmente resistentes puderam multiplicar-se, e mutantes com variantes mais eficazes dos genes envolvidos (por vezes simplesmente versões mais activas) aumentaram de frequência.

Um dos factores responsáveis pela rapidez do aumento da resistência foi a capacidade de muitas bactérias transmitirem genes a outras espécies, por vezes muito distantes filogeneticamente, através de plasmídeos e transposões (Levin & Lenski, 1983; Ochman et al., 2000). Os plasmídeos são elementos genéticos existentes no citoplasma das bactérias, independentes do cromossoma bacteriano, e que não só se multiplicam autonomamente a uma taxa superior à do cromossoma bacteriano (o que aumenta as probabilidades de mutações e a capacidade de disseminação destas), como podem ser transmitidos a espécies com as quais não há trocas de genes



cromossômicos. Por exemplo, muitos dos genes que codificam a produção de enzimas  $\beta$ -lactamases são transportados em plasmídeos. Embora se tenham multiplicado após a utilização maciça de antibióticos, os plasmídeos com genes conferindo resistência já existiam anteriormente: foram isolados plasmídeos com estas características a partir de estirpes congeladas em 1946 (Madigan et al., 2000). É frequente os plasmídeos conterem vários genes, cada um codificando um mecanismo de resistência diferente. Além disso, é frequente observar-se que os genes conferindo resistência são eles próprios transposões, isto é, estão flanqueados por sequências de inserção, que lhes permitem ser inseridos em diferentes locais do genoma. Isto significa que os genes de resistência podem ser obtidos por inserção a partir de outros plasmídeos, ou mesmo a partir do cromossoma de outras bactérias. É assim possível a aquisição de múltiplos factores de resistência: por exemplo, os genes cromossômicos conferindo resistência em *S. aureus* são o resultado da inserção de transposões (Neu, 1992).

Uma consequência desta facilidade de "troca genética" nas bactérias é que estirpes que nunca estiveram directamente expostas a um antibiótico podem obter genes conferindo resistência. Por exemplo, é corrente fornecer antibióticos a animais em sistemas de criação intensiva, porque os animais assim tratados crescem mais rapidamente, possivelmente devido ao controlo de doenças infecciosas pouco visíveis, às quais os animais provavelmente só são susceptíveis devido às condições de stress crónico em que são mantidos (Webster, 1994). Como muitas das bactérias que infectam o gado não afectam os seres humanos, assume-se que qualquer resistência que surja nestas não terá consequências para doenças humanas (Bonner, 1997). No entanto, já houve casos em que salmonelas e *Campylobacter* isoladas em humanos provinham de gado alimentado com antibióticos, e casos esporádicos de estirpes patogénicas de *Escherichia coli* (uma bactéria comensal dos humanos), com resistência a antibióticos usados em animais (Walsh, 2000). Além disso, são utilizados antibióticos quimicamente

semelhantes a certos antibióticos particularmente valiosos quando aplicados no Homem: na Dinamarca em 1993 foram usados 22 quilos de vancomicina na terapia humana e 19000 quilos de avoparcina (um composto quimicamente semelhante) nos animais, o que obviamente facilita o aparecimento de resistência em bactérias patogénicas (Davies, 1996). Recentemente, verificou-se que uma percentagem elevada de bactérias presentes em roedores selvagens (*Clethrionomys glareolus* e *Apodemus sylvaticus*) em Inglaterra, eram resistentes a um ou vários antibióticos (Gilliver et al., 1999). Esta observação implica que: (a) as bactérias que existem nos roedores, e que obviamente não estiveram em contacto directo com antibióticos, obtiveram os genes conferindo resistência a partir de outras espécies de bactérias; (b) os genes conferindo resistência não foram eliminados na ausência do antibiótico. Esta última observação é preocupante. Julgou-se inicialmente que os genes conferindo resistência tinham outros efeitos fenotípicos desvantajosos, o que explicava a sua raridade antes da utilização de antibióticos. Se assim fosse, na ausência do antibiótico a resistência passaria a ter custos, e por consequência bastaria remover um antibiótico da circulação durante um certo tempo para que as estirpes resistentes passassem a ser substituídas por estirpes susceptíveis. A aquisição "horizontal" de genes conferindo resistência entre estirpes com e sem contacto com o antibiótico deixaria também de ser um problema, por passar a ter custos selectivos. No entanto, modelos matemáticos (ver revisão em Levin & Anderson, 1999) sugerem que o declínio da resistência após a remoção do agente selectivo é muito mais lento do que o seu aumento na presença do agente, porque os efeitos desvantajosos da resistência na ausência do antibiótico são muito menores do que as suas vantagens na presença deste. Portanto, para que a resistência diminua significativamente será necessário retirar o antibiótico da circulação durante muito mais tempo. Além disso, podem surgir mutações compensadoras, as quais, uma vez estabelecidas, tornam desvantajosa a perda da resistência, mesmo na ausência do

antibiótico, como foi experimentalmente demonstrado em *E. coli* por

Bouma & Lenski (1988). Neste caso, as mutações com pensadoras surgiram no cromossoma bacteriano. Como resultado destas, ao fim de 500 gerações (75 dias) as estirpes com plasmídeos resistentes ao cloranfenicol eram competitivamente superiores mesmo na ausência do antibiótico (ver também Davies, 1996; Morell, 1997).

Todos estes dados demonstram um facto evidente: a selecção natural é uma força muito eficaz e as bactérias evoluem rapidamente. Quaisquer recomendações visando a utilização racional de antibióticos só serão eficazes tendo em conta os processos evolutivos possíveis em bactérias. Análises através de modelos matemáticos ainda não permitem concluir se é melhor utilizar um único antibiótico ou alternar entre dois ou mais (Levin & Anderson, 1999). No entanto, algumas recomendações são evidentes. Em particular, há que minimizar a exposição de bactérias a antibióticos (i.e. deixar de os receitar indiscriminadamente), visto que os dados disponíveis indicam que a frequência da resistência é proporcional ao número de tratamentos (Levin & Anderson, 1999); além disso, uma vez iniciado um tratamento, deve ser levado até ao fim, visto que a exposição incompleta ou irregular a um antibiótico favorece a emergência de estirpes resistentes (Levy, 1998; Walsh, 2000). Também deveríamos deixar de os utilizar como promotores de crescimento em animais, visto que a exposição a longo prazo a doses baixas é um meio ideal para seleccionar estirpes resistentes (Davies, 1996; Levy, 1998).

### **Evolução da resistência a insecticidas**

Algumas espécies de insectos são consideradas "pragas". A definição de praga é exclusivamente antropocêntrica: uma praga é uma espécie que causa prejuízos financeiros e/ou na saúde humana. A definição não tem necessariamente a ver com altos efectivos populacionais dos insectos (por exemplo no caso de insectos vectores de agentes patogénicos, mesmo populações pequenas podem causar doenças) ou um grau elevado de dano infligido a

colheitas. Por exemplo, no caso de muitas frutas, o "dano" causado pelos insectos é meramente "cosmético", i.e. no aspecto exterior do fruto, não afectando a quantidade de frutos colhida ou o seu conteúdo nutritivo.

Porque é que uma espécie ou população de insectos se torna uma praga?

1) Quando essa espécie ou população é introduzida para fora da sua área geográfica natural, com a consequente perda de predadores e parasitas, e possibilidade de aumento exponencial dos seus efectivos. Outra possibilidade é a introdução pelo Homem de um agente patogénico susceptível de ser transportado por insectos locais, que se tornam assim vectores perigosos: foi muito provavelmente o que ocorreu com a febre amarela e a malária, cujos agentes foram introduzidos na América devido ao tráfico de escravos oriundos das regiões tropicais de África (Diamond, 1997). Finalmente, o próprio insecto vector pode ser introduzido, como ocorreu com o mosquito *Aedes albopictus*, introduzido nas Américas nos anos 80, e capaz de transportar várias doenças (Schrag & Wiener, 1995).

2) Quando são introduzidas plantas para as quais é possível a transferência de insectos nativos, como aconteceu nos Estados Unidos no caso do escaravelho da batata (*Leptinotarsa decemlineata*), que se alimentava originalmente de outras plantas solanáceas.

3) Quando existem monoculturas geneticamente uniformes e sistemas de cultivo intensivo que não só favorecem a proliferação de qualquer espécie que as consiga utilizar, como eliminam as condições em que os predadores e parasitas dessa espécie conseguem completar o seu ciclo de vida (Matson et al., 1997; ver também Fig. 4).

Os insectos são capazes de recuperar rapidamente os seus efectivos quando dizimados por factores de mortalidade, como os insecticidas, dado o seu potencial reprodutor elevado. Este aspecto, aliado a um tempo de geração relativamente curto, com a possibilidade de várias gerações por ano, faz com que tenham

óptimas condições para desenvolverem resistência.

#### • Os insecticidas

A utilização de substâncias capazes de matar insectos é muito antiga e, até à década de 40, era essencialmente baseada quer em compostos inorgânicos, incluindo cobre, enxofre, chumbo ou arsénico (os dois últimos de muito elevada toxicidade para os seres humanos), quer em produtos insecticidas

derivados de plantas (nicotina do tabaco e piretrosina dos crisântemos), muito pouco estáveis uma vez expostos à luz.

O uso de insecticidas teve crescimento explosivo após o desenvolvimento de compostos sintéticos nos anos 40, principalmente os hidrocarbonetos clorinados como o DDT (cuja descoberta valeu ao químico suíço Müller o prémio Nobel em 1948) e os organofosfatos, altamente tóxicos, derivados de "gases de nervos", e que incluem o Malathion, o Parathion, etc.

(e.g. o gás Sarin usado num atentado em Tóquio há uns anos). Ambos

os tipos actuam sobre o sistema nervoso: o DDT sobre canais permeáveis ao sódio (essenciais para a propagação dos impulsos nervosos) e

os organofosfatos inibindo a enzima colinesterase, a qual degrada o neurotransmissor neuro-muscular acetilcolina.

Em 1962, no seu famoso livro *Silent Spring* ("A Primavera silenciosa", simbolizando a destruição da Natureza), Rachel Carson foi a primeira a

enumerar os efeitos nocivos do uso indiscriminado de insecticidas, como o DDT. Esses efeitos incluem:

1) Mortalidade de organismos que não eram o alvo original: insectos polinizadores, insectos predadores e parasitas da espécie-alvo, espécies de vertebrados, etc. Esta "mortalidade colateral" pode resultar em:

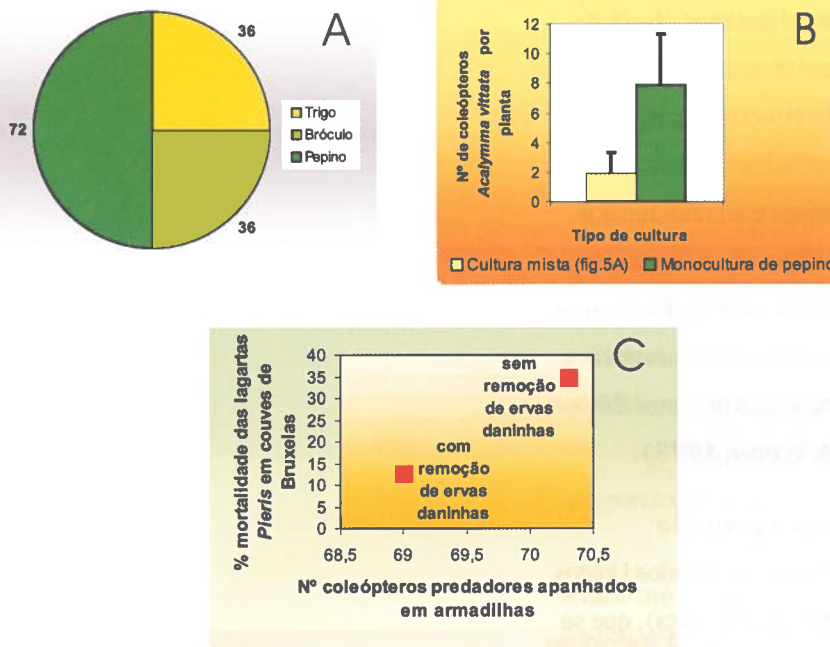


Figura 4. Efeito das monoculturas sobre a densidade de "pragas". A: Composição de cultura mista, em número de plantas, contendo pepino, trigo e bróculos; B: Comparação entre o número de coleópteros nocivos *Acalymma vittata* por planta de pepino em monocultura e em cultura mista, representada na figura 5A; C: percentagem de mortalidade das lagartas *Pieris* spp. em couves de Bruxelas com e sem remoção de "ervas daninhas": a mortalidade é sobretudo devida à presença de coleópteros predadores, cujos números (apanhados em armadilhas "Pitfall") são maiores quando há "ervas daninhas" (dados de Newman, 1993).

a) Aumento do efectivo populacional da praga para níveis superiores aos que ocorriam antes da aplicação do insecticida, visto que este eliminou os inimigos naturais da praga. A praga recupera muito mais rapidamente do que os seus predadores e parasitas, por várias razões: em primeiro lugar, os predadores e parasitas só podem multiplicar-se na presença da presa, enquanto que a presa cresce perfeitamente na ausência de inimigos; em segundo lugar, o potencial reprodutor da presa tende a ser maior do que o dos seus inimigos, o que lhe permite aumentar os seus efectivos e "escapar" a qualquer controlo exercido pelos seus inimigos (Fig. 5).

b) Aparecimento de "pragas secundárias", isto é espécies que anteriormente não causavam danos, mas que, sem predadores e parasitas, passaram a ser tanto ou mais nocivas do que a praga original (Fig. 5). Por exemplo, no fim dos anos 70 na Califórnia, 24 das 25 pragas agrícolas mais importantes haviam sido "criadas" pela aplicação de insecticidas (Naylor & Ehrlich, 1997).

Face a estes fenómenos há a tendência de aplicar quantidades cada vez maiores de pesticida, o que agrava ainda mais o problema, colocando os agricultores numa verdadeira "corrida acelerada" aos insecticidas, que aliás é encorajada pelas empresas fabricantes de insecticidas. No presente, apesar do alerta que a publicação de Rachel Carson representou, são aplicadas anualmente cerca de 2,5 milhões de toneladas de insecticidas sintéticos nas colheitas. Frequentemente, menos de 0,1% do insecticida aplicado contacta com o alvo: o resto contamina o ambiente (Naylor & Ehrlich, 1997). Nem sequer é óbvio que a aplicação de insecticida seja necessária para que a produção se mantenha a níveis elevados (ao contrário do que proclamam as empresas produtoras de insecticidas): verificou-se em certas zonas das Filipinas que os agricultores que concordaram em não utilizar pesticidas não produziram menos arroz do que aqueles que utilizaram pesticidas, e além disso pouparam dinheiro (Madeley, 1994).

2) Efeitos ambientais nocivos diversos, principalmente (mas não só) no caso de insecticidas que persistem no ambiente, como o DDT. Estes

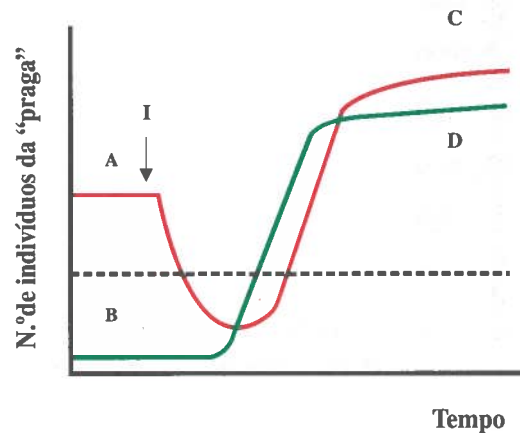


Figura 5. Efeito da aplicação de um insecticida que mata os inimigos naturais (predadores e parasitóides) de uma "praga". A encarnado: A - efectivo inicial da "praga" antes da aplicação do insecticida; B - efectivo da "praga" logo a seguir à aplicação do insecticida (I). C: recuperação dos efectivos da "praga" devido à destruição dos seus inimigos naturais. D: efectivos de uma "praga secundária" (a verde) no mesmo período de C. A pontado: nível causando prejuízo económico.

aspectos podem causar danos directos às pessoas - estimativas apontam para quase 25 milhões de pessoas afectadas por ano (Naylor & Ehrlich, 1997) - contaminação da água e dos solos, acumulação ao longo das cadeias alimentares, resultando na mortalidade de predadores que não estiveram em contacto directo com o insecticida, etc.

### 3) Evolução da resistência, que iremos detalhar.

#### • A evolução da resistência

Os insecticidas são inicialmente uma pressão selectiva muito intensa, visto que matam a maioria dos indivíduos (os que são susceptíveis).

No entanto existem quase sempre alguns indivíduos que, fortuitamente, são resistentes e não só sobrevivem como, uma vez libertos da competição intra-específica por recursos e da pressão de predadores e parasitas, podem multiplicar-se sem entraves. A contínua aplicação de

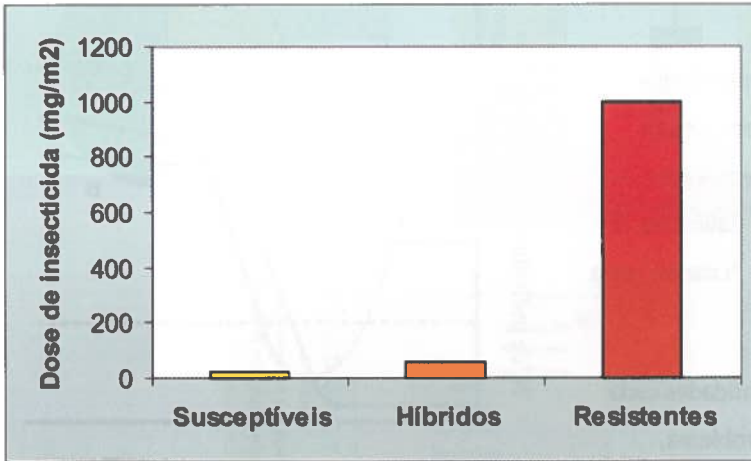


Figura 6. Dose de insecticida (Permethrin), em mg/m<sup>2</sup>, necessária para matar cerca de 90% dos indivíduos do mosquito *Aedes aegypti* (adaptado de Mallet, 1989).

insecticidas, muitas vezes em doses crescentes como resposta à resistência, leva ao longo do tempo não só a um aumento da proporção de indivíduos resistentes, mas também a um aumento do grau de resistência (i.e. sobrevivem a concentrações maiores do insecticida: Fig. 6).

Há vários mecanismos de resistência, que podem surgir separadamente ou em combinação (Mallet, 1989; McKenzie & Batterham, 1994):

- Alterações de comportamento que resultam em evitar o contacto com o insecticida. Por exemplo, algumas espécies de *Anopheles* em África passaram a pousar no exterior das casas, onde não era aplicado insecticida, em vez de ficarem no interior, onde as paredes eram tratadas.

- Inibição da penetração do insecticida através da cutícula.

- Aumento da taxa de excreção.

- Detoxificação, i.e. conversão do insecticida em compostos inócuos, levada a cabo por enzimas chamadas oxidases de função mista, cuja componente final é o citocromo P-450, o qual se combina com a toxina e cataliza a sua oxidação.

- Modificação molecular do "alvo" bioquímico sobre o qual o insecticida agia. Por exemplo, a resistência aos organofosfatos é devida a uma modificação, por enzimas esterases, da colinesterase, a qual deixa de ser inactivada. Estas esterases podem ser produzidas a taxas muito maiores do que nos indivíduos susceptíveis, porque os genes passam a existir em muitas cópias; e.g. 250 cópias do alelo esterase B, no mosquito *Culex pipiens* (Raymond et al., 1991).

O facto dos insectos terem acesso a este "arsenal" de defesas explica-se pelo facto de terem estado envolvidos, desde há 250 milhões de anos, numa interacção semelhante relativamente aos compostos mais ou menos tóxicos produzidos pelas plantas como meio de defesa contra eles (Ehrlich & Raven, 1964).

Os sistemas de detoxificação dos insectos poderão ter surgido como adaptação aos produtos do seu próprio metabolismo, mas posteriormente estes sistemas "pre-adaptaram" os insectos para lidar quer com plantas, quer, recentemente, com insecticidas (Futuyma, 1983). Por exemplo, as oxidases de função mista (que também existem no fígado em vertebrados) são naturalmente induzidas por muitos compostos vegetais, e a sua modificação evolutiva para agir sobre insecticidas sintéticos foi relativamente simples e rápida.

A exploração da base genética da resistência pode permitir elucidar uma questão muito discutida em biologia evolutiva, a de saber qual é o papel relativo de poucos genes de grande efeito versus muitos genes de efeito menor em processos adaptativos (ver Orr & Coyne, 1992). No caso dos insectos, alguns autores defendem que, embora a evolução da resistência em laboratório seja de tipo poligénico (i.e. envolvendo vários genes), na Natureza é mais frequentemente devida a poucos genes de grande efeito (May, 1985; McKenzie & Batterham, 1994. Estes genes são



dominantes, ou parcialmente dominantes, o que explica a rapidez do seu aumento (5-50 gerações). A selecção de genes de grande efeito é de esperar em populações muito grandes, expostas a uma forte pressão selectiva, como quando um insecticida mata 90% de uma população. Tais genes podem espalhar-se muito rapidamente, como ocorreu no caso do alelo da esterase B em *Culex pipiens*, cuja sequência ao nível do ADN é praticamente idêntica em todo o mundo (Raymond et al., 1991). Em experiências laboratoriais, a base da resistência tende a ser poligénica devido às pressões selectivas mais fracas e às populações mais pequenas envolvidas, como ocorre no caso da resistência de *Drosophila melanogaster* ao DDT: nas estirpes seleccionadas, verificou-se que todos os cromossomas têm genes conferindo resistência (Crow, 1957).

É importante sublinhar que as mutações que dão origem à resistência ocorrem independentemente da exposição ao insecticida, como foi demonstrado em *Drosophila melanogaster*. Na população utilizada, cada família foi dividida em dois grupos, um exposto ao insecticida e outro que nunca foi exposto. Os grupos de irmãos e irmãs não expostos das famílias que mostraram ter maior resistência é que foram escolhidos como progenitores da geração seguinte. Este tipo de selecção foi perfeitamente eficaz (Maynard Smith, 1989).

Tal como no caso das bactérias e dos antibióticos, supôs-se que a existência de resistência nos insectos era desvantajosa na ausência do insecticida, o que nem sempre é o caso. De facto, quando um alelo de grande efeito é seleccionado, afecta frequentemente de modo negativo os sistemas que mantêm a constância fenotípica, mas face a uma pressão selectiva intensa, é de esperar que sejam favorecidos genes modificadores que atenuem os efeitos deletérios do alelo, como sugeriu Fisher (1930). Foi precisamente o que se verificou na mosca *Lucilia cuprina*, que ataca gado ovino na Austrália. Nesta a resistência ao insecticida Diazinon é devida a um único gene, Rop-1, situado no cromossoma 4 e que produz uma enzima com maior actividade contra organofosfatos. Inicialmente, os indivíduos resistentes tinham

desvantagens relativamente a indivíduos susceptíveis em ambientes sem Diazinon, mas posteriormente passaram a ser igualmente viáveis devido a uma mutação de um gene no cromossoma 3, o Modifier (Clarke, 1997). Ou seja, a resistência pode ser, tal como nas bactérias, uma via sem retorno.

#### • Extensão do problema

A evolução da resistência é o problema mais grave associado ao emprego indiscriminado de insecticidas: mesmo se se desenvolvessem insecticidas que não afectassem negativamente outras espécies, nem permanecessem nos ecossistemas, a sua utilização como método universal e exclusivo de controlo seria inevitavelmente inviabilizada porque os insectos-alvo evoluem e adquirem resistência.

O DDT foi introduzido em grande escala em 1944: os primeiros sinais de resistência ocorreram em 1946, em moscas *Musca domestica* na Suécia. Hoje cerca de 500 espécies de insectos são resistentes a um ou mais insecticidas; 35% dessas espécies são Dípteros vectores de doenças como a malária, a febre amarela, etc. (Fig. 7). Em 1979 o Programa Ambiental das Nações Unidas (UNEP) classificou a resistência a insecticidas como um dos problemas ambientais mais graves, e a situação piorou desde essa data (Mallet, 1989). Por exemplo, o escaravelho da batata e mais cerca de 20 espécies de "super-pragas" são agora resistentes a todos os insecticidas de uso corrente.

Nos Estados Unidos, o uso de insecticidas aumentou 10 vezes entre 1950 e 1985, mas a proporção de colheitas perdidas devido aos insectos quase duplicou (de 7 para 13%: May, 1985). Globalmente, estima-se que a proporção das colheitas perdida devido a pragas (insectos, doenças, etc.) é essencialmente a mesma do que antes da era dos pesticidas (Naylor & Ehrlich, 1997). A malária, que se chegou a julgar "controlada" nos anos 50 e 60, ameaça 40% da população

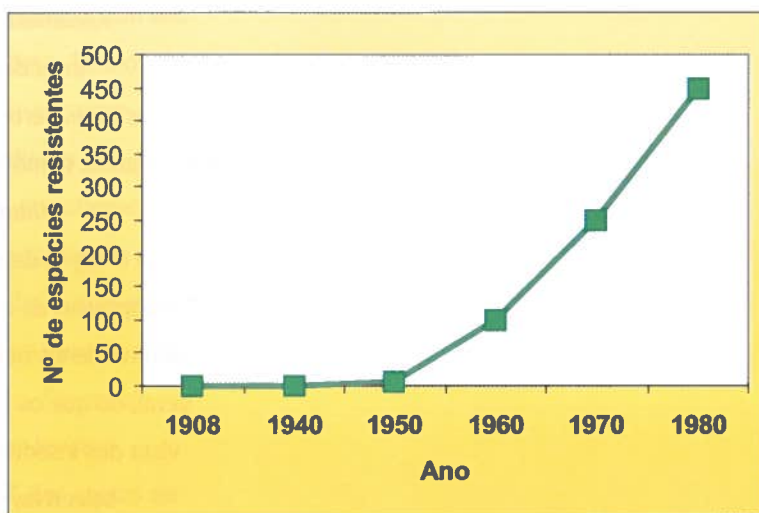


Figura 7. Aumento do número de espécies de artrópodos (insectos e ácaros) resistentes a um ou mais insecticidas desde 1908 (adaptado de Mallet, 1989).

mundial. O seu ressurgir nos anos 70 deveu-se a vários factores (Brown, 1992): o abandono de programas de controlo (e.g. destruição dos charcos onde os mosquitos se reproduzem); a penetração em novas regiões onde existem os vectores e o parasita devida à desflorestação nas zonas tropicais; e a evolução da resistência aos insecticidas por parte das cerca de 30 espécies de mosquitos *Anopheles* que são vectores de *Plasmodium* (o qual também se tornou resistente aos medicamentos).

#### • Insecticidas no futuro

Recentemente têm-se apregoadado as virtudes de alternativas a insecticidas sintéticos, como "reguladores de crescimento" (os quais perturbariam o ciclo de vida dos insectos) ou insecticidas microbianos, como aqueles constituídos por esporos da bactéria *Bacillus thuringiensis* ou B. t., e que são relativamente específicos (há estirpes de B. t. cujas toxinas matam respectivamente larvas de lepidópteros, de mosquitos e de escarabídeos). Estas substâncias são muito menos nocivas para outros organismos, e para o ambiente em geral, do que os insecticidas convencionais. No entanto, do ponto de vista dos insectos-alvo, constituem simplesmente uma nova pressão selectiva, e será de esperar que surjam populações de insectos resistentes a estes compostos. De facto, várias espécies de lepidópteros já se tornaram resistentes a B. t., fenómeno que muitos especialistas do controlo de pragas haviam pensado que não poderia acontecer (Holmes, 1993; Hails, 2000). Como B. t. se degrada rapidamente, tem-se investido no desenvolvimento de plantas transgénicas exprimindo genes que produzem a endotoxina de B. t.. É provável que tal solução também não seja duradoura, dado que a expressão permanente da toxina constitui uma pressão selectiva particularmente intensa. Uma possível solução para o problema das "pragas" terá que incluir:

- 1) Um bom conhecimento da ecologia do sistema, de modo a poder aplicar métodos de controlo alternativos (e.g. protecção integrada), e que no fundo consistem em evitar as condições que transformam espécies inofensivas em pragas (introdução de espécies exóticas, monoculturas, etc; ver Matson et al., 1997). A protecção integrada

inclui (ver Kogan, 1998): escolha de estirpes de plantas resistentes; escolha de épocas mais apropriadas para a plantação; utilização de culturas mistas; rotação de culturas de modo a evitar a permanência de "pragas"; utilização de culturas que sirvam de "chamariz" para atrair as "pragas" para fora da cultura economicamente valiosa; monitorização dos efectivos das potenciais pragas durante o período em que as culturas são mais vulneráveis; controlo biológico por parasitas e predadores; e eventual utilização de insecticidas quando os efectivos dos insectos nocivos ultrapassam um determinado nível. Como tal, é um método mais moroso e complexo do que simplesmente aplicar insecticida. Um dos primeiros exemplos foi o caso do vale de Cañete no Peru. Sendo uma zona rica, que se converteu à monocultura do algodão nos anos 40, investiu muito cedo em insecticidas. No início, a produção aumentou, assim como as aplicações de insecticidas, que chegaram a ocorrer 40 vezes por estação, constituindo 30% dos custos de produção. Em 1956 haviam desaparecido a maioria das outras espécies, não havia aves e mesmo os animais domésticos haviam morrido. Nesse ano, as pragas destruíram 70% da colheita de algodão. Foi então introduzido um programa de protecção integrada, que levou à diminuição do uso de insecticidas para apenas 2 a 5% dos custos de produção. A protecção integrada funcionou igualmente para o cultivo de batatas por pequenos agricultores em zonas pobres do Peru, embora esteja de novo ameaçada devido à instabilidade política e aos esforços das empresas produtoras de insecticidas (Sattaur, 1988; Naylor e Ehrlich, 1997).

2) Redução do uso de qualquer insecticida a não ser quando absolutamente indispensável. Por exemplo, como vimos são frequentemente utilizados insecticidas apenas para que os frutos não apresentem qualquer "defeito", porque os consumidores dos países ricos os rejeitariam de outro modo. A redução destas aplicações por razões "cosméticas" não traria prejuízos para os agricultores se os consumidores fossem devidamente educados quanto às consequências ambientais das suas exigências de "perfeição".

3) Conhecimentos de biologia evolutiva, de modo a reduzir o mais

possível a intensidade da pressão selectiva favorecendo a resistência. Por exemplo, uma hipótese plausível que parece poder adiar a evolução da resistência é a aplicação simultânea, quando se verificar imprescindível, de vários insecticidas diferentes, visto que a probabilidade de ocorrerem na população anteriormente não exposta, de indivíduos com vários mecanismos de resistência diferentes, devidos a genes diferentes, é muito mais baixa do que a ocorrência de um único mecanismo. Se a aplicação desses vários pesticidas for limitada no espaço e no tempo haverá um reservatório de indivíduos susceptíveis com os quais os multi-resistentes poderão acasalar, e a recombinação poderá reduzir sua frequência (Mallet, 1989). Note-se no entanto que isto só ocorrerá se os mecanismos de resistência forem devidos a genes diferentes: se um único gene resultar na protecção simultânea contra vários pesticidas diferentes, a utilização de diferentes insecticidas favorecerá o aparecimento de indivíduos com este tipo de resistência múltipla.

O que não se pode esperar é a existência de uma solução simples e única, uma "poção mágica" que controle definitivamente insectos e microorganismos, cujos efeitos nocivos são aliás muitas vezes o resultado da acção humana.

## Conclusão

A evolução da resistência constitui um alerta para os perigos da intervenção irresponsável do Homem nos processos naturais. É além disso um exemplo claro de selecção natural, pelo que deveria ser analisada e inclusivamente divulgada ao nível do ensino. No âmbito da ecologia aplicada é pertinente apontar o seguinte:

- 1) Em primeiro lugar, o facto dos processos evolutivos poderem ser muito rápidos ainda é relativamente pouco divulgado. Muitos ecólogos tendem ainda a considerar que as escalas de tempo dos processos ecológicos e evolutivos são tão diferentes que a escala evolutiva pode ser ignorada numa análise de fenómenos ecológicos. Mas a rapidez da resposta de microorganismos ou de insectos ilustra bem a necessidade de ter em conta a evolução. Existem outros exemplos mais "naturais" (i.e. sem envolverem compostos aplicados pelo Homem) c

respostas evolutivas muito rápidas (Thompson, 1998). A medicina não poderá continuar a avaliar tratamentos sem tomar em consideração as respostas evolutivas por parte dos organismos patogénicos, quer no que respeita a antibióticos, quer, inclusivamente, relativamente a diferentes comportamentos humanos que poderão ou não favorecer a transmissão (Ewald, 1994). Do mesmo modo, a agricultura, para ser sustentável, não pode ignorar o problema da evolução da resistência aos pesticidas (e os outros efeitos nocivos destes) nas suas estratégias de produção (Matson et al., 1997).

2) Em segundo lugar, e como reforço a (1), será de esperar que a resistência a toxinas por parte de qualquer organismo com efectivos populacionais inicialmente elevados, ciclo de vida curto e grande potencial reprodutor, evolua de forma particularmente rápida. Ou seja, não só em insectos como noutros organismos, em particular noutras "pragas". Por exemplo, as ratazanas *Rattus norvegicus* desenvolveram resistência ao veneno Warfarin, um anticoagulante que começou a ser usado nos anos 40 (May, 1985). Esta resistência é devida a uma mutação dominante R. Inicialmente, os portadores de R tinham desvantagens na ausência de Warfarin porque tinham uma elevada necessidade de vitamina K, e eram mais pequenos, perdendo em lutas de dominância. Mas recentemente foram encontrados indivíduos resistentes e de tamanho normal, ou seja, em que ocorreram alterações que eliminam a desvantagem de R mesmo na ausência de Warfarin (Mundell, 1993).

3) Em terceiro lugar, a evolução da resistência não é inevitável se todos os organismos envolvidos forem capazes de evoluir. No caso da utilização de biocidas pelo Homem (quer antibióticos, quer insecticidas), apenas os alvos evoluem, sendo os biocidas estáticos, e inclusivamente purificados, portanto completamente uniformes. Mas os organismos que produzem antibióticos têm presumivelmente vantagens em continuar a fazê-lo, o que significa que os seus alvos não se tornaram resistentes. E não se tornaram resistentes porque tanto o alvo como o produtor de antibióticos coevoluem. Um exemplo deste

fenómeno foi descrito em formigas (do grupo taxonómico *Attini*) cultivadoras de fungos, os quais são usados para digerir as folhas que as formigas recolhem e que não conseguem elas próprias digerir. Os fungos cultivados são parasitados por outro fungo, nocivo, do género *Escovopsis*. As formigas são hospedeiras de uma bactéria do género *Streptomyces*, a qual produz antibióticos que atacam *Escovopsis*. O sistema formigas-fungos-*Streptomyces* parece existir desde há 50 milhões de anos, e no entanto *Escovopsis* não desenvolveu resistência aos antibióticos de *Streptomyces*, muito provavelmente porque quer *Escovopsis*, quer *Streptomyces*, podem evoluir (Currie et al., 1999). Há todo o interesse em compreender a dinâmica desta interacção, o que só será possível se o ambiente em que ela ocorre (as florestas tropicais da América do Sul) continuar a existir.

Os processos mais eficazes no combate inteligente quer a agentes patogénicos, quer a "pragas" têm de ter em conta a Ecologia e a Evolução, mesmo que resultem em menor lucro a curto prazo. A longo prazo, não se ganha certamente à Natureza ignorando sistematicamente os seus processos. De facto, as melhores protecções contra pragas e agentes patogénicos são a manutenção e o conhecimento adequado da Biodiversidade.

## Referências

- Baquero, F. & Blázquez, J. 1997. Evolution of antibiotic resistance. *TREE* 12: 482-487.
- Bloom, B. R. & Murray, C. J. L. 1992. Tuberculosis: commentary on a reemergent killer. *Science* 257: 1055-1064.
- Bonner, J. 1997. Hooked on drugs. *New Scientist* 153 (2065): 24-27.
- Bouma, J. E. & Lenski, R. E. 1988. Evolution of a bacteria/plasmid association. *Nature* 335: 351-352.
- Brown, P. 1992. Who cares about malaria? *New Scientist* 136 (1845): 37-41.
- Carson, R. 1962. *Silent Spring*. Houghton-Mifflin, Boston.
- Clarke, G. M. 1997. The genetic and molecular basis of developmental

- stability: the *Lucilia* story. *TREE* 12: 89-91.
- Cohen, M. L. 1992. Epidemiology of drug resistance: implications for a post-antimicrobial era. *Science* 257: 1050-1055.
- Cohen, M. L. 2000. Changing patterns of infectious disease. *Nature* 406: 762-767.
- Crow, J. F. 1957. Genetics of insect resistance to chemicals. *Ann. Rev. Entomol.* 2: 227-246.
- Currie, C. R., Scott, J. A., Summerbell, R. C. & Malloch, D. 1999. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. *Nature* 398: 701-704.
- Davies, J. 1994. Inactivation of antibiotics and the dissemination of resistance genes. *Science* 264: 375-382.
- Davies, J. 1996. Bacteria on the rampage. *Nature* 383: 219-220.
- Diamond, J. 1997. *Guns, germs and steel*. Jonathan Cape, London.
- Ehrlich, P. R. & Raven, P. H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Ewald, P. W. 1994. *The evolution of infectious disease*. Oxford University Press, New York.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Futuyma, D. J. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. *In: Coevolution*, Futuyma, D.J. & Slatkin (Eds.), Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 207-231.
- Gilliver, M. A., Bennett, M., Begon, M., Hazel, S. M. & Hart, C. A. 1999. Antibiotic resistance found in wild rodents. *Nature* 401: 233-234.
- Hails, R. S. 2000. Genetically modified plants - the debate continues. *TREE* 15: 14-18.
- Holmes, B. 1993. The perils of planting pesticides. *New Scientist* 139



(1888): 34-37.

- Kogan, M. 1998. Integrated pest management - historical perspectives and contemporary developments. *Ann. Rev. Entomol.* 43: 243-270.
- Levin, B. R. & Anderson, R. M. 1999. Population biology of anti-infective chemotherapy and the evolution of drug resistance: more questions than answers. *In: Evolution in health and disease*, Stearns, S. C. (Ed.), Oxford University Press, Oxford, pp. 125-137.
- Levin, B. R. & Lenski, R. E. 1983. Coevolution in bacteria and their viruses and plasmids. *In: Coevolution*, Futuyma, D.J. & Slatkin (Eds.), Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp.99-127.
- Levy, S. B. 1998. The challenge of antibiotic resistance. *Scientific American* 275: 32-39.
- Madeley, J. 1994. Beyond the pestkillers...*New Scientist* 142 (1924): 24-27.
- Madigan, M. T., Martinko, J. M. & Parker, J. 2000. *Brock Biology of microorganisms*. Prentice Hall, New Jersey.
- Mallet, J. 1989. The evolution of insecticide resistance: have the insects won? *TREE* 4: 336-340.
- Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. G. & Swift, M. J. 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277: 504-509.
- May, R. 1985. Evolution of pesticide resistance. *Nature* 315: 12-13.
- Maynard Smith, J. 1989. *Evolutionary genetics*. Oxford University Press, Oxford.
- McKenzie, J. A. & Batterham, P. 1994. The genetic, molecular and phenotypic consequences of selection for insecticide resistance. *TREE* 9: 166-169.
- Morell, V. 1997. Antibiotic resistance: road of no return. *Science* 278: 575-576.
- Mundell, I. 1993. Fat rats love their poison. *New Scientist* 139 (1882): 10.
- Naylor, R. L. & Ehrlich, P. R. 1997. Natural pest control services and agriculture. *In: Nature's services*, Daily, G. C. (Ed.), Island Press, Washington,

pp.151-174.

Neu, H.C. 1992. The crisis in antibiotic resistance. *Science* 257: 1064-1073.

Newman, E. 1993. *Applied ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Ochman, H., Lawrence J. G. & Groisman, E. A. 2000. Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation. *Nature* 405: 299-304.

Orr, H. A. & Coyne, J. A. 1992. The genetics of adaptation: a reassessment. *Am. Nat.* 140: 725-742.

Raymond, M., Callaghan, A., Forte, P. & Pasteur, N. 1991. Worldwide migration of amplified insecticide genes in mosquitoes. *Nature* 350: 151-153.

Sattaur, O. 1988. A new crop of pest controls.

*New Scientist* 119 (1621): 48-54.

Schrag, S. J. & Wiener, P. 1995. Emerging infectious disease: what are the relative roles of ecology and evolution? *TREE* 10: 319-324.

Stokstad, E. 2000. Drug-resistant TB on the rise. *Science* 287: 2391.

Thompson, J. N. 1998. Rapid evolution as an ecological process. *TREE* 13: 329-332.

Walsh, C. 2000. Molecular mechanisms that confer antibacterial drug resistance. *Nature* 406: 775-781.

Webster, J. 1994. *Animal Welfare*. Blackwell, Oxford.

# AQUACULTURA: PERSPECTIVAS DE DESENVOLVIMENTO



**Maria Teresa Dins**  
Centro de Ciências do Mar  
Universidade do Algarve  
Campus de Gambelas  
8000 Faro

## Introdução

A aquacultura apesar de ser uma actividade milenária, só nos últimos anos se tem desenvolvido como uma importante indústria mundial, através de um crescimento importante da sua produção (Fig.1.)

Estatísticas recentes da FAO (1997) mostram que cerca de 36 milhões de toneladas de produtos aquáticos (incluindo as plantas aquáticas) têm origem na aquacultura, o que corresponde a 28% da produção aquática total. A maioria dos produtos aquícolas destinam-se a consumo humano, correspondendo a 1/3 do total de peixe consumido (Currie, 2000).

As capturas mundiais da pesca quadruplicaram desde 1950, mas actualmente 25% dos stocks estão esgotados ou ameaçados de

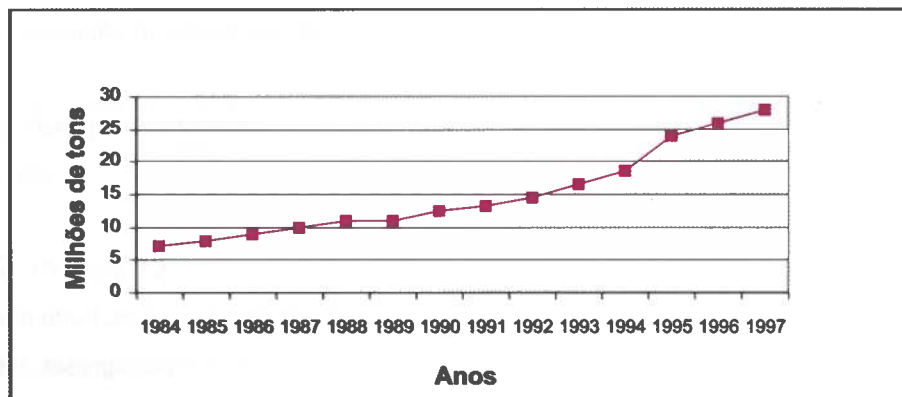


Figura 1 - Produção mundial de Aquacultura (excluindo plantas aquáticas) (1984-1997)

extinção, e cerca de 44% foram explorados até ao seu limite biológico. Enquanto que a pesca no período de 1996-1997 cresceu 0,2%, no mesmo período a aquacultura cresceu cerca de 8%, e mesmo que existam medidas de gestão efectivas que invertam parte da tendencia decrescente da pesca, os recursos aquáticos estarão seriamente ameaçados de extinção.

Por outro lado as projecções da FAO sobre as necessidades mundiais de produtos aquáticos para 2010 são de 105-110 milhões de toneladas, o que, tendo em atenção que as capturas das pescas serão de cerca de 62 milhões de toneladas (Mt) e da produção da aquacultura de 29 Mt. corresponde ainda um deficit de 19 milhões de toneladas (Fig. 2).

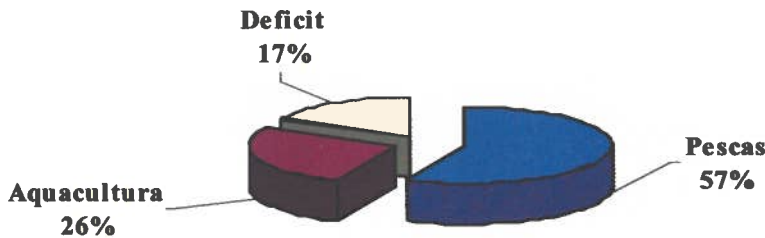


Figura 2 - Projecções sobre as necessidades em alimentos (peixe) em 2010 (FAO)

Ou seja, como a produção da pesca não se prevê que aumente, será a aquacultura que deverá contribuir para eliminar esse deficit.

Assim, caso as projecções actuais para o crescimento da população provem ser correctas a produção mundial de alimentos pode ser um problema nos próximos 50 anos, e a aquacultura poderá representar um papel importante na resolução das necessidades alimentares, pelo menos em certas regiões.

## O Sector da Aquacultura em Portugal

Em Portugal, a pesca, fonte tradicional de proteína na alimentação dos portugueses, tem vindo a declinar de forma continuada sobretudo a partir de 1992 (INE/DGPA, 1998). Causas próximas são a exaustão ou aparente declínio de muitos dos recursos pesqueiros e a perda de acesso a pesqueiros longínquos, que se tem vindo a traduzir numa diminuição das capturas.

A Aquacultura poderia (e deveria) contribuir fortemente para colmatar este défice, mas apesar dos esforços no sentido de preparar quadros competentes e do investimento realizado, sobretudo a partir da

adesão de Portugal à Comunidade Europeia, os resultados desse esforço são ainda reduzidos quando expressos em aumento da produção (Tabela 1).

Tabela 1 - Produção Aquícola - Principais espécies (toneladas)

	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997
Aquacultura Dulçaquícola								
Truta ( <i>Onchorhynchus mikiss</i> )	2000	2000	1181	1033	1164	948	1302	984.2
Salmão ( <i>Salmo salar</i> )							4	250
Enguia Europeia ( <i>anguilla anguilla</i> )	267	270	611	378	979	10	21	12.3
<b>Total Aquacultura Dulçaquícola</b>	<b>2267</b>	<b>2270</b>	<b>1792</b>	<b>1411</b>	<b>2143</b>	<b>958</b>	<b>1327</b>	<b>1246,5</b>
Aquacultura Marinha								
Dourada ( <i>Sparus aurata</i> )	105	295	369	296	404	405	519	741.8
Robalo ( <i>Dicentrarchus labrax</i> )	2	3	8	83	140	470	327	514,7
Linguado ( <i>Solea spp.</i> )	2	3	5	4.4	2	5	8	7.4
Tainha ( <i>Mugil spp.</i> )	3	9	4	3	9	1.4	9.3	7.8
Pregado ( <i>Scophthalmus maximus</i> )	-	-	-	-	35	82	102	215.8
Ameljoa ( <i>Ruditapes decussatus</i> )	2008	2800	3050	2701	2226	1801	1814	3260
Ostra ( <i>Crassostrea spp.</i> )	70	164	380	680	1063	541	666	618.1
<b>Total Aquacultura marinha</b>	<b>2190</b>	<b>3271</b>	<b>3811</b>	<b>3773</b>	<b>3877</b>	<b>3305,4</b>	<b>3445,3</b>	<b>5365,6</b>
<b>TOTAL</b>	<b>4457</b>	<b>5541</b>	<b>5603</b>	<b>5174</b>	<b>6020</b>	<b>4263,4</b>	<b>4772,3</b>	<b>6612,1</b>

Fonte FAO 1992, 1994, DGP 1996, 1998, 1999

Na realidade, apenas a dourada e o robalo apresentaram algum crescimento significativo a partir de 1990, fruto da implantação de novas unidades em particular das que apresentam uma tecnologia de produção elevada (regime semi-intensivo e intensivo).

A produção apresenta um forte incremento nos últimos anos, resultado por um lado, da melhoria das técnicas de manejo, qualidade das rações, e profilaxia sanitária das explorações, mas igualmente da disponibilidade de juvenis no mercado para estabulação.

Interessante também é referir a aposta dos investidores na diversificação, representada aqui pela introdução em 1994 do cultivo do pregado (*Scophthalmus maximus*) que passa de 35 toneladas em 1994 para 215 toneladas em 1997, embora se trate apenas de engorda e os juvenis sejam adquiridos no mercado externo.

Por outro lado a redução da actividade na aquacultura tradicional, teve como consequência uma redução na produção de tainha originária de aquacultura extensiva, que face ao seu baixo valor de mercado deixou de possuir interesse económico para o aquacultor.

O perfil do sector alterou-se assim significativamente de um modelo de policultura, para monocultura de espécies para as quais há facilidade na obtenção de juvenis para engorda e de alimentos artificiais. Podemos assim afirmar que, na última década, a produção aquícola passou de um valor acrescentado à produção de sal em regime extensivo, para uma actividade dirigida especificamente para a produção de proteínas em regime semi-intensivo ou intensivo.

Quanto aos moluscos, nomeadamente a amêijoia (*Ruditapes decussatus*), as flutuações da produção têm-se devido essencialmente a condicionantes de ordem ambiental, visto tratar-se de uma actividade que funciona em moldes extensivos, cultivo em parques, em particular no sul do país na Ria Formosa, onde os problemas de alterações ambientais ligadas à qualidade da água se têm feito sentir com alguma intensidade, causando mortalidades elevadas durante o Verão. Melhoramentos na gestão técnica desses parques, conjuntamente com a melhoria na qualidade dos efluentes urbanos, fruto do início de funcionamento de estações de tratamento de esgotos na área da Ria Formosa, poderão explicar o aumento da produção registada que foi em 1997 de 3260 toneladas, cerca de 80% superior ao valor registado em 1996. (Tabela 1).

Sendo a aquacultura uma actividade altamente dependente de progresso técnico, exerce uma pressão constante a favor da intensificação das metodologias de produção, definidas por um aumento do volume da produção, expresso em número de plantas ou animais produzidos por unidade de água ou trabalho, o que significa que a integração da investigação em ciência e em tecnologia é fundamental no desenvolvimento deste sector de produção. A metodologia de produção, aspecto fundamental ao desenvolvimento desta actividade, assim como as técnicas de manejo e de tecnologia aplicada foram as principais causas dos resultados obtidos.

A Aquacultura em Portugal é vulgarmente designada de tipo mediterrânico, uma vez que as principais espécies cultivadas têm uma distribuição geográfica que se estende pelo Mediterrâneo e são também

ai objecto de cultivos. No padrão mediterrânico, o peso da aquacultura marinha é substancialmente superior ao da aquacultura dulçaquícola e, a moluscicultura apresenta também uma importância superior à piscicultura.

Relativamente à aquacultura dulçaquícola, a produção de peixes de água doce - Salmonídeos como a truta - (actividade com um século iniciada com repovoamentos efectuados pelos Serviços Florestais), como actividade industrial só teve início em 1968, observando-se a partir dos anos 90 uma tendência de crescimento devido a programas regionais de incentivo à instalação de pequenas unidades no norte do País.

### **A aquacultura e os ecossistemas**

Entre os diferentes tipos de ecossistemas da biosfera, são nos ecossistemas costeiros que residem a maioria dos recursos vivos, muitos dos quais se localizam mais precisamente no domínio parálico, de que são exemplo as lagunas costeiras. Embora os ecossistemas parálicos tenham sido classificados simplesmente em função da salinidade, actualmente há autores que propuseram também a consideração do confinamento (Guerloget et al, 2000).

Na verdade o domínio parálico corresponde a massas de água permanentes ou temporárias que comunicam periodicamente ou não com o domínio marinho. É este tipo de relação/comunicação com as massas de água costeiras que define a distribuição dos organismos que nele vivem. Sabe-se que as lagunas costeiras tem um papel importante como zonas de alevinagem de muitas espécies de animais e plantas aquáticos, particularmente na sua reprodução e nos estados precoces de desenvolvimento. Os recursos alimentares originários do domínio parálico são estimados em 26% do total da produção da biosfera (Constanza, 1997).

Devido a estas características particulares, estas são zonas de grande apetência para aquacultura, mas a sua exploração deverá ter em atenção a sua organização biológica, isto é a

natureza das espécies e a sua distribuição.

Todo o desenvolvimento da aquacultura requer uma caracterização ecológica do ambiente. Este procedimento permite a zonação biológica e como tal a definição e ordenamento da zona, feito com uma base científica. Consequentemente, a definição de zonas e modelos de exploração destas zonas é possível de um modo integrado sustentado.

É fácil compreender que para se obter um máximo de exploração dos recursos biológicos do domínio parálico, a aquacultura não pode ser aqui implementada indiscriminadamente.

A implementação excessiva de explorações aquícolas, sem ter em conta a utilização das soluções técnicas mais adequadas para a zona, pode levar à autopoluição, deterioração do ambiente e ao aparecimento de epizootias nefastas para as explorações e potencialmente para as comunidades autóctones.

Actualmente a aquacultura em mar aberto instalada em zonas protegidas (baías e fiordes), em gaiolas, permitiu no caso do salmão, que em duas décadas a produção mundial atingisse as 700.000 toneladas. A tecnologia já existente permite também a instalação de jaulas em zonas expostas com condições de mar desfavoráveis, o que permite perspectivar o aumento da produção aquícola sem afectar os sistemas frágeis, como o domínio parálico, sujeito já a inúmeras pressões, também de outras indústrias.

#### **Aquacultura de carnívoros ou de herbívoros?**

Apesar das perspectivas de desenvolvimento, e da capacidade de mercado para absorver a produção aquícola, é importante que as metodologias a adoptar sejam sustentadas. Nesse sentido, idealmente, os melhores sistemas produtivos serão os que são suportados pela base da pirâmide alimentar, ou seja, os sistemas baseados no cultivo de moluscos ou de comedores de algas e detritos.

É disso exemplo a cultura de carpa e outros ciprinídeos na China, que representaram em 1997 mais de 50% do total de peixes e crustáceos produzidos a nível mundial.



E quanto aos carnívoros? Será aceitável utilizar um recurso ameaçado de sobreexploração - peixe para produzir outros peixes?

As Nações Unidas estimam que cerca de 1 bilhão de pessoas em 40 países subdesenvolvidos estão em perigo de perder a sua fonte principal de proteína, visto os stocks de peixe estarem ameaçados de sobrepesca. E isto é devido ao facto de existir um aumento na procura de farinha e óleos de peixe para incorporação em rações animais.

Contudo se atentarmos nos principais consumidores de farinhas de peixe, a avicultura consumiu em 1994 55% do total, enquanto que no mesmo ano a

aquacultura utilizou apenas 17% (Fig. 3).

No entanto é importante referir que as necessidades em farinha de peixe nas rações para aquacultura são superiores à dos outros consumidores. Na verdade as fontes de proteína nas rações para aquacultura são exclusivamente originários da farinha de peixe, enquanto que em avicultura existem também fontes de proteína vegetal. E se até agora os aquacultores têm tido possibilidade de pagar os preços elevados da farinha de peixe, com o previsível aumento de preços decorrente do aumento da procura, muito provavelmente, tal não será possível de futuro (Currie, 2000). Embora tenha havido um claro esforço na investigação e procura de novas fontes de proteína para crustáceos e peixes carnívoros nomeadamente através da utilização de soja, essa substituição só é viável parcialmente.

Pelo que a resposta a este problema poderá passar pela produção de proteínas através de processos biotecnológicos (leveduras, fermentação bacteriana etc).

## Desafios para o Desenvolvimento da Aquacultura Diversificação de Espécies

O incentivo à diversificação das espécies cultivadas tem sido uma das propostas recentes em reuniões onde é analisada a situação da indústria.

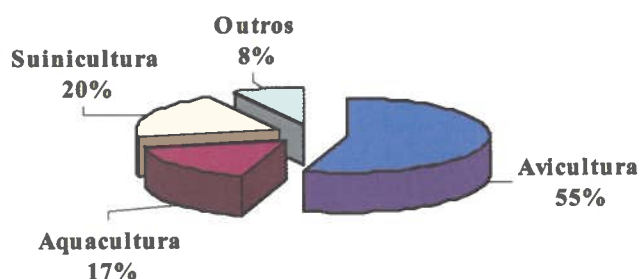


Figura 3 - Principais consumidores de farinha de peixe (FAO)

Esta reacção tem como base o facto de que, com o aumento da oferta das espécies tradicionais os lucros dos promotores reduzem-se. Em muitos casos essa diversificação passa, pelo menos a curto prazo, pela utilização de juvenis selvagens, uma vez que o desenvolvimento e implementação de programas de reprodução leva em geral alguns anos. Por isso sugere-se que diversificação sim, mas escolhendo poucas espécies. Por outro lado a concentração da investigação em poucas espécies será mais eficiente do que a dispersão por muitas.

Em Portugal não existe uma estratégia de diversificação e claramente está ausente um programa de investigação que apoie a aquacultura, o qual poderia ter sido uma componente do Programa Mobilizador das Ciências do Mar, recentemente aprovado, mas infelizmente a aquacultura não foi considerada como tendo um papel importante nos ecossistemas marinhos costeiros.

### **Novas tecnologias de produção**

É essencial que os recursos sejam eficientemente utilizados, isto é que a interacção espécie/biótopo e a utilização sustentada de novos locais seja implementada. A exploração de tipo offshore em zonas expostas, e o repovoamento associado a zonas de fixação de juvenis (recifes artificiais) poderão constituir novas oportunidades para o sector.

### **Nutrição**

Estima-se que 22-30% dos recursos de farinha de peixe serão utilizados em aquacultura cerca do ano 2010 e cerca de 80% do óleo de peixe (New, 1998). E a menos que haja uma diversificação nos produtos constituintes das rações esta situação será difícil de manter em constante aumento.

### **Genética**

A aquacultura está ainda muito longe da exploração do seu potencial genético, se o compararmos com as aves ou mamíferos. Apenas nas tilapias se fala já de machos e fêmeas geneticamente melhorados. Assim

o desafio é o de seleccionar e melhorar geneticamente sem afectar a biodiversidade.

## **Patologia e saúde pública**

Este é um ponto criticamente muito importante, e a implementação progressiva de medidas profilácticas e redução de fármacos nos processos de cultivo tem estado a ser aplicado numa base global, em geral associado aos grandes produtores.

## **Ambiente e ética**

Certas formas e locais de aquacultura contribuíram com impactes negativos (ambientais e sociais), que em vez de terem sido claramente explicados, foram tendenciosamente publicitados, criando um clima negativo à aquacultura. Esta é constantemente apontada como sendo ambientalmente inaceitável e que os seus produtos não são garantidos em termos de saúde pública. É necessário que os produtores promovam as vantagens dos produtos de origem aquícola, considerando cuidadosamente o perfil do consumidor. É nesse sentido que a existência de “eco-labels” possa ser uma forma de certificar a qualidade.

## **Investigação e Desenvolvimento**

A aquacultura constitui um claro exemplo de uma área de actuação onde os processos de investigação, desenvolvimento tecnológico e inovação são fundamentais. Este tipo de actividades deve ser articulada de modo a que a definição e proposta de programas de I&D e de inovação promovidos pelas entidades oficiais constituam um instrumento estratégico fundamental de dinamização da comunidade científica mas também do colectivo empresarial. Isto será possível através da abordagem de objectivos prioritários de médio e longo alcance e com projecção multisectorial.

Nesse contexto a coordenação da investigação I&D deverá desenvolver-se nos seguintes aspectos:

- Estabelecimento de objectivos prioritários de acordo com o estado e necessidades da aquacultura
- Uniformização dos sistemas de avaliação, financiamento e controle de

resultados dos projectos I&D do sistema público e empresarial

- Coordenação dos recursos económicos das diferentes fontes financiadoras em função das prioridades estabelecidas

## Referências

CIHEAM 1999 Marine Finfish Species Diversification: current situation and prospects in Mediterranean Aquaculture. Abellan, E; Basurco, B. (Eds). Serie B Études et Recherches, 139 pp

Constanza, R. 1997 The value of the world's ecosystem services and natural capital *Nature* 387: 253-260

Currie, D.J. 2000 Aquaculture: opportunity to benefit mankind *World Aquaculture*: 44-49, March

FAO 1997 The state of World Fisheries and Aquaculture 1996. FAO Fisheries Circular nº 886, FRI/C886, Rev.1 FAO, Rome

Guerloget, O; Lucien-Brun, H.; Bouchereau, J-L & Duché, D. 2000 Aquaculture, a domain for application of the knowledge of marine ecology *World Aquaculture*, : 35-41, March

INE/DGPA 1998 Pescas em Portugal 1986-1996, Lisboa, 279pp

New, M 1998 Responsible aquaculture and the new millenium. *Bulletin CE Cooperation Pêche*, 11(3-4)16-21

**Apoios:**

**FCT** Fundação para a Ciência e a Tecnologia  
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA E DA TECNOLOGIA



*grupo* Portucel Soporcel



Sociedade Portuguesa de Ecologia