

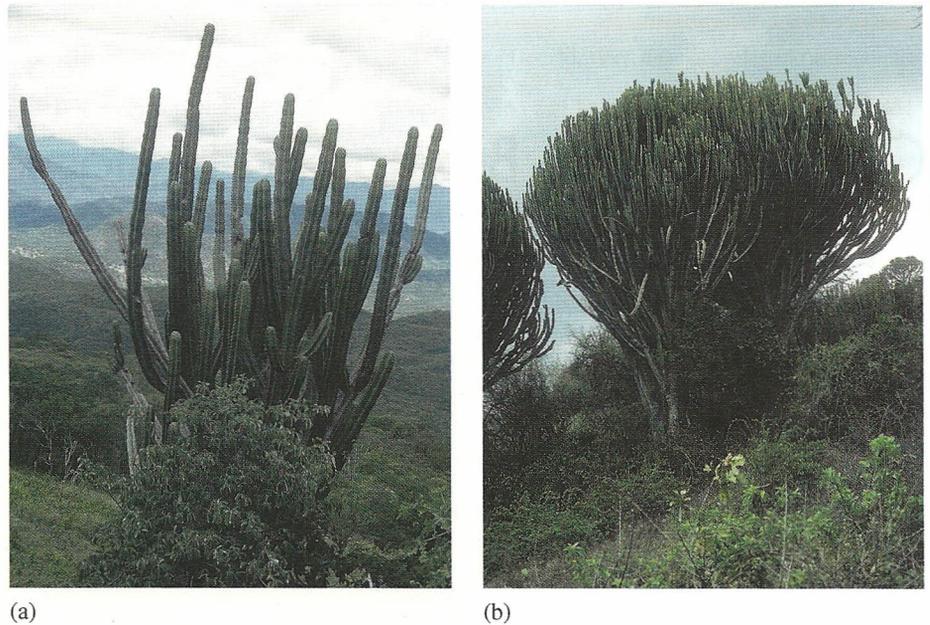
## O Conceito de Biomas na Ecologia



Imagine que você está num safári no leste da África, na Savana, e uma das pessoas de seu grupo grita, "Olhem lá, um cacto!" Com seu treinamento em botânica, você sabe imediatamente que isso não é possível, porque a família dos cactos (Cactaceae) está restrita ao Hemisfério Ocidental. Contudo, a planta se parece exatamente com os cactos que se veem em ambientes semelhantes no México (Fig. 5.1). Uma inspeção mais próxima das flores mostra que a planta é semelhante aos cactos, um membro da família das euforbiáceas (Euphorbiaceae).

Seu colega foi enganado por um fenômeno comum na biologia, a convergência. A **convergência** é o processo pelo qual organismos não relacionados desenvolvem uma semelhança um com o outro em resposta a condições ambientais semelhantes. Os galhos sem folhas, espessos e carnosos de cactos e euforbiáceas assemelhadas evoluíram a partir de adaptações para reduzir sua perda de água em ambientes semiáridos. As duas plantas se parecem porque elas evoluíram sob as mesmas condições, embora descendam de ancestrais não aparentados e de aparência diversa. A seleção natural e a evolução se esquecem da ancestralidade de um determinado organismo conquanto ele seja capaz de uma resposta adaptativa a uma condição específica do ambiente.

A convergência explica por que reconhecemos uma associação entre as formas de organismos e seus ambientes particulares em qualquer parte do mundo. As árvores da Floresta Pluvial Tropical têm a mesma aparência genérica, não importa onde foram descobertas ou a qual linhagem evolutiva pertencem. O mesmo pode ser dito dos arbustos que habitam sazonalmente ambientes secos, que produzem folhas pequenas e decíduas, e frequentemente armam seus caules com espinhos para dissuadir os herbívoros. As árvores do podocarpo (Podocarpaceae), que crescem em florestas temperadas da Nova Zelândia, assemelham-se às árvores de folhas largas do Hemisfério Norte, mesmo sendo gimnospermas, parentes mais próximos dos pinheiros e abetos do que dos carvalhos e bordos.



**FIG. 5.1** Organismos não aparentados podem desenvolver estruturas semelhantes em resposta a condições ambientais comuns. (a) Um cacto arboriforme próximo a Oaxaca, México, e (b) uma árvore euforbiácea do leste africano convergiram em resposta ao clima seco. Fotos de R. E. Ricklefs.

## CONCEITOS DO CAPÍTULO

- O clima é o grande determinante das formas de crescimento e da distribuição das plantas
- O clima define as fronteiras dos biomas terrestres
- Os diagramas climáticos de Walter distinguem os grandes biomas terrestres
- As zonas de clima temperado têm temperaturas médias anuais entre 5°C e 20°C
- As zonas de clima polar e boreal têm temperaturas médias abaixo de 5°C
- As zonas de clima nas latitudes tropicais têm temperaturas médias acima de 20°C
- O conceito de bioma deve ser modificado para os sistemas de água doce
- Os sistemas aquáticos marinhos são classificados principalmente pela profundidade da água

O clima, a topografia e o solo — e as influências análogas nos ambientes aquáticos — determinam o caráter de mudança da vida animal e vegetal, assim como o funcionamento dos ecossistemas sobre a superfície da Terra. Embora não haja lugares que hospedem exatamente o mesmo conjunto de espécies, podemos agrupar as comunidades biológicas e os ecossistemas em categorias, baseado no clima e na forma de vegetação dominante, o que dá a eles seu caráter geral. Estas categorias são denominadas de **biomas**. Os ecossistemas que pertencem ao mesmo tipo de bioma em diferentes partes do mundo desenvolvem uma estrutura de vegetação e funcionamento semelhantes aos dos ecossistemas, incluindo produtividade e taxas de ciclagem de nutriente, sob condições ambientais semelhantes. Assim, os biomas proporcionam pontos de referência convenientes para comparar os processos ecológicos numa escala global. Os ecossistemas do bioma bosque/arbusto, característico dos climas mediterrâneos (invernos frios e úmidos e verões quentes e secos), por exemplo, têm aparência e funcionamento semelhantes, não importa se estejam no sul da Califórnia, no sul da França, no Chile, no sul da África ou na Austrália.

Os biomas terrestres importantes dos Estados Unidos e Canadá são a Tundra, a Floresta Boreal, a Floresta Sazonal Tem-

perada, a Floresta Pluvial Temperada, os Arbustos, os Campos e os Desertos Subtropicais. Como seria de esperar, a distribuição geográfica destes biomas têm alta correlação com as grandes zonas climáticas da América do Norte. Ao sul do México e na América Central, a Floresta Pluvial Tropical, a Floresta Decídua Tropical e a Savana Tropical são biomas importantes. Embora cada bioma seja facilmente reconhecível por seu tipo de vegetação, é importante perceber que sistemas diferentes de classificação fazem distinções às vezes mais gerais ou específicas, e que as características de um bioma normalmente se misturam àquelas do bioma vizinho. O conceito de bioma, contudo, é uma ferramenta muito útil que capacita os ecólogos de todo o mundo a trabalharem juntos em direção a uma compreensão da estrutura e funcionamento dos grandes sistemas ecológicos.

O fato de os biomas poderem ser distinguidos em geral reflete a simples realidade de que nenhuma planta pode resistir a todas as condições que ocorrem na superfície da Terra. Se as plantas tivessem uma tolerância tão ampla, a Terra seria coberta por um único bioma. Ao contrário, as árvores, por exemplo, não podem crescer sob as condições secas que os arbustos e gramíneas conseguem tolerar, simplesmente porque a estrutura física, ou **forma de crescimento**, das árvores cria uma alta demanda por

água. O bioma de campo existe porque as gramíneas e outras herbáceas (chamadas *forbs*<sup>1</sup>) podem sobreviver aos invernos frios típicos das grandes planícies dos Estados Unidos, das estepes da Rússia e dos pampas da Argentina.

Esta combinação de forma de crescimento e ambiente nos permite compreender as distribuições globais dos tipos de vegetação e as extensões dos biomas. Se terminasse aqui, contudo, o estudo da ecologia poderia simplesmente se concentrar nas relações dos organismos com os seus ambientes físicos, e tudo o mais na ecologia se originaria deste aspecto. Contudo, devemos nos lembrar de que a vida não é tão simples. Além das condições físicas, dois outros tipos de fatores influenciam as distribuições das espécies e as formas de crescimento. O primeiro destes são as miríades de interações entre as espécies — tais como a competição, a predação e o mutualismo — que determinam se uma espécie ou forma de crescimento pode persistir em determinado lugar. Por exemplo, as gramíneas podem crescer perfeitamente no leste da América do Norte, como vemos ao longo das rodovias e em campos abandonados, mas as árvores predominam naquele ambiente e, na ausência de perturbação, excluem as gramíneas, que não podem crescer e se reproduzir sob aquelas sombras profundas.

O segundo fator é aquele da sorte e da história. Os biomas atuais desenvolveram-se por longos períodos, durante os quais as distribuições de massa de terra, bacias oceânicas e zonas climáticas mudaram continuamente. A maioria das espécies falhou em ocupar muitos ambientes adequados, simplesmente porque não foram capazes de se dispersarem para todas as partes da Terra. Este fato é amplamente ilustrado pela introdução bem-sucedida por humanos de espécies como o estorninho-comum-europeu (*Sturnus vulgaris*) e os pinheiros-de-monterey (*Pinus radiata*) em partes do mundo que têm condições ambientais adequadas, mas que estavam muito longe das distribuições naturais daquelas espécies.

Além disso, a evolução ocorreu por linhas independentes em diferentes partes do mundo, levando em alguns casos a biomas únicos. A Austrália foi isolada dos outros continentes há cerca de 40 a 50 milhões de anos, o que é responsável tanto por sua fauna e flora incomuns, quanto pela ausência de muitos tipos de plantas e animais familiares aos estrangeiros. Devido à sua história única, as áreas da Austrália com um clima que sustentaria arbustos ou savana de carvalho na Califórnia são revestidas ao invés disso com bosques de altos eucaliptos. As similaridades entre o chaparral — como os arbustos são chamados na Califórnia — e os bosques de eucalipto incluem a seca e a resistência ao fogo, mas a forma de crescimento vegetal predominante difere, principalmente por causa dos acidentes históricos. Consideraremos estes fatores biológicos e históricos mais adiante neste livro. Como veremos neste capítulo, o ambiente físico em última instância define a característica de distribuição dos grandes biomas.

## O clima é o grande determinante das formas de crescimento e da distribuição das plantas

Podemos classificar os ecossistemas em biomas porque o clima, junto com outras influências, determina as formas de crescimento vegetal mais adequadas a uma área e porque as plantas com

formas específicas de crescimento são restritas a determinados climas. Estes princípios estabelecem a relação íntima entre o clima e a vegetação. Tenha em mente, contudo, que há outras semelhanças menos onipresentes entre áreas do mesmo tipo de biomas, incluindo a produtividade biológica, a regeneração de nutrientes nos solos e as estruturas das comunidades animais.

Não se pode compreender as adaptações de um organismo independentemente do ambiente no qual vive. As condições físicas diferentes caracterizam cada bioma, e seus habitantes estão adaptados a viver sob estas condições. As folhas das árvores de florestas decíduas que crescem em biomas de florestas sazonais temperadas são tipicamente largas e finas, proporcionando uma grande área de superfície para absorção de luz, mas com pouca proteção à dessecação ou congelamento. Por outro lado, as folhas de muitas espécies de deserto são pequenas e finamente divididas para dissipar calor (veja a Fig. 3.8), e algumas espécies de deserto não têm nem mesmo folhas.

Por causa destas adaptações, a vegetação dos biomas de floresta sazonal temperada e deserto subtropical diferem dramaticamente. Estas diferenças se estendem desde o espaçamento entre as plantas até as suas formas. Em florestas temperadas, as árvores formam dosséis fechados, e toda a superfície do solo está sombreada. Em ambientes mais secos, incluindo os desertos, os bosques e as savanas, as árvores e os arbustos são mais espaçados, proporcionando uma competição entre seus sistemas radiculares pela água limitada, e este espaçamento permite às gramíneas resistentes à seca crescer nos intervalos entre as árvores. Nos desertos mais extremos, boa parte da superfície do solo é nua, porque a escassez de água não consegue sustentar uma expansão ininterrupta de vegetação.

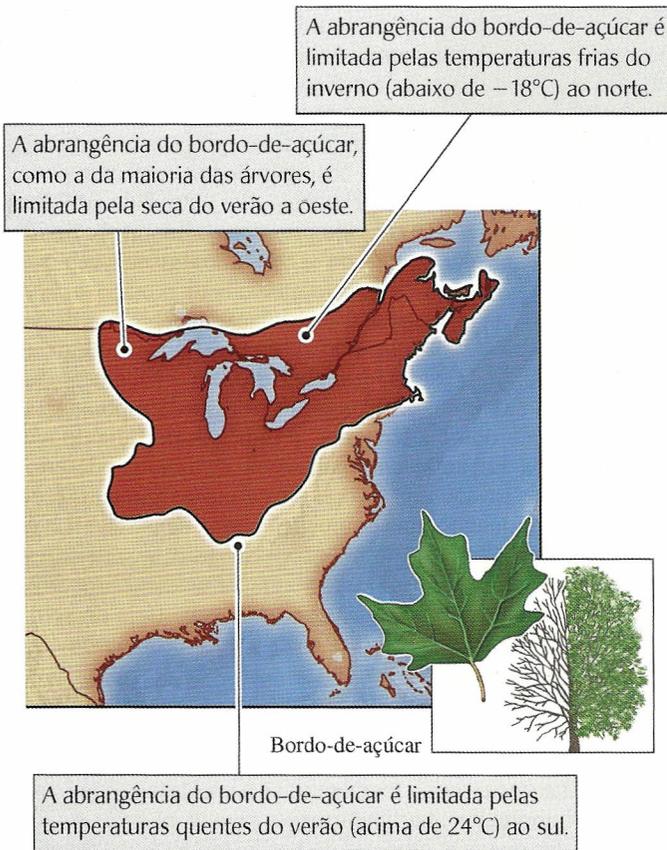
Dado que os organismos são adaptados às condições físicas de seus biomas, não é surpresa que as abrangências de muitas espécies sejam limitadas por aquelas mesmas condições físicas. Em ambientes terrestres, a temperatura e a umidade são as variáveis mais importantes, particularmente para as plantas. As distribuições das diversas espécies de bordos no leste da América do Norte mostra como esses fatores operam. O bordo-de-açúcar (*Acer saccharum*), uma árvore de floresta comum no nordeste dos Estados Unidos e no sul do Canadá, fica limitada pelas temperaturas frias do inverno ao norte, pelas temperaturas quentes do verão ao sul e pela seca do verão a oeste. Assim, o bordo-de-açúcar fica confinado aproximadamente à porção norte do bioma de floresta sazonal temperada na América do Norte (Fig. 5.2). As tentativas em cultivar o bordo-de-açúcar fora da sua abrangência normal falham porque estas árvores não conseguem tolerar temperaturas mensais médias de verão acima de 24°C, ou as de inverno abaixo de -18°C. O limite a oeste do bordo-de-açúcar, determinado pela seca, coincide com o limite oeste da floresta no leste da América do Norte. Como a temperatura e a precipitação interagem para controlar a disponibilidade de umidade, o bordo-de-açúcar requer uma precipitação anual menor na fronteira norte de sua abrangência (cerca de 500 mm) do que na fronteira sul (cerca de 1.000 mm). A leste, a abrangência do bordo-de-açúcar é interrompida repentinamente pelo Oceano Atlântico.

As distribuições do bordo-de-açúcar e outras espécies de bordo do porte de uma árvore — o preto, o vermelho e o prateado — refletem as diferenças nas abrangências das condições nas quais cada espécie pode sobreviver (Fig. 5.3). Onde suas abrangências geográficas se sobrepõem, os bordos apresentam preferências distintas, por serem condições ambientais locais criadas pelas diferenças no solo e na topografia. O bordo-preto (*A. nigrum*) frequentemente ocorre nas mesmas áreas de seu parente próximo, o bordo-de-açúcar, mas normalmente em solos mais

<sup>1</sup>N.T.: *Forbs* — plantas herbáceas à parte de gramíneas. Plantas herbáceas com flores.

secos e mais bem drenados, com alto conteúdo de cálcio (e portanto menos ácido). O bordo-prateado (*A. saccharinum*) ocorre amplamente no leste dos Estados Unidos, mais especialmente em solos úmidos e bem drenados de Ohio e na bacia do rio Mis-

issippi. O bordo-vermelho (*A. rubrum*) cresce melhor tanto sob condições úmidas e pantanosas quanto em solos secos e pobremente desenvolvidos — isto é, sob condições extremas que limitam o crescimento de outras espécies. Entretanto, todas essas árvores têm uma forma de crescimento semelhante e naturalmente ocorrem no — e parcialmente o definem — bioma de Floresta Sazonal Temperada.

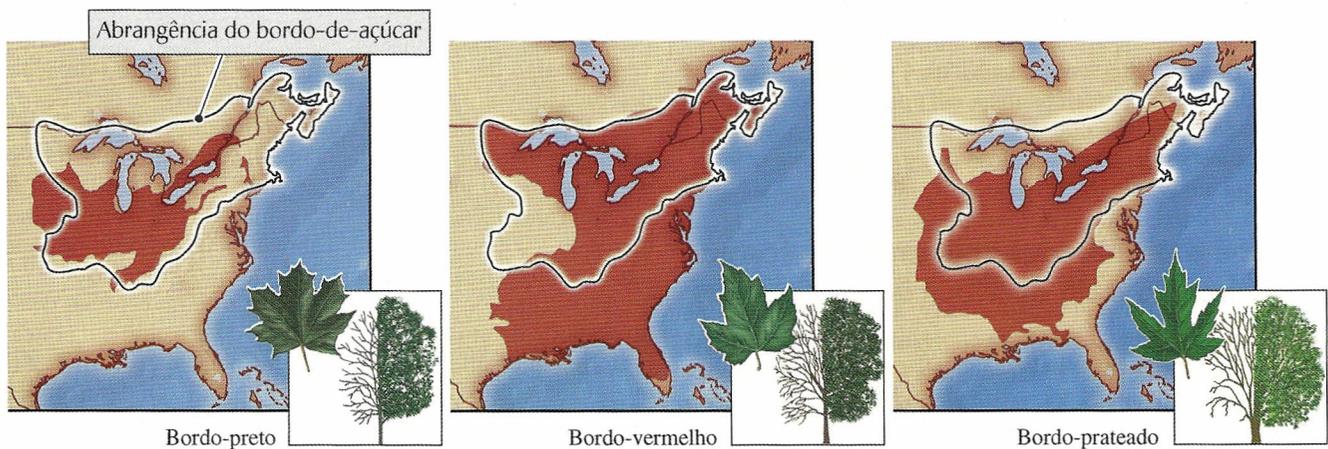


**FIG. 5.2** A distribuição de espécies está limitada pelas condições físicas do ambiente. A área em vermelho mostra a abrangência do bordo-de-açúcar no leste da América do Norte. Segundo H. A. Fowells, *Silvics of Forest Trees of the United States*, U. S. Department of Agriculture, Washington, D.C. (1965).

### O clima define as fronteiras dos biomas terrestres

Um dos sistemas de classificação climática mais amplamente adotado é o sistema **zona climática**, desenvolvido pelo ecólogo alemão Heinrich Walter. Este sistema, com nove grandes divisões, é baseado no ciclo anual da temperatura e precipitação. Os importantes atributos do clima e as características de vegetação em cada uma destas zonas estão mostrados na Fig. 5.4. Os valores de temperatura e precipitação usados para definir as zonas climáticas correspondem às condições de estresse de umidade e frio que são fatores determinantes das formas de vegetação especialmente importantes. Por exemplo, nas latitudes tropicais, a zona climática tropical se distingue da zona climática equatorial pela falta de água durante uma estação seca pronunciada. A zona climática subtropical, que ocorre em latitudes um tanto mais altas, está sempre sem água. Os tipos de vegetação típicas nestas três zonas climáticas são as florestas pluviais perenes (equatorial), as florestas sazonais ou savanas (tropicais), e os arbustos de deserto (subtropical), respectivamente. Examinaremos as zonas climáticas de Walter com mais detalhe abaixo.

Existem muitos esquemas de classificação de biomas. O de Walter é baseado primeiro no clima, com fronteiras entre as zonas climáticas definidas de modo a combinar com as mudanças entre os grandes tipos de vegetação. O ecólogo Robert H. Whittaker, da Universidade de Cornell, definiu os biomas primeiramente pelo seu tipo de vegetação e então procurou identificar um diagrama climático simples no qual ele plotou as fronteiras aproximadas de seus biomas em relação à temperatura e precipitação médias (Fig. 5.5). O resultado é semelhante ao esquema de Walter, como seria esperado, e seus nove tipos de biomas se equivalem diretamente. Quando plotados no diagrama de Whit-



**FIG. 5.3** Espécies aparentadas podem diferir em suas tolerâncias ecológicas. As áreas em vermelho mostram a abrangência do bordo-preto, vermelho e prateado no leste da América do Norte. A abrangência do bordo-de-açúcar está realçada em cada mapa para mostrar as áreas de sobreposição. Segundo H. A. Fowells, *Silvics of Forest Trees of the United States*, U. S. Department of Agriculture, Washington, D.C. (1965).

Nome do bioma	Zona climática	Vegetação
Floresta Pluvial Tropical	I Equatorial: Sempre úmido e assazonal na temperatura	Floresta tropical úmida perene
Floresta Sazonal Tropical/Savana	II Tropical: Estação chuvosa de verão e estação seca de "inverno"	Floresta sazonal, arbustos ou savana
Deserto Subtropical	III Subtropical (desertos quentes): altamente sazonal, clima árido	Vegetação desértica com grande superfície exposta
Bosque/Arbusto	IV Mediterrâneo: Estação chuvosa de inverno e verão seco	Xerófila (adaptada à seca), arbustos sensíveis ao congelamento e bosques
Floresta Pluvial Temperada	V Temperado quente: Ocasionalmente gelado, frequentemente com máxima de precipitação no verão	Floresta temperada perene, um pouco sensível ao gelo
Floresta Sazonal Temperada	VI Nemoral: Clima moderado com congelamento no inverno	Resistente ao gelo, decídua, floresta temperada
Campo Temperado/Deserto	VII Continental (desertos frios): Árido, com verões mornos ou quentes e invernos frios	Campos e desertos temperados
Floresta Boreal	VIII Boreal: Temperado frio, com verões frios e invernos longos	Floresta de folhas aciculadas, perenes, duras e resistentes ao gelo (taiga)
Tundra	IX Polar: Muito curto, verões frios e invernos longos e muito frios	Vegetação perene baixa, sem árvores, crescendo sobre solos permanentemente gelados

FIG. 5.4 Heinrich Walter classificou as zonas climáticas do mundo de acordo com o ciclo anual de temperatura e precipitação. Os nomes dos biomas para estas zonas sob o esquema de classificação de Whittaker estão mostrados na coluna da esquerda.

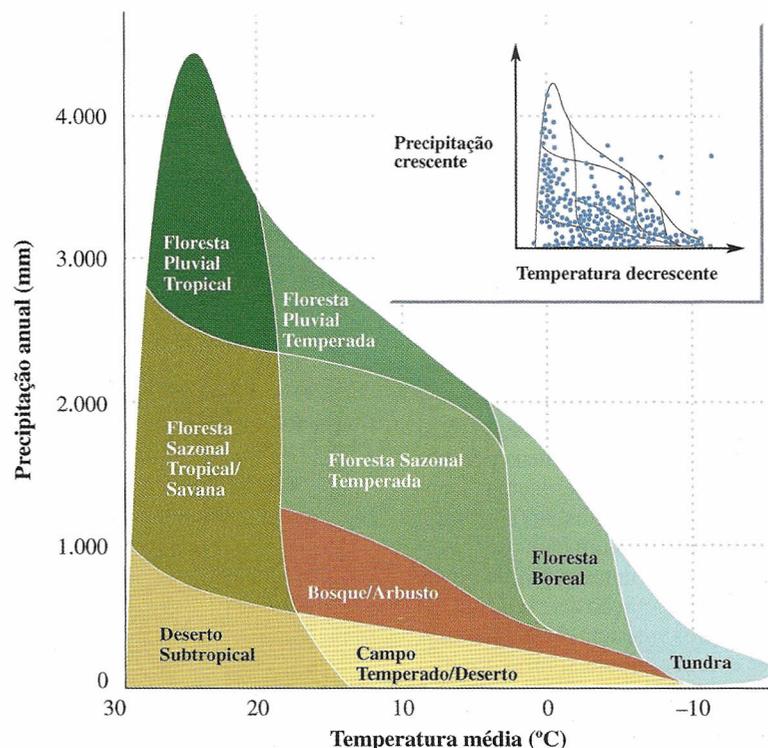


FIG. 5.5 Os biomas de Whittaker são definidos de acordo com a temperatura e precipitação médias. Whittaker plotou as fronteiras de tipos de vegetação observadas em relação à temperatura e precipitação médias. Nos climas intermediários entre os de bioma de floresta e de deserto, o fogo, o solo e a sazonalidade determinam se um campo, bosque ou arbustos vão se desenvolver. Inserção: Temperatura e precipitação anual médias para uma amostra de lugares uniformemente distribuídos sobre a superfície sólida do planeta. A maioria dos pontos caem numa região triangular, que inclui quase todos os intervalos de climas. Apenas os climas das altas montanhas não caem no triângulo. De R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems*, 2ª ed., Macmillan, New York (1975).

taker, a maioria dos locais na Terra caem dentro de uma área triangular, cujos três cantos representam os climas quente e úmido, quente e seco e frio e seco (as regiões frias com muita precipitação são raras, porque a água não se evapora rapidamente com baixas temperaturas e porque a atmosfera nas regiões frias contém pouca quantidade de vapor de água).

Nas latitudes tropicais e subtropicais, onde as temperaturas médias variam entre 20°C e 30°C, a vegetação varia desde a floresta pluvial, úmida ao longo de todo o ano e geralmente recebendo mais do que 2.500 mm de chuva anualmente (Zona Climática Equatorial de Walter), até o deserto, que geralmente recebe menos de 500 mm de chuva (Zona Climática Subtropical de Walter). Os climas intermediários sustentam florestas sazonais (1.500-2.500 mm de chuva), nos quais algumas ou todas as árvores perdem suas folhas durante a estação seca, ou arbustos e savanas (500-1.500 mm de chuva).

As comunidades de vegetação nas latitudes temperadas seguem o padrão das comunidades tropicais com respeito à precipitação, e enquadrando-se convenientemente em quatro tipos de vegetação: Floresta Pluvial Temperada (como no Pacífico noroeste da América do Norte), Floresta Sazonal Temperada, Bosque/Arbusto e Campo Temperado/Deserto. Em latitudes mais altas, a precipitação varia tão pouco de um local para o outro, que os tipos de vegetação são fracamente diferenciados pelo clima. Onde as temperaturas médias caem entre 0°C e -5°C, a Floresta Boreal predomina. Onde as temperaturas anuais médias ficam abaixo de -5°C, todas as comunidades vegetais podem ser resumidas em um único tipo: a Tundra.

Em direção ao extremo mais seco do espectro de precipitação dentro de cada intervalo de temperatura, o fogo representa um papel importante na formação das comunidades de plantas. A influência do fogo é maior onde a disponibilidade de umidade é média e altamente sazonal. Os desertos e as florestas úmidas raramente pegam fogo, porque os desertos dificilmente acumulam restos de plantas suficientes para sustentar um incêndio e as florestas úmidas dificilmente secam o bastante para se tornarem altamente inflamáveis. Os campos e os arbustos têm a combinação de combustível suficiente e secas sazonais para fazer do incêndio um visitante frequente. Nestes biomas, o incêndio é um fator dominante ao qual todos os membros da comunidade devem se adaptar e, de fato, para o qual muitos são especializados. Algumas espécies precisam do incêndio para germinar suas sementes e desenvolver sua prole. Em direção às fronteiras mais úmidas das savanas africanas e das pradarias norte-americanas, incêndios frequentes matam as plântulas e impedem o avanço das florestas, que poderia ser sustentado pela precipitação local se não fosse o fogo. O incêndio favorece às gramíneas perenes e foliáceas com sistemas radiculares extensos e meristemas (centros de crescimento) que podem sobreviver no subsolo (as grammas toleram a pastagem pela mesma razão). Após uma área ser queimada, as raízes das gramíneas e foliáceas lançam brotos novos e rapidamente estabelecem uma nova vegetação acima da superfície do solo. Na ausência de incêndios frequentes, as plântulas das árvores se estabeleceriam e eventualmente sombreariam a vegetação de savana de pradaria.

Como em todos os sistemas de classificação, as exceções aparecem, e as fronteiras entre os biomas são nebulosas. Além disso, nem todas as formas de crescimento das plantas correspondem ao clima do mesmo jeito; como mencionado antes, as árvores do eucalipto australiano formam florestas sob condições climáticas que sustentam somente arbustos ou campos em outros continentes. Finalmente, as comunidades vegetais refletem fatores outros que não a temperatura e a precipitação. A topografia,

os solos, o fogo, as variações sazonais no clima e a herbivoria, todos deixam suas marcas. A visão geral dos grandes biomas terrestres deste capítulo enfatiza as características que os distinguem do ambiente físico e como essas características estão refletidas na forma das plantas dominantes.

**MAIS NA REDE**

*Os Biomas e as Formas dos Animais.* Por que as definições de biomas são baseadas nas formas predominantes de vida vegetal em vez de se referirem aos seus habitantes animais?

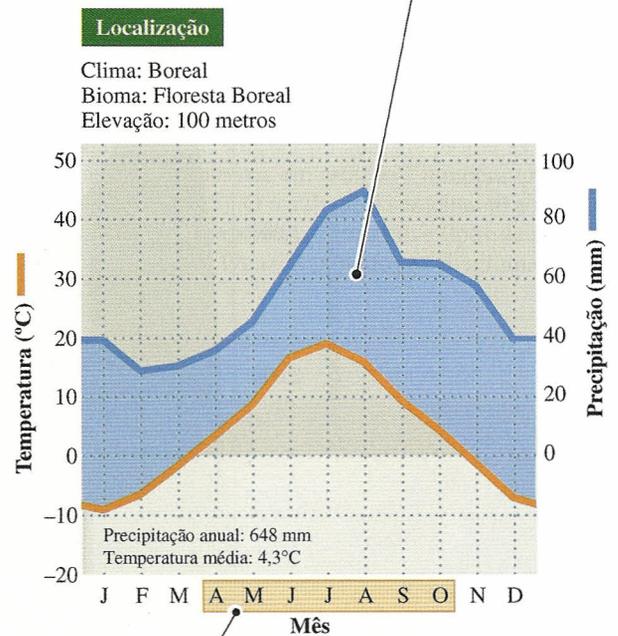
**MAIS NA REDE**

*Caracterizando o Clima.* As descrições integradas do clima realçam a interação da temperatura com a disponibilidade de água.

## Os diagramas climáticos de Walter distinguem os grandes biomas terrestres

A temperatura e a precipitação interagem para determinar as condições e os recursos disponíveis para o crescimento das plantas. Não é surpresa, então, que as distribuições dos grandes biomas

Como regra geral, cerca de 20 mm de precipitação mensal para cada 10°C na temperatura proporcionam umidade suficiente para as plantas crescerem. Isso ocorre sempre que a linha de precipitação (azul) se encontra acima da linha de temperatura (laranja) no gráfico.



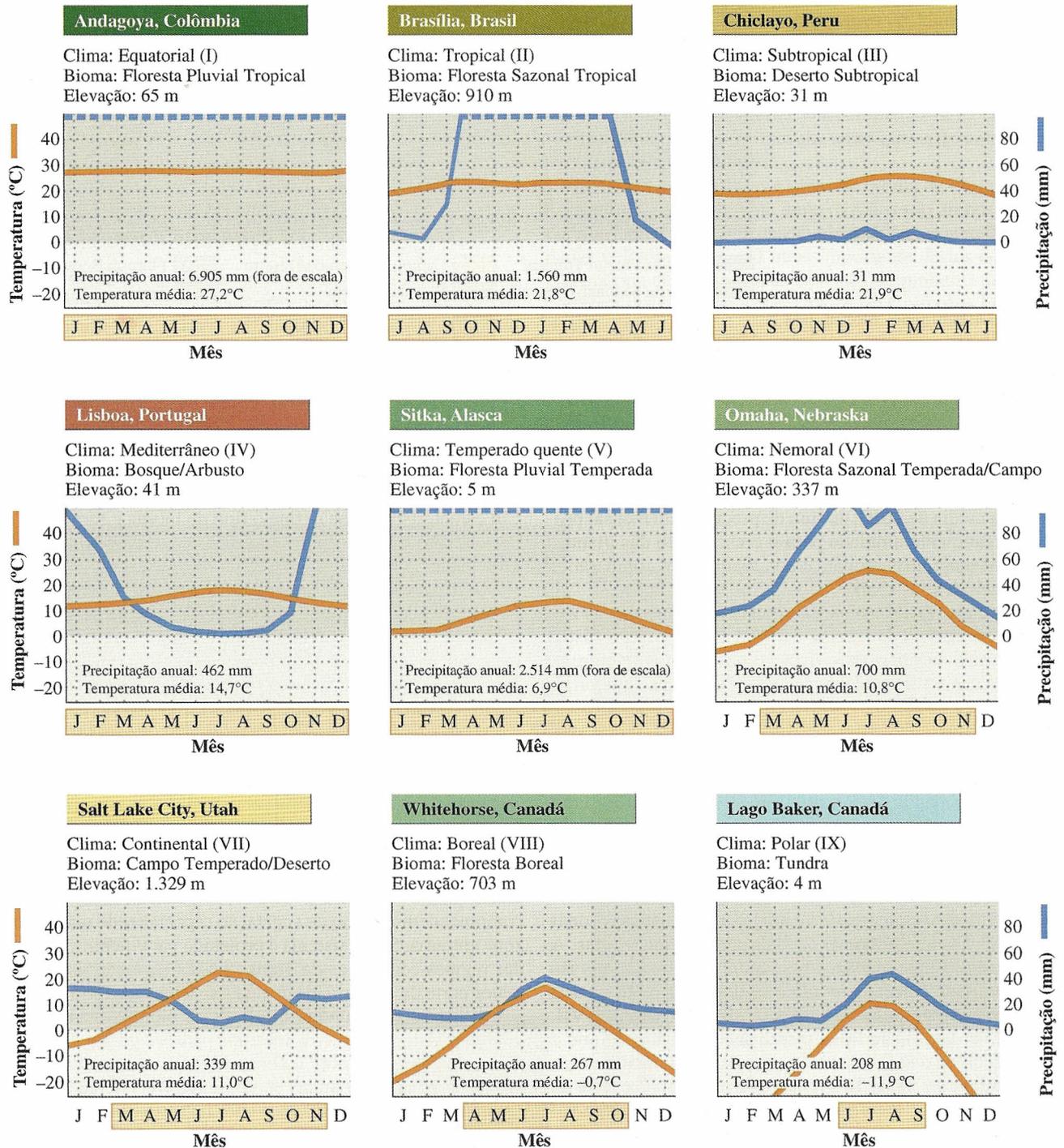
Estes meses de temperaturas acima do congelamento são as estações de crescimento efetivas para as plantas.

**FIG. 5.6** Os diagramas climáticos de Walter permitem comparações de significado ecológico entre as localidades. Estes diagramas, como o ilustrado aqui para uma localidade hipotética em um bioma de Floresta Boreal, retratam a progressão anual da temperatura (escala da esquerda) e precipitação (escala da direita) mensais médias.

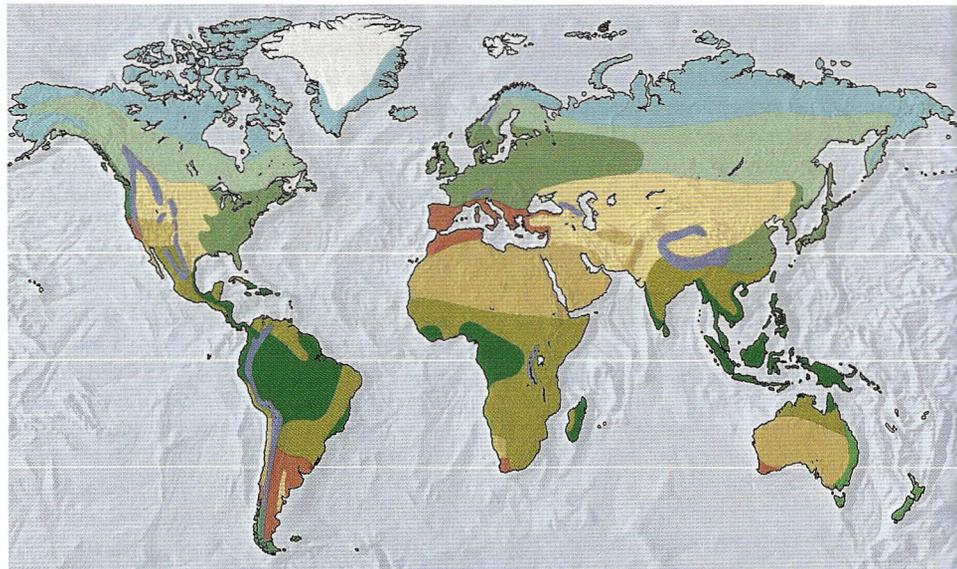
da Terra sigam padrões de temperatura e precipitação. Devido a esta relação íntima, é importante descrever o clima de um modo que reflita a disponibilidade de água, levando em consideração as mudanças de temperatura e precipitação ao longo do ano.

Heinrich Walter desenvolveu o diagrama climático que ilustra os períodos sazonais do déficit e da abundância de água, e portanto permite comparações com significado ecológico dos climas

entre as localidades (Fig. 5.6). O diagrama climático de Walter retrata a temperatura e a precipitação mensais médias ao longo do curso de um ano. As escalas verticais de temperatura e precipitação estão ajustadas tal que, quando a precipitação é mais alta que a temperatura no diagrama, a água é suficiente e a produção vegetal é limitada primordialmente pela temperatura. Inversamente, quando a temperatura é mais alta que a precipitação,



**FIG. 5.7** Cada zona climática tem um padrão sazonal típico de temperatura e precipitação. Os diagramas climáticos de Walter para locais representativos em cada uma das nove grandes zonas climáticas estão mostrados. A linha azul tracejada no topo dos gráficos para as zonas climáticas I, II e V indica a precipitação mensal excedente de 100 mm ao longo do ano. De H. Walter e S.-W. Breckle, *Ecological Systems of the Geobiosphere, I, Ecological Principles in Global Perspective*, Springer-Verlag, Berlim (1985).



**FIG. 5.8** Distribuição global dos grandes biomas.



a produção de plantas é limitada pela disponibilidade de água. As escalas de Walter equalizam 20 mm de precipitação mensal com 10°C de temperatura. Assim, como uma regra geral, numa temperatura média de 20°C, 40 mm de precipitação mensal proporcionam suficiente umidade para o crescimento das plantas. Usaremos os diagramas climáticos de Walter para comparar os biomas caracterizados abaixo.

Os diagramas climáticos para os locais de cada uma das Zonas Climáticas de Walter estão mostrados na Fig. 5.7. As distribuições sazonais dos períodos secos e úmidos diferem entre as zonas climáticas nas latitudes inferiores. Os climas equatoriais (Zona Climática I), como os de Andagoya, Colômbia, são sazonais; isto é, são quentes e úmidos o ano todo. Os climas subtropicais (III), como os de Chiclayo, Peru, são quentes e secos o ano todo. As chuvas de verão e as secas de inverno caracterizam os climas tropicais (II, Brasília, Brasil). Os climas mediterrâneos (IV, Lisboa, Portugal) experimentam chuvas de inverno e secas de verão. O clima de Sitka, Alasca (Temperado Quente, V), é úmido e ameno por todo o ano e sustenta vegetação de florestas perenes.

A sazonalidade da temperatura é um fator relevante nas zonas climáticas VI-IX, que ocorrem nas latitudes médias e altas. A precipitação é tipicamente baixa, mas como as temperaturas são baixas, a umidade geralmente não é limitante durante a curta estação de crescimento do verão. Os climas continentais (VII, Salt Lake City, Utah) são tipicamente secos por todo o ano e tornam-se quentes o suficiente no verão para desenvolver uma significativa falta de água. Tais áreas, que incluem boa parte da *Great Basin* (Grande Bacia) do oeste americano, sustentam vegetação desértica arbustiva.

As mesmas zonas climáticas podem ser reconhecidas onde ocorrem em todo o mundo. Por exemplo, os climas tropicais de Brasília (Brasil), Harare (Zimbábue) e Darwin (Austrália), todos compartilham as temperaturas quentes por todo o ano e uma precipitação típica de verão da Zona Climática II. E cada uma

destas áreas sustenta vegetação de floresta decídua, mudando gradualmente para savana quando a precipitação é particularmente baixa. De fato, cada zona climática sustenta uma vegetação característica, que define o tipo de bioma e torna fácil para nós reconhecer os atributos gerais destes ecossistemas em qualquer lugar.

As zonas climáticas de Walter são um dos diversos sistemas de classificação de bioma. Embora estes sistemas se diferenciem no número de biomas reconhecidos, e alguns enfatizem as características biológicas mais do que as do ambiente físico, todos apresentam essencialmente o mesmo quadro de variação ecossistêmica na superfície da Terra. Por exemplo, o World Wildlife Fund (WWF) reconhece quatorze biomas, em vez dos nove de Walter, adicionando (i) temperado; (ii) florestas coníferas tropicais (ambos caracterizados por climas sazonais, mas que tendem a se tornar secos e sobre solos mais pobres do que os biomas com árvores de folhas largas); (iii) campos e arbustos montanhese, incluindo as zonas de Puna e de Páramo dos altos Andes; (iv) campos e savanas sazonalmente alagados, tanto nas regiões tropicais quanto nas temperadas; e (v) alagados de manguezais, que compreendem um tipo de vegetação especializado que ocorre na zona entremaré. Seu sistema é projetado para identificar as grandes regiões ecológicas da Terra cuja conservação preservaria a maior parte da diversidade dos ecossistemas da Terra.

A distribuição mundial dos tipos de bioma organizados por qualquer sistema segue os mesmos padrões gerais de temperatura e precipitação sobre a Terra (Fig. 5.8). Consideraremos os biomas e as características ecológicas gerais de cada uma das grandes zonas climáticas de Walter na série de vinhetas que se segue. Como a maioria dos leitores deste livro vive nas latitudes temperadas,<sup>2</sup> este é um bom lugar para começar.

<sup>2</sup>N.T.: O livro é original dos EUA.

## As zonas de clima temperado têm temperaturas médias anuais entre 5°C e 20°C

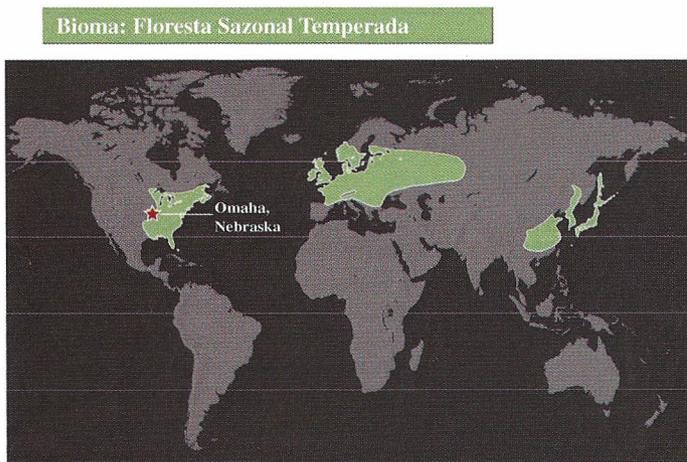
Os climas nas latitudes temperadas são caracterizados por temperaturas médias anuais no intervalo de 5°–20°C nas baixas altitudes. Estes climas estão distribuídos aproximadamente entre 30° N e 45° N na América do Norte e na Ásia, e entre 40° N e 60° N na Europa, que é aquecida pela Corrente do Golfo e pelos ventos de oeste. O congelamento é um fator importante por todas as latitudes temperadas, talvez mesmo definindo seu caráter geral. Naquelas latitudes, os biomas são distinguidos principalmente por quantidades totais de padrões sazonais de precipitação. O tamanho da estação sem gelo, denominada de **estação de crescimento**, e a severidade do congelamento também são importantes.

### O bioma de Floresta Sazonal Temperada (zona climática VI)

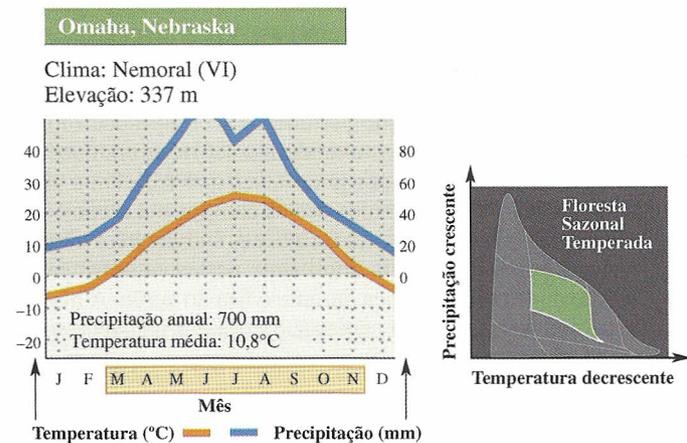
Frequentemente denominada de floresta decídua, o bioma de Floresta Sazonal Temperada ocorre sob condições moderadas, com um inverno gelado. Na América do Norte, é encontrado principalmente no leste dos Estados Unidos e sudeste do Canadá; está também amplamente presente na Europa e no leste da Ásia (Fig. 5.9). Este bioma é pouco desenvolvido no Hemisfério

Sul, porque a razão maior de superfície de oceano em relação à quantidade de terra modera as temperaturas de inverno e impede o congelamento. No Hemisfério Norte, o tamanho da estação de crescimento neste bioma varia de 130 dias, nas latitudes mais altas, até 180 dias nas mais baixas. A precipitação normalmente excede a evaporação e a transpiração; consequentemente, a água tende a se mover para baixo através dos solos e drenar a paisagem na forma de lençóis de água, córregos e rios. Os solos são frequentemente podzolizados, tendem a ser ligeiramente ácidos e moderadamente lixiviados, e têm cor marrom, devido à sua abundante matéria orgânica. As árvores decíduas são a forma de crescimento vegetal dominante. A vegetação frequentemente inclui uma camada de pequenas árvores e arbustos embaixo das árvores dominantes, assim como plantas herbáceas no chão da floresta. Muitas destas herbáceas completam seu crescimento e florescem no início da primavera, antes que as árvores se encham completamente de folhas.

As partes mais quentes e secas do bioma de Floresta Sazonal Temperada, especialmente onde os solos são arenosos e pobres em nutrientes, tendem a desenvolver florestas aciculadas dominadas pelos pinheiros. O mais importante destes ecossistemas na América do Norte são as florestas de pinheiro das planícies costeiras do Atlântico e dos estados do Golfo dos Estados Unidos; as florestas de pinheiros também existem em maiores altitudes no oeste dos Estados Unidos. Devido ao clima quente do sudeste dos Estados Unidos, os solos lá são normalmente lateríticos e pobres em nutrientes. A baixa disponibilidade de nutrien-

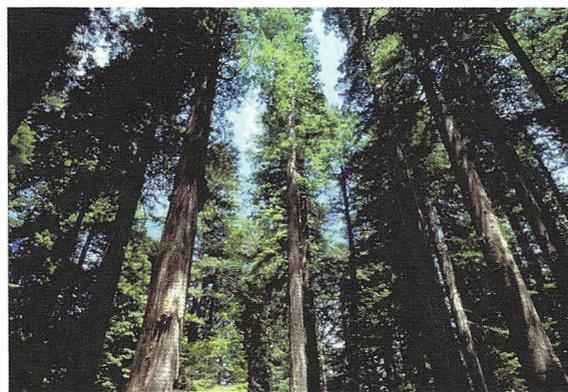
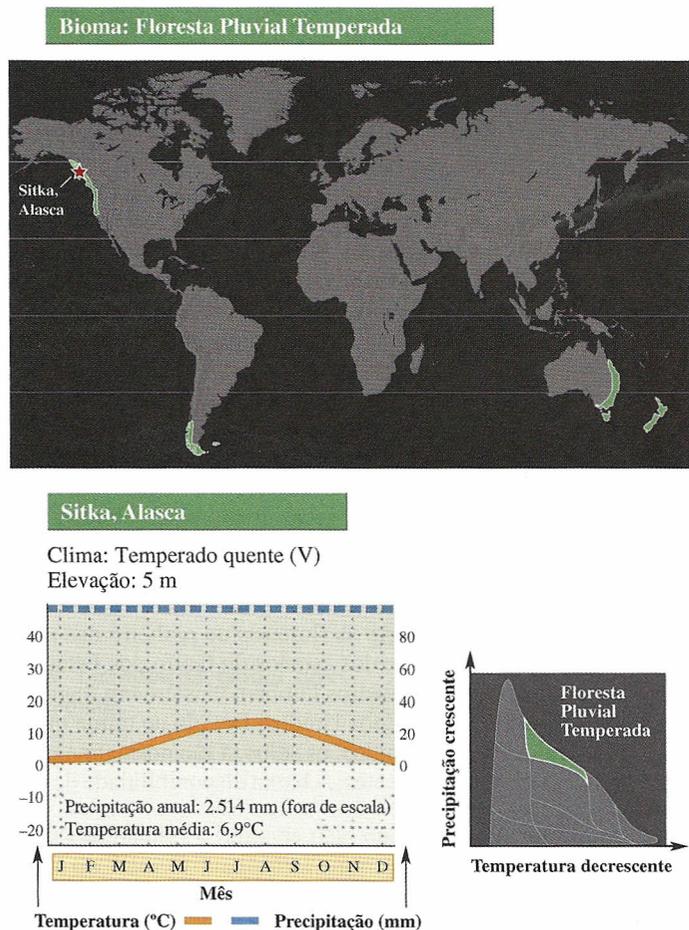


(a) Floresta bordo-faixa no outono, Nova York.

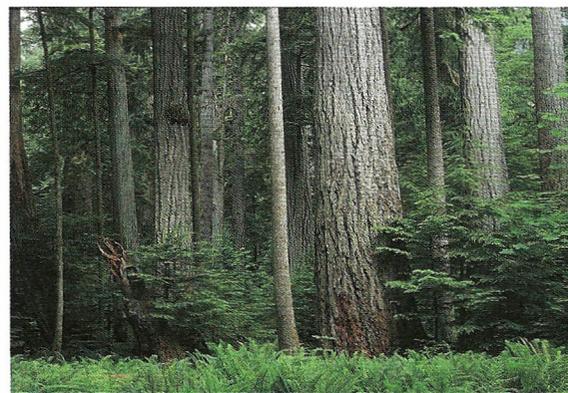


(b) Floresta decídua jovem, no inverno, Massachusetts

**FIG. 5.9** Características principais do bioma de Floresta Sazonal Temperada. Fotografias de R. E. Ricklefs.



(a) Sequoias da Califórnia.



(b) Floresta madura do abeto-douglas, Pacífico noroeste.

**FIG. 5.10** Características principais do bioma de Floresta Pluvial Temperada. Foto (a) de PhotoSphere Images/PictureQuest; foto (b) de Tom e Pat Leeson/Photo Researchers.

tes e água favorece as árvores aciculadas perenes, que resistem à dessecação e liberam nutrientes lentamente, porque mantêm suas acículas por diversos anos. Como os solos tendem a serem secos, os incêndios são frequentes, e a maioria das espécies são capazes de resistir ao fogo.

### O bioma de Floresta Pluvial Temperada (zona climática V)

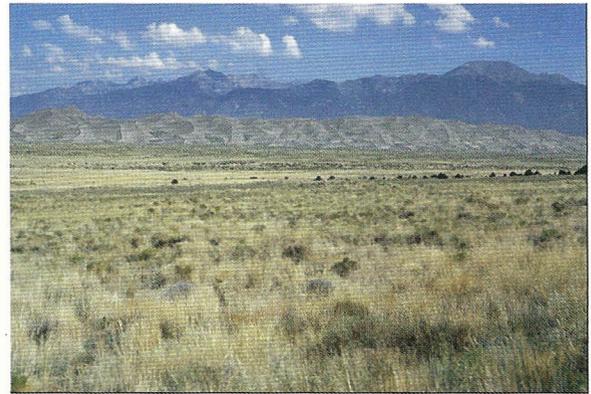
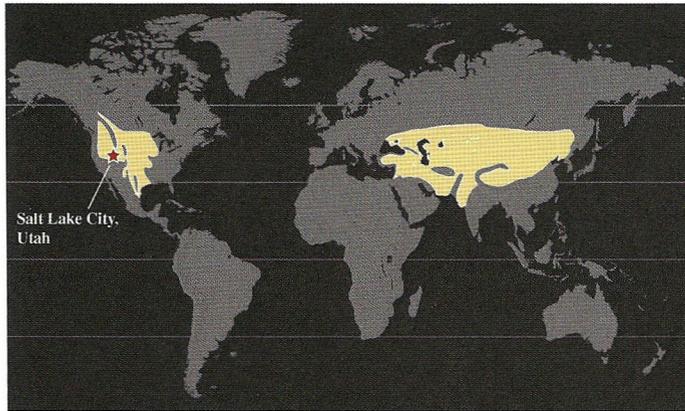
Nos climas de temperatura quente próximo à costa do Pacífico, no noroeste da América do Norte, sul do Chile, Nova Zelândia e Tasmânia, os invernos amenos, as chuvas pesadas de inverno e o nevoeiro do verão criam condições que sustentam florestas perenes extremamente altas (Fig. 5.10). Na América do Norte, estas florestas são dominadas ao sul pela sequoia-vermelha (*Sequoia sempervirens*) e ao norte pelo abeto-douglas (*Pseudotsuga spp.*). Estas árvores têm tipicamente uma altura de 60–70 m e podem crescer a mais de 100 m. Os ecólogos não compreendem por que estes sítios são dominados por árvores aciculadas, mas o registro fóssil mostra que estas comunidades de plantas são muitas antigas e remanescentes de florestas que eram muito mais extensas durante a era Mesozoica, há 70 milhões de anos. Ao contrário das florestas pluviais nos trópicos, as florestas pluviais temperadas tipicamente sustentam poucas espécies.

### O bioma de Campo Temperado/Deserto (zona climática VII)

Na América do Norte, os campos se desenvolvem nas zonas climáticas continentais, onde a precipitação varia entre 300 e 850 mm por ano, e os invernos são frios (Fig. 5.11). A estação de crescimento aumenta, do norte para o sul, de cerca de 120 para 300 dias. Estes campos são frequentemente chamados de **pradarias**. Extensos campos também são encontrados na Ásia central, onde são chamados de **estepes**. A precipitação é rara, tanto que os detritos orgânicos não se decompõem rapidamente, e os solos são ricos em matéria orgânica. Devido à sua baixa acidez, os solos de pradaria, que pertencem ao grupo dos molissolos, não são muito lixiviados e tendem a ser ricos em nutrientes. A vegetação é dominada por gramíneas, que crescem a alturas de 2 m das partes mais úmidas destes campos e a menos de 0,2 m nas regiões mais áridas. As forbiáceas são também abundantes. O fogo é uma influência dominante nestes campos, particularmente onde o *habitat* seca durante o fim do verão. A maioria das espécies de campo tem caules subterrâneos resistentes ao fogo, ou **rizomas**, dos quais os brotos reemergem, ou tem sementes resistentes ao fogo.

Onde a precipitação varia entre 250 e 500 mm por ano, e os invernos são frios e os verões quentes, os campos se transformam gradualmente em desertos. O bioma de Deserto Temperado co-

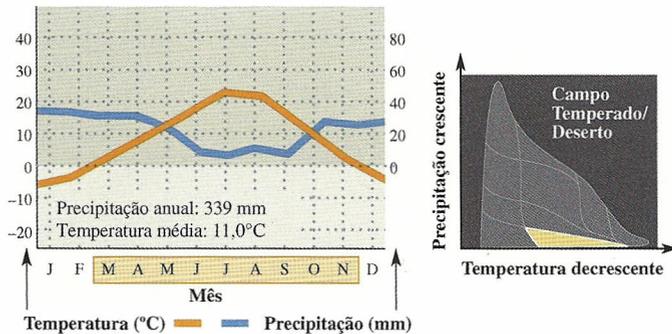
**Bioma: Campo Temperado/Deserto**



(a) Campo da *Great Basin*, oeste do Colorado.

**Salt Lake City, Utah**

Clima: Continental (desertos frios) (VII)  
Elevação: 1.329 m



(b) Artemísia, leste de Washington.

**FIG. 5.11** Características principais do bioma de Campo Temperado/Deserto. Fotografias de R. E. Ricklefs.

bre a maior parte da *Great Basin* (Grande Bacia) do oeste americano. Na parte norte da região, a artemísia (*Artemisia*) é a planta dominante, enquanto ao sul e em solos um pouco mais úmidos, o junípero e árvores de pinha amplamente espaçadas predominam, formando campos abertos com menos de 10 m de estatura com coberturas esparsas de gramíneas. Nestes desertos temperados, a evaporação e a transpiração excedem a precipitação durante a maior parte do ano, e assim os solos são secos e pouca água percola através deles para formar córregos e rios. O carbonato de cálcio lixiviado das camadas superficiais do solo tende a se acumular nas profundidades até onde a água normalmente penetra. Os incêndios são raros nos desertos temperados, porque o *habitat* produz pouco combustível. Contudo, devido à baixa produtividade da comunidade vegetal, a pastagem pode exercer uma forte pressão sobre a vegetação e até mesmo favorecer a persistência de arbustos, que não são um bom alimento. De fato, muitos campos secos no oeste americano e em outras partes do mundo foram convertidos em desertos pela sobrepastagem.

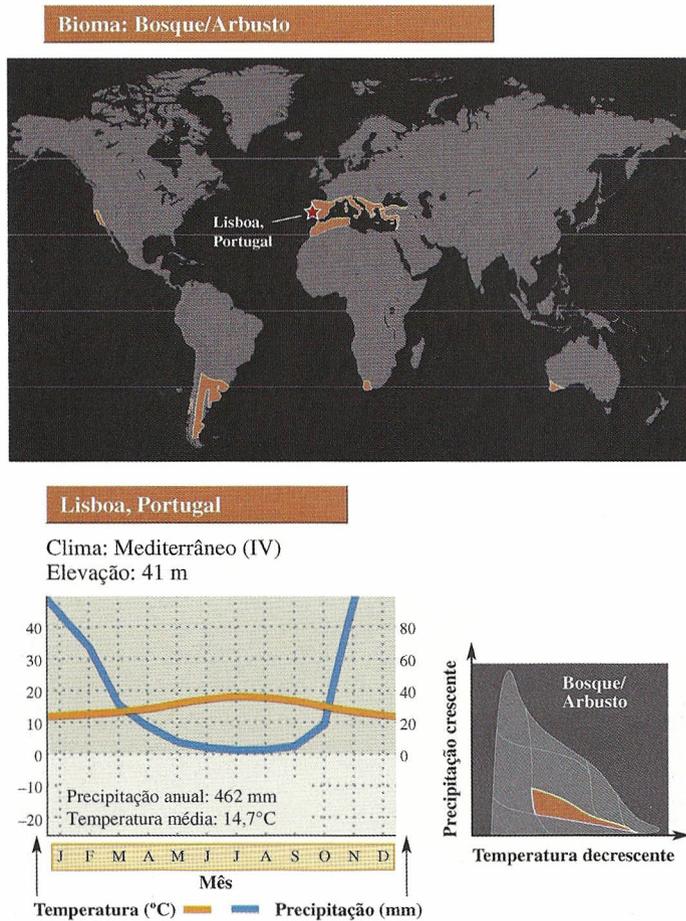
**O bioma de Bosque/Arbusto (zona climática IV)**

A zona climática mediterrânea encontra-se a 30°–40° a norte e sul do equador — e um pouco nas latitudes mais altas da Europa — nos lados ocidentais das massas de terra continen-

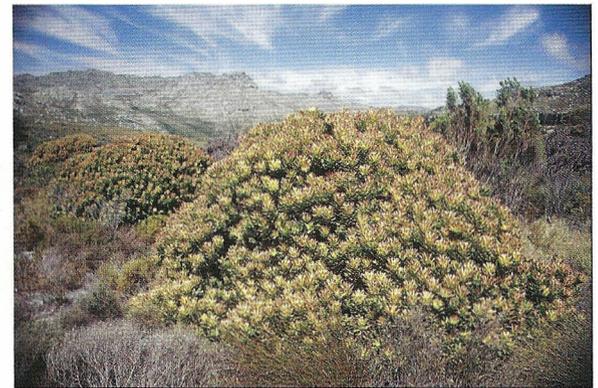
tais, onde os córregos frios dos oceanos e os ventos soprando dos continentes dominam o clima. Os climas mediterrâneos são encontrados no sul da Europa e no sul da Califórnia no Hemisfério Norte e no Chile central, região do Cabo da África do Sul e sudoeste da Austrália no Hemisfério Sul. Os climas mediterrâneos são caracterizados por temperaturas de inverno amenas, chuva de inverno e secas de verão. Sustentam uma vegetação arbustiva, perene, espessa de 1–3 m de altura, com raízes profundas e folhagem resistente à seca (Fig. 5.12). As folhas pequenas e resistentes das plantas típicas do clima mediterrâneo receberam o rótulo de vegetação **esclerófila** (“folha dura”). Os incêndios são frequentes no bioma de Bosque/Arbusto, e a maioria das plantas ou tem sementes resistentes ao fogo ou coroas de raízes que rebrotam logo após o incêndio.

**O bioma de Deserto Subtropical (zona climática III)**

O que as pessoas chamam de “deserto” varia muito. Muitas pessoas se referem às áreas secas da *Great Basin* e da Ásia central como desertos — o Deserto de Gobi é um nome familiar para a maioria de nós. Os climas destes “desertos” situam-se na zona de clima continental de Walter, caracterizada por baixa precipitação e invernos frios. Estas áreas são denominadas de desertos frios. Por outro lado, os desertos subtropicais (Fig. 5.13), fre-



(a) Chaparral no lado úmido em baixa altitude com fogo infrequente, sul da Califórnia.



(b) Vegetação de *fynbos* na Região do Cabo da África do Sul.

**FIG. 5.12 Características principais do bioma de Bosque/Arbusto.** Fotografia (a) de Earl Scott/Photo Researchers; fotografia (b) de Fletcher & Baylis/Photo Researchers.

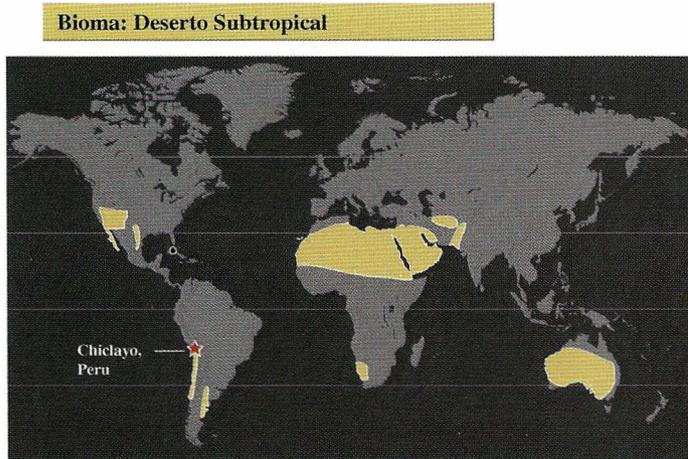
quentemente chamados de desertos quentes, desenvolvem-se em latitudes 20°–30° a norte e sul do equador, nas áreas com uma alta pressão atmosférica associada com correntes de ar descendentes das células de Hadley (Capítulo 4). Os desertos subtropicais têm uma precipitação muito esparsa (menos do que 250 mm), altas temperaturas e geralmente longas estações de crescimento. Devido à baixa precipitação, os solos dos desertos subtropicais (aridossolos) são rasos, virtualmente destituídos de matéria orgânica e neutros no pH. As camadas duras, o *pan*, impermeáveis, de carbonato de cálcio, comumente se desenvolvem nos limites da penetração da água — em profundidades de 1 m ou menos. Enquanto a artemísia domina os desertos frios da *Great Basin*, o arbusto creosoto (*Larrea tridentata*) assume seu lugar nos desertos subtropicais das Américas. Os locais mais úmidos deste bioma sustentam uma profusão de suculentos e cactos, arbustos e pequenas árvores, tais como a *Prosopis* e o palo verde (*Cercidium microphyllum*). A maioria dos desertos subtropicais recebem chuvas de verão. Logo após uma destas, muitas plantas herbáceas brotam de sementes dormentes e crescem rapidamente antes que os solos se sequem de novo. Muitas das plantas nos desertos subtropicais não são tolerantes ao congelamento. A diversidade de espécies é normalmente muito mais alta do que nas terras áridas temperadas.

## As zonas de clima polar e boreal têm temperaturas médias abaixo de 5°C

Nas altas latitudes, as temperaturas frias predominam. A precipitação é muito esparsa, porque a água se evapora lentamente para a atmosfera em temperaturas baixas, embora os solos sejam frequentemente saturados, e a disponibilidade de água não é uma limitação importante nas zonas de clima de altas latitudes. A produtividade biológica durante as estações de crescimento do curto verão é geralmente baixa, e as baixas temperaturas reduzem a decomposição de matéria orgânica e a liberação de nutrientes no solo. Em consequência, as plantas retêm sua folhagem por muitos anos, e a vegetação tende a ser perene e altamente adaptada às frias temperaturas do inverno.

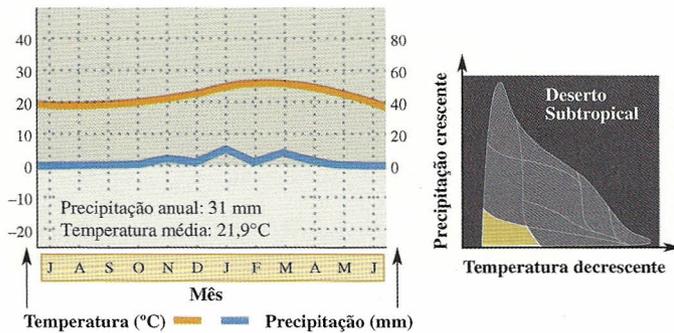
### O bioma de Floresta Boreal (zona de clima VIII)

Estendendo-se numa ampla faixa centrada em cerca de 50° N da América do Norte e 60° N na Europa e na Ásia, jaz o bioma de Floresta Boreal, comumente chamado de **Taiga** (Fig. 5.14). A temperatura anual média situa-se abaixo de 5°C, e os invernos são severos. A precipitação anual geralmente varia entre 400 e 1.000 mm, e como a evaporação é lenta, os solos são



**Chiclayo, Peru**

Clima: Subtropical (desertos quentes) (III)  
Elevação: 31 m



(a) Cacto Cholla, no norte de Sonora, México.



(b) Cacto Saguaro, sul do Arizona.

**FIG. 5.13** Características principais do bioma de Deserto Subtropical. Fotografias de R. E. Ricklefs.

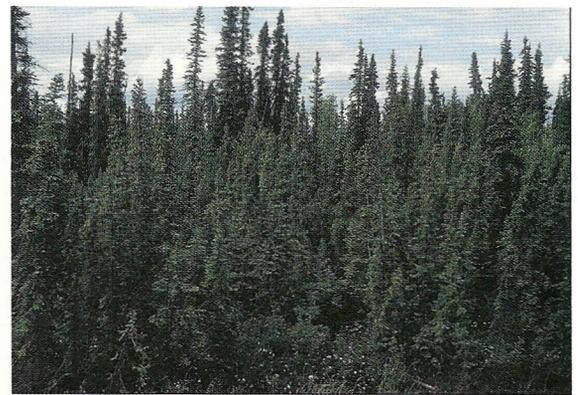
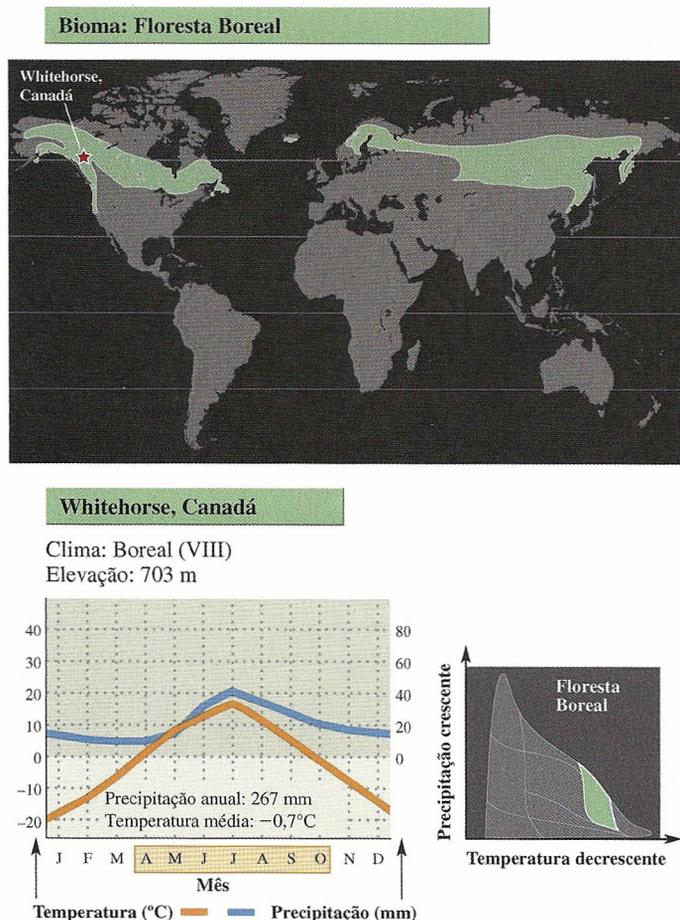
úmidos na maior parte da estação de crescimento. A vegetação consiste em bosques densos aparentemente infindáveis de árvores aciculadas perenes altas, de 10–20 m, a maioria abetos e pinheiros. Devido às baixas temperaturas, a serapilheira vegetal se decompõe muito lentamente e se acumula na superfície do solo, formando um dos maiores reservatórios de carbono orgânico na Terra. A serapilheira aciculada produz altos níveis de ácidos orgânicos, e por isso os solos são ácidos, fortemente podzolizados, e geralmente de baixa fertilidade. As estações de crescimento raramente duram mais do que 100 dias, e na maior parte do tempo metade disso. A vegetação é extremamente tolerante ao congelamento, considerando que as temperaturas podem atingir  $-60^{\circ}\text{C}$  durante o inverno. A diversidade de espécies é muito baixa.

**O bioma de Tundra (zona climática IX)**

Ao norte da floresta boreal, na zona de clima polar, fica a Tundra Ártica, uma extensão sem árvores que se situa sobre um solo permanentemente gelado, ou *permafrost* (Fig. 5.15). Os solos atingem uma profundidade de 0,5–1,0 m durante o curto verão. A precipitação fica normalmente abaixo de 600 mm, e muitas vezes menos do que isso, mas nas áreas mais baixas, onde a drenagem é impedida pelo *permafrost*, os solos podem permanecer saturados com água pela maior parte da estação de crescimento. Os solos ten-

dem a ser ácidos por causa de seu alto conteúdo de matéria orgânica, e contêm poucos nutrientes. Neste ambiente pobre de nutrientes, as plantas retêm sua folhagem por anos. A maioria das plantas é formada de arbustos lenhosos prostrados e anões, que crescem próximo ao solo para se protegerem no inverno sob o cobertor de neve e gelo. Qualquer coisa que se esgueire acima da superfície da neve é cortada por cristais de gelo voando. Na maior parte do ano, a Tundra é um ambiente excessivamente duro, mas durante os dias de verão de 24 horas, a corrida por atividade biológica neste ambiente testemunha a notável adaptabilidade da vida.

Nos lugares altos nas latitudes temperadas, e mesmo nos trópicos, encontra-se uma vegetação que se assemelha àquela da Tundra Ártica, até mesmo incluindo algumas das mesmas espécies, ou seus parentes mais próximos. Estas áreas de *Tundra Alpina* acima da linha das neves ocorre mais amplamente nas Montanhas Rochosas da América do Norte, nos Alpes da Europa e especialmente no platô do Tibete na Ásia central. Apesar de suas similaridades, a Tundra Ártica e a Alpina têm pontos importantes de dessemelhanças também. As áreas de Tundra Alpina geralmente têm estações de crescimento mais quentes e longas, precipitação mais alta, invernos menos severos, maior produtividade, solos mais bem drenados e diversidades de espécies mais altas do que a Tundra Ártica. Ainda sim, as condições muito duras de inverno em última instância limitam o crescimento de árvores.



(a) Floresta Boreal, próximo a Fairbanks, Alasca.



(b) Floresta Boreal com salgueiral no outono, Denali National Park, Alasca.

FIG. 5.14 Características principais do bioma de Floresta Boreal. Fotografias de R. E. Ricklefs.

## As zonas de clima nas latitudes tropicais têm temperaturas médias acima de $20^{\circ}\text{C}$

A  $20^{\circ}$  de latitude do equador, a temperatura varia mais durante o dia do que as temperaturas médias mensais variam durante o ano. As temperaturas médias no nível do mar geralmente excedem  $20^{\circ}\text{C}$ . Os climas nas latitudes tropicais são distinguidos pelas diferenças no padrão de precipitação sazonal. Estas diferenças criam um gradiente contínuo de vegetação desde a floresta pluvial assazonal úmida, passando por floresta, arbusto, savana e deserto sazonal. O congelamento não é um fator ambiental presente nos biomas tropicais, mesmo nas altas elevações, e as plantas e animais tropicais geralmente não podem tolerar o congelamento.

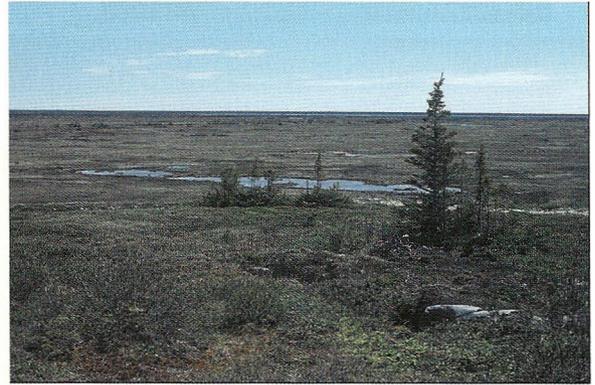
### O bioma de Floresta Pluvial Tropical (zona de clima I)

Os climas onde as Florestas Pluviais Tropicais se desenvolvem (zona de clima equatorial de Walter) são sempre quentes e recebem pelo menos 2.000 mm de precipitação durante o ano, e não menos do que 100 mm durante um único mês. Estas condições prevalecem em três importantes regiões nos trópicos (Fig. 5.16). Primeiro, as bacias do Orinoco e do Amazonas na América do Sul, junto com outras áreas na América Central e a Mata Atlântica do Brasil, constituem a Floresta Pluvial Neotropical. Segun-

do, a área desde o sul da África Ocidental e se estendendo para leste através da bacia do rio Congo constitui a Floresta Pluvial Africana (com uma área adicionada no lado leste da ilha de Madagascar). Terceiro, a Floresta Pluvial Indo-Malásia cobre partes do sudeste da Ásia (Vietnã, Tailândia e Península Malásia); as ilhas entre a Ásia e a Austrália, incluindo as Filipinas, Bornéu e Nova Guiné; e na costa de Queensland da Austrália.

O clima de Floresta Pluvial Tropical normalmente apresenta dois picos de precipitação, concentrados nos equinócios, correspondendo aos períodos quando a Convergência Intertropical passa sobre o equador (veja o Capítulo 4). Os solos da floresta pluvial são tipicamente antigos e constituem-se de oxissolos profundamente intemperizados. Como são relativamente destituídos de húmus e argila, assumem uma cor avermelhada dos óxidos de alumínio e de ferro e retêm poucos nutrientes. A despeito do baixo *status* de nutrientes dos solos, a vegetação da Floresta Pluvial é dominada por um **dossel** contínuo de árvores perenes altas, crescendo a cerca de 30–40 m. Árvores ocasionalmente **emergentes** ultrapassam o dossel a alturas de 55 m ou mais. Como a falta de água nas árvores emergentes é grande devido à sua altura e exposição, elas são normalmente decíduas, mesmo situando-se em Florestas Pluviais perenes. As Florestas Pluviais Tropicais tipicamente têm várias camadas de **sub-bosque** abaixo do dossel, contendo árvores, arbustos e herbáceas pequenas, mas estas são normalmente bastante esparsas porque pouca luz

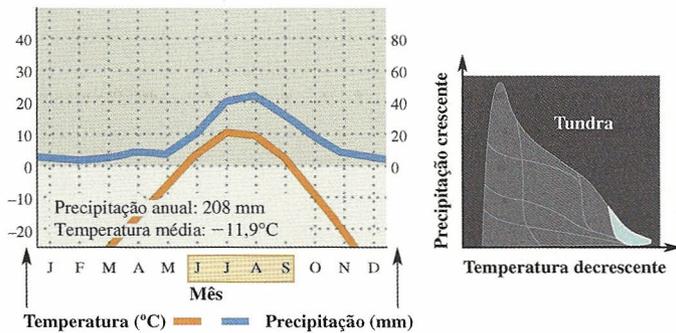
**Bioma: Tundra**



(a) Tundra úmida próximo a Churchill, Manitoba, Canadá.

**Lago Baker, Canadá**

Clima: Polar (IX)  
Elevação: 4 m



(b) Um detalhe da vegetação de tundra com líquens e rododendros anões.

**FIG. 5.15** Características principais do bioma de Tundra. Fotografias de R. E. Ricklefs.

penetra o dossel. As **lianas** trepadeiras, ou vinhas lenhosas, e as **epífitas** são plantas que crescem nos galhos de outras e não estão enraizadas no solo (também chamadas de plantas aéreas; veja a Fig. 1.5), são proeminentes no dossel da floresta propriamente dito. A diversidade de espécies é mais alta do que em qualquer outro lugar da Terra.

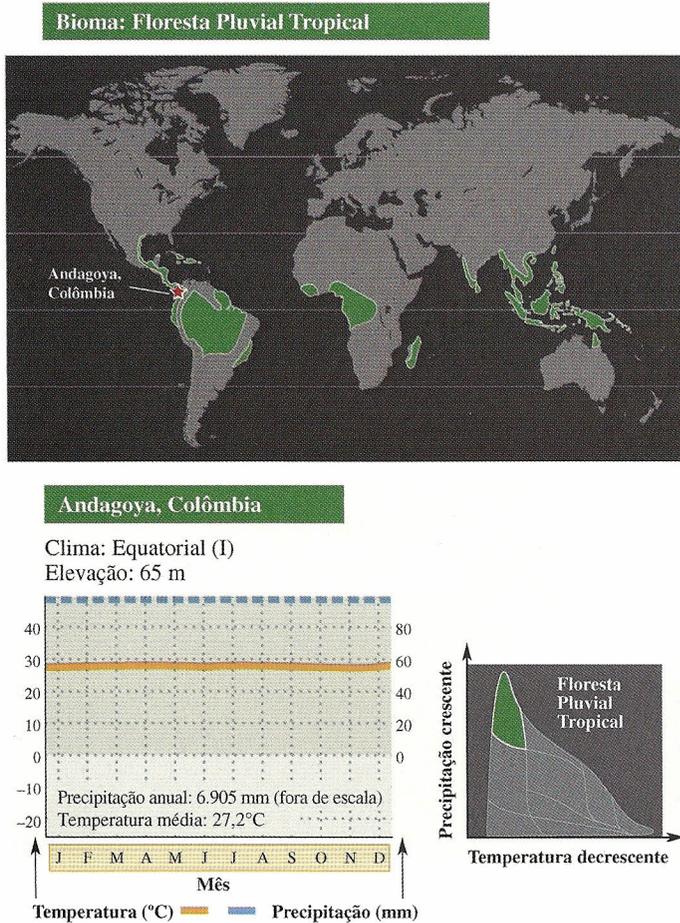
Por unidade de área, a produtividade biológica das Florestas Pluviais Tropicais excede a de qualquer outro bioma terrestre, e sua biomassa em pé excede a de todos os outros biomas, exceto a das Florestas Pluviais Temperadas. Devido às suas temperaturas continuamente altas e abundante umidade, a serapilheira das plantas se decompõe rapidamente, e a vegetação imediatamente assimila os nutrientes liberados. Esta rápida ciclagem de nutrientes sustenta a alta produtividade da Floresta Tropical, mas ela também torna o ecossistema extremamente vulnerável à perturbação. Quando as Florestas Pluviais Tropicais são cortadas e/ou queimadas, muitos de seus nutrientes vão embora nos troncos, ou para atmosfera junto com a fumaça. Os solos vulneráveis sofrem erosão rapidamente e preenchem os córregos com silte. Em muitos casos o ambiente se degrada rapidamente e a paisagem se torna improdutivo.

**O bioma de Floresta Sazonal Tropical/Savana (zona de clima II)**

Nos trópicos, mas além dos 10° do equador (na zona climática tropical de Walter), ocorre tipicamente uma estação seca pro-

nunciada, correspondente ao inverno das altas latitudes. As Florestas Sazonais nesta zona têm uma preponderância de árvores decíduas que descartam suas folhas durante a estação de falta de água (Fig. 5.17). Onde a estação seca não é mais longa e severa, a vegetação se torna mais curta, e espinhos se desenvolvem para proteger as folhas da pastagem. Com uma aridez progressivamente crescente, a vegetação muda de floresta seca para espinhosa e finalmente transforma-se num deserto verdadeiro nas sombras de chuva das cadeias de montanhas ou ao longo das costas, que são acompanhadas por correntes oceânicas frias. Como nos ambientes tropicais mais úmidos, o solo tende a ser fortemente laterítico e pobre em nutrientes.

As Savanas são campos com árvores espaçadas. Estão espalhadas sobre grandes áreas dos trópicos secos, especialmente nas elevações moderadas do leste da África. A precipitação é tipicamente de 900-1.500 mm por ano, mas os três ou quatro meses mais secos trazem menos do que 50 mm de precipitação cada. O incêndio e a pastagem sem dúvida representam importantes papéis na manutenção do caráter do bioma de Savana, particularmente nas regiões mais úmidas, considerando-se que as gramíneas podem persistir melhor do que outras formas de vegetação sob ambas as influências. Quando a pastagem e o fogo são controlados num *habitat* de Savana, a floresta seca normalmente começa a se desenvolver. Grandes áreas da Savana Africana devem suas características à influência de atividades humanas, incluindo as queimadas, através de muitos milênios.



(a) Floresta nebulosa durante a estação seca, Panamá Central.



(b) Floresta nebulosa de altitude média, Jamaica, West Indies.

**FIG. 5.16** Características principais do bioma de Floresta Pluvial Tropical. Fotografias de R. E. Ricklefs.

### O conceito de bioma deve ser modificado para os sistemas de água doce

Os ecólogos terrestres e aquáticos geraram conceitos e termos descritivos para os sistemas ecológicos independentemente. O conceito de bioma foi desenvolvido para ecossistemas terrestres, onde a forma de crescimento da vegetação dominante reflete as condições do clima. Nos sistemas aquáticos, contudo, a profundidade da água, a temperatura, a taxa de fluxo e as concentrações de nutrientes e oxigênio são os fatores físicos dominantes, e os atributos estruturais dos organismos aquáticos não diferem muito em relação a estes fatores. Em consequência, os “biomas” aquáticos não existem no sentido do termo como é aplicado aos ecossistemas terrestres. De fato, definir biomas aquáticos de acordo com a vegetação seria impossível, porque os produtores em muitos sistemas aquáticos são algas unicelulares, que não formam uma “vegetação” com uma estrutura característica. Como resultado, os sistemas aquáticos foram classificados principalmente por estas características físicas como a salinidade, o movimento da água e a profundidade. Os grandes tipos de ambientes aquáticos são córregos e rios, lagos, alagados, estuários e oceanos, e cada um destes pode ser subdividido ainda mais em relação a muitos fatores.

#### Água que flui: córregos e rios

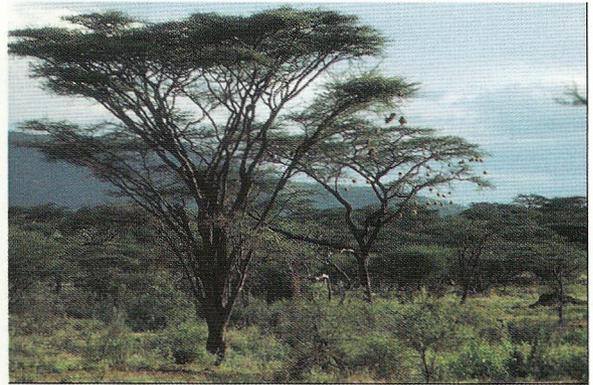
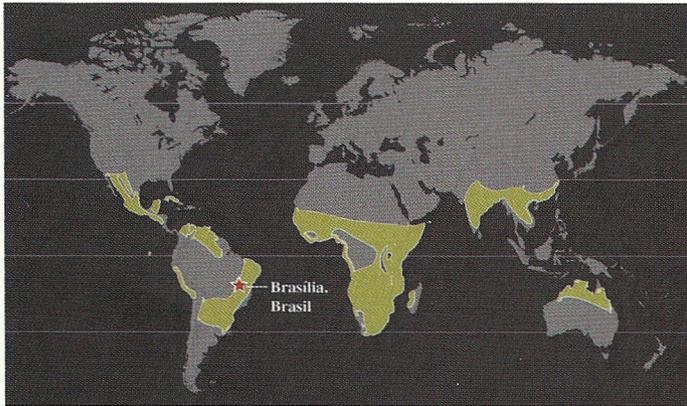
Os **córregos** formam-se sempre que a precipitação excede a evaporação e as drenagens de água da terra. Os córregos se desen-

volvem com a distância, à medida que se unem para formar os rios. Os córregos e os sistemas ripários são normalmente chamados de sistemas **lóticos**, um termo aplicado à água doce corrente. Uma mudança contínua nos ecossistemas dos pequenos córregos nas nascentes de um sistema ripário até a foz do rio é a base do conceito de **continuum de rio**. À medida que nos movemos corrente abaixo, a água flui mais lentamente e se torna mais quente e rica em nutrientes; os ecossistemas se tornam mais complexos e geralmente mais produtivos.

Nos pequenos córregos, os ecólogos distinguem áreas de **corredeiras**, onde a água corre rapidamente sobre um substrato rochoso, e **poças** no leito pluvial (*pool*), extensões um pouco mais profundas onde a água se move mais lentamente (Fig. 5.18). A água é bem oxigenada nas corredeiras, enquanto as “poças” tendem a acumular silte e matéria orgânica. Ambas as áreas tendem a ser improdutivas, porque os nutrientes necessários à vida são levados para longe pelas corredeiras, enquanto o oxigênio e a luz do Sol necessários à vida são inexistentes nas poças.

Em geral, os córregos não possuem a riqueza e a diversidade de vida vistas em outros sistemas aquáticos. Em direção à nascente dos rios, onde pequenos córregos são normalmente sombreados e pobres em nutrientes, a produtividade de algas e outros organismos fotossintéticos tende a ser baixa. Os córregos são normalmente margeados por uma **zona ripária** de vegetação terrestre que é influenciada pelo alagamento sazonal e a elevação dos lençóis de água. Muito da teia alimentar dos ecossistemas de cabeceira depende das folhas e outras matérias orgânicas que

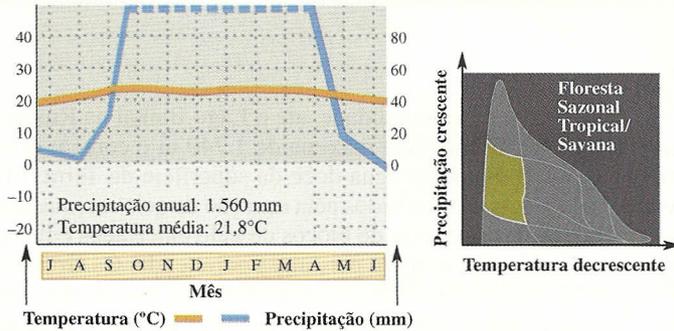
Bioma: Floresta Sazonal Tropical/Savana



(a) Árvores de acácia com ninhos de tecelão, Quênia, leste da África.

Brasília, Brasil

Clima: Tropical (II)  
Elevação: 910 m



(b) Savana Tropical na Bacia do Orinoco, leste da Colômbia

FIG. 5.17 Características principais do bioma de Floresta Sazonal Tropical/Savana. Fotografias de R. E. Ricklefs.



FIG. 5.18 Num córrego, as condições diferem entre remansos e corredeiras. Fotografias de Ed Reschke/Peter Arnold.

caem da vegetação circundante ou são arrastadas pelos córregos. Tais matérias orgânicas que entram no sistema aquático vindo de fora são denominadas **alóctones**.

Quanto mais largo um rio, mais de sua matéria orgânica tem origem nele mesmo, ou **autóctone**. À medida que nos movemos para baixo no *continuum* do rio, ele se torna mais largo, mais lento, mais carregado de nutrientes e mais exposto à luz direta do Sol (Fig. 5.19). Os nutrientes e a luz do Sol sustentam o crescimento de algas e plantas no rio propriamente dito. Contudo, os rios também se tornam mais carregados de sedimentos arrastados para dentro deles a partir das terras e dos córregos do entorno. A alta turbidez causada por sedimentos em suspensão nas partes mais baixas dos rios carregados de silte podem bloquear a luz e reduzir a produção. Os sistemas **fluviais**, como os rios são às vezes chamados, também se distinguem pelo fato de que os córregos continuamente transportam material, incluindo animais, plantas e nutrientes corrente abaixo. Para manter um sistema fluvial num estado estacionário, este deslocamento de fluxo deve ser contrabalançado pelo movimento para cima de animais, produção de partes a montante do sistema e entrada de materiais alóctones.

Todos os sistemas aquáticos interagem com os biomas terrestres que os circundam. Vimos que os córregos recebem escoamento superficial, água do subsolo e matéria orgânica da terra circundante. Uma variedade de organismos vive suas vidas tan-



**FIG. 5.19 Grandes rios carregados de nutrientes são altamente produtivos.** Este rio é um afluente na grande área alagada da bacia inferior do Rio Amazonas no Estado do Pará, Brasil. Fotografia de Jacque Jangoux/Peter Arnold.

to nos ambientes terrestres quanto aquáticos. Muitos sapos e salamandras, por exemplo, têm estágios larvais aquáticos e estágios terrestres adultos. Alguns animais terrestres se alimentam dos organismos que crescem nos córregos e nos lagos, efetivamente envolvendo nutrientes dos sistemas aquáticos para os sistemas terrestres circundantes. Por outro lado, muitos organismos com estágios larvais aquáticos, tais como os mosquitos, se alimentam de organismos terrestres. Assim, embora os biomas aquáticos e terrestres tenham fronteiras reconhecíveis, os organismos cruzam-nas sem cerimônia, e as próprias fronteiras se movem, estendendo-se para dentro das áreas alagadas e retraindo-se delas à medida que os rios sobem e descem.

Os sistemas lóticos são extremamente sensíveis a quaisquer modificações de seus fluxos de água. Dezenas de milhares de represas de todos os tamanhos interrompem os fluxos, somente nos Estados Unidos. Estas represas foram construídas para controlar as inundações, proporcionar água para irrigação ou gerar eletricidade. As represas alteram as vazões de água, a temperatura da água e os padrões de sedimentação. Tipicamente, a água atrás de represas se torna mais quente, e os *habitats* de fundo se tornam soterrados com silte, destruindo o *habitat* para os peixes e outros organismos aquáticos. Grandes represas usadas para energia hidroelétrica frequentemente liberam água a jusante com baixas concentrações de oxigênio dissolvido. Usar represas para controlar as inundações muda os ciclos sazonais de inundação necessários para manter muitas espécies de *habitats* ripários nas planícies inundadas. As represas também interrompem o movimento natural de organismos aquáticos para cima e para baixo, fragmentando os sistemas de rio e isolando as populações. Assim, os sistemas lóticos estão entre os mais vulneráveis de todos os biomas para modificação de *habitat*.

### Águas paradas: lagos e poças

Os lagos e as poças, denominados de sistemas **lênticos**, são distinguidos por suas águas paradas. Os lagos e as poças podem se formar em qualquer tipo de depressão. Eles variam em tamanho desde as poças pequenas e temporárias de chuva, com poucos

centímetros de profundidade, até o Lago Baikal na Rússia, que tem uma profundidade máxima de 1.740 m e contém cerca de um quinto de toda a água doce da superfície da Terra. Muitos lagos e poças são formados pela retração de geleiras, que deixam para trás bacias cheias de blocos de gelo enterrados em depósitos glaciais, que acabam por fim se derretendo. Os Grandes Lagos da América do Norte formaram-se em bacias glaciais, sobrepostos até 10.000 anos atrás por uma espessa camada de gelo. Os lagos são também formados em regiões geologicamente ativas, como o Vale da *Great Rift* da África (“Vale da Grande Fenda”), onde o deslocamento vertical de blocos da crosta da Terra criou bacias nas quais a água se acumulou. Grandes vales de rios, como os do Mississippi e Amazonas, têm lagos em forma de chifre de boi, amplas faixas do rio original abandonadas por deslocamentos do leito principal.

Um lago inteiro poderia ser considerado um bioma, mas ele é usualmente subdividido em diversas zonas ecológicas, cada uma das quais com condições físicas distintas (Fig. 5.20). A **zona litorânea** é a zona rasa em torno da borda de um lago ou poça na qual se encontra uma vegetação enraizada, como os lírios-de-água e as pontederiáceas. As partes de água aberta, além da zona litorânea, formam a **zona limnética** (ou **pelágica**), onde os produtores são algas unicelulares flutuantes ou *fitoplâncton*. Os lagos podem também ser subdivididos verticalmente, com base na penetração de luz e na formação de camadas térmicas estratificadas de água (o epilímnio em direção à superfície e o hipolímnio no fundo; veja a Fig. 4.12). Os sedimentos do fundo de lagos e poças constituem a **zona bêntica**, que proporciona *habitat* para animais que se enterram e microorganismos.

Os lagos e as poças não são permanentes. Pequenas poças temporárias podem se secar a cada ano, e frequentemente diversas vezes durante uma estação. A maioria dos pequenos lagos temperados que se formou quando as geleiras se retraíram gradualmente se encheram com sedimento até que não havia mais área de água aberta. O ecossistema aquático original gradualmente se transformou num ecossistema terrestre, primeiro numa campina úmida e depois o bioma terrestre natural da região.

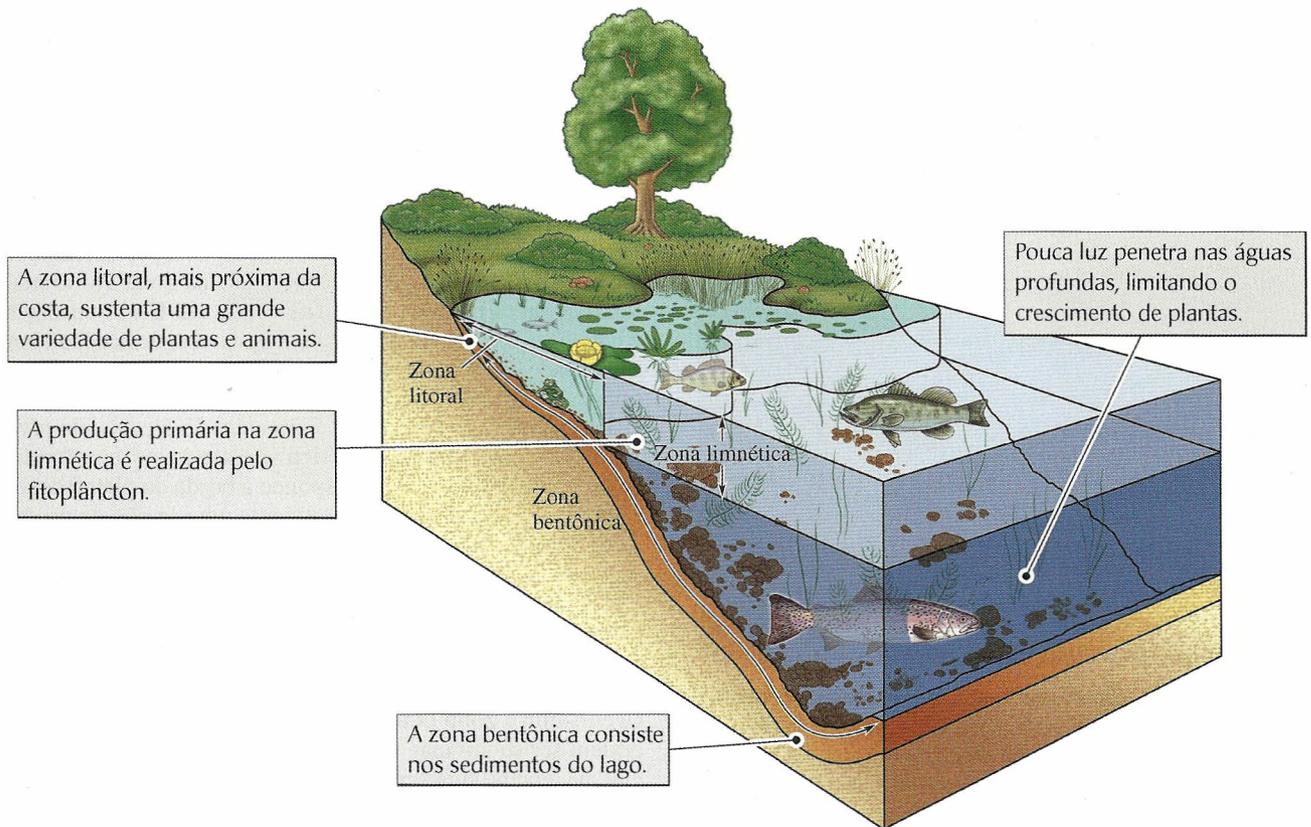


FIG. 5.20 Um lago pode ser dividido horizontalmente ou verticalmente em zonas ecológicas.

## Alagados

As comunidades aquáticas e terrestres normalmente se encontram nos **alagados**, que são áreas de terra consistindo em solo saturado com água e que sustentam uma vegetação especificamente adaptada a estas condições. Os alagados incluem pântanos, brejos e lamaçal quando derivam de água doce, e brejos salgados e manguezais quando associados a ambientes marinhos. Os alagados variam de tamanho desde poças vernais, formados após as chuvas de primavera, até grandes áreas de deltas de rios, como o alagado de Okavango de Botswana, os Everglades do Sul da Flórida e o Pantanal do Brasil, Bolívia e Paraguai — com 195.000 km<sup>2</sup>, o maior alagado do mundo. A maioria das plantas que crescem em alagados podem tolerar baixas concentrações de oxigênio no solo; de fato, muitas são especializadas para estas condições anóxicas e não se desenvolvem em nenhum outro lugar. Os alagados também proporcionam um importante *habitat* para uma grande variedade de animais, de forma especial as aves aquáticas e os estágios larvais de muitas espécies de peixes e invertebrados característicos de águas abertas. Os alagados protegem as áreas costeiras da fúria dos furacões e outras tempestades. Os sedimentos dos alagados imobilizam substâncias poluentes potencialmente tóxicas dissolvidas na água e são plantas naturalmente purificadoras das águas.

Infelizmente, os alagados também ocupam espaço, e têm sido cortados, secados e aterrados para se obter produtos de madeira, desenvolver novas áreas de agricultura e para o crescimento urbano e suburbano sem fim. Desde os anos 1970, uma preocupação crescente com os valores naturais dos *habitats* de alagados, e a legislação, como a Lei da Água Limpa (EUA, 1977), vêm

ajudando a conservar grandes áreas de alagados e restaurá-los tão proximo quanto possível do seu estado natural.

## Estuários

Os **estuários** são encontrados na foz dos rios, especialmente onde o fluxo é parcialmente bloqueado por formas de terra ou barreiras insulares (Fig. 5.21). Os estuários são únicos por causa da sua mistura de água doce e salgada. Além disso, eles são abundantemente supridos com nutrientes e sedimentos carregados corrente abaixo pelos rios. A rápida troca de nutrientes entre os sedimentos e a superfície nas águas rasas do estuário sustenta uma produtividade biológica extremamente alta. Como os estuários tendem a ser áreas de deposição de sedimentos, frequentemente são margeados por extensivos pântanos nas latitudes temperadas e por manguezais nos trópicos. Os pântanos estão entre os habitats mais produtivos da Terra, devido a uma combinação de altos níveis de nutrientes e ausência de falta de água. Eles contribuem com matéria orgânica para os ecossistemas de estuário, que por sua vez sustentam populações abundantes de ostras, caramujos, peixes e os animais que se alimentam deles.

## As intervenções humanas nos biomas de água doce

Os biomas de água doce de todos os tipos estão sujeitos a diversas interferências produzidas por atividades humanas que podem mudar dramaticamente sua qualidade e funcionamento ecológico. O mais importante desses são a chuva ácida e a eutroficação, que discutiremos em mais detalhes nos capítulos seguintes. Es-



**FIG. 5.21** Estuários são ecossistemas extremamente produtivos.

Os estuários se desenvolvem na foz dos rios e são normalmente limitados por extensos alagados salgados, como nesta vista da costa da Geórgia. Fotografia de S. J. Krasemann/Peter Arnold.

tas interferências e seus efeitos demonstram ainda mais as conexões íntimas entre os biomas terrestres e aquáticos.

A chuva ácida se forma quando diversos gases produzidos pela combustão de combustíveis fósseis, particularmente o dióxido de enxofre e os óxidos de nitrogênio, se dissolvem na umidade da atmosfera para formar os ácidos sulfúrico e nítrico. Esta precipitação acidificada entra nos lagos e córregos, onde pode reduzir o pH a níveis tão baixos quanto 4, bem além dos limites de tolerância de muitos organismos. As águas acidificadas perdem vida vegetal e algas, e o baixo pH rompe a reprodução normal dos peixes e outros animais aquáticos. No caso mais extremo, o ecossistema inteiro pode colapsar.

A **eutroficação**<sup>3</sup> é a adição de nutrientes limitantes, como o fósforo, nos ecossistemas aquáticos. Estes nutrientes podem vir do escoamento superficial que carregou esgoto, rejeitos industriais ou fertilizantes, ou de rejeitos animais de terras cultivadas. Uma súbita abundância de nutrientes pode não somente aumentar a produção dramaticamente, mas também romper o funcionamento normal do ecossistema ao favorecer certos organismos sobre outros. O material orgânico abundante estimula o crescimento de populações de bactérias decompositoras que explodem, mas o processo de decomposição depleciona as águas do oxigênio necessário a outros organismos.

## Os sistemas aquáticos marinhos são classificados principalmente pela profundidade da água

Os oceanos cobrem a maior parte da superfície da Terra. Abaixo da superfície do oceano situa-se um reino imensamente comple-

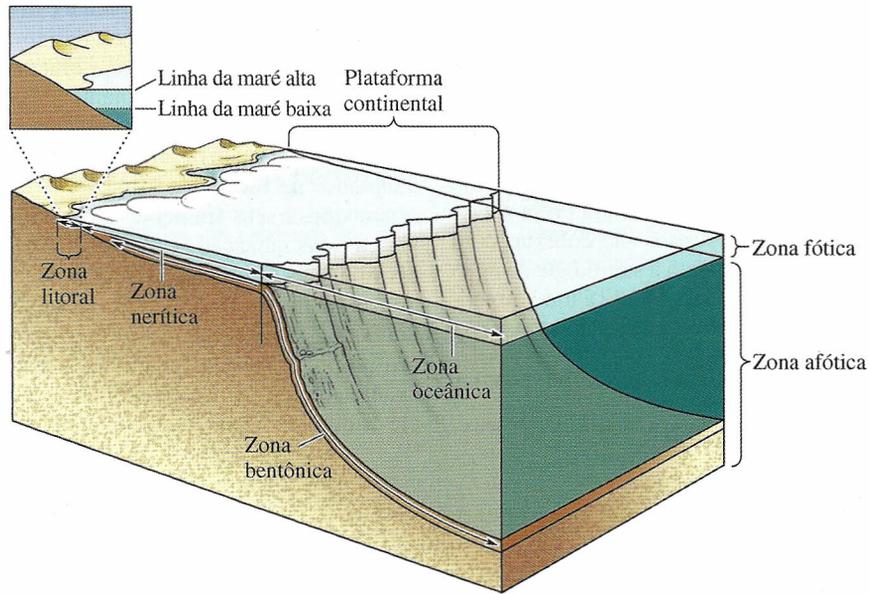
xo que abriga uma grande variedade de condições físicas e sistemas ecológicos (Fig. 5.22). A variação nos ambientes marinhos vem das diferenças na temperatura, salinidade, profundidade (que influencia a luz e a pressão), correntes, substrato e, na fronteira dos oceanos, as ondas.

Muitos ecólogos marinhos categorizam as zonas ecológicas marinhas de acordo com a profundidade. A **zona litoral** (também chamada de *zona entremaré*) se estende entre os níveis mais alto e mais baixo da maré, e assim fica exposta periodicamente ao ar (Fig. 5.23). As condições ecológicas na zona litoral mudam rapidamente à medida que a maré vem e vai. Uma consequência frequente é a aguda **zonação** de organismos, de acordo com sua habilidade em tolerar os estresses de condições terrestres, aos quais são expostas em grande extensão dependendo de sua posição no intervalo entremaré. Para além do alcance do nível da maré mais baixa, a **zona nerítica** se estende até a profundidade de cerca de 200 m, que corresponde à borda da plataforma continental. A zona nerítica é geralmente uma região de produtividade alta, porque as camadas superficiais de água iluminadas pelo Sol estão tão próximas dos sedimentos abaixo, que ondas fortes podem movê-los para a superfície. Para além da zona nerítica, o fundo do mar cai rapidamente para grandes profundezas da **zona oceânica**. Aqui, os nutrientes são escassos e a produção é estritamente limitada. O fundo do mar abaixo da zona oceânica constitui a **zona bêntica**. Ambas as zonas nerítica e oceânica podem ser subdivididas verticalmente numa **zona fótica** superficial, na qual há suficiente luz para fotossíntese, e uma **zona afótica** sem luz. Os organismos na zona afótica dependem em sua maioria do material orgânico caindo de cima.

Outros sistemas de classificação do bioma marinho dividem os oceanos em biomas de diferentes formas. Um exemplo é proporcionado pelo World Wildlife Fund (WWF), uma lista global de 200 tipos de *habitats* que são prioridade para conservação. O WWF apontou os seguintes biomas marinhos como aqueles entre os mais produtivos e diversos na Terra: o polar, as plataformas e mares temperados, a ressurgência temperada, a ressurgência tropical e os recifes tropicais de coral. Estes biomas tradicionalmente proporcionam a maioria dos recursos marinhos explorados pelos humanos. As regiões polares, que contêm grandes áreas de mares rasos, e as plataformas continentais nas latitudes temperadas são altamente produtivas, porque os nutrientes dos sedimentos do fundo não estão muito longe das águas superficiais, como indicado anteriormente. As zonas de ressurgência são também altamente produtivas porque as correntes para cima arrastam nutrientes das profundezas do oceano para as águas superficiais iluminadas.

Enquanto o oceano aberto é comparado com o deserto, por causa da sua baixa produtividade, os **recifes de coral** são como florestas pluviais tropicais, tanto na riqueza de sua produção biológica quanto na diversidade de seus habitantes (Fig. 5.24). Os corais construtores de recifes são encontrados nas águas rasas dos oceanos quentes, normalmente onde as temperaturas da água permanecem acima de 20°C por todo o ano. Os recifes de coral frequentemente circundam ilhas vulcânicas, onde são alimentados por nutrientes que sofrem erosão do solo vulcânico rico e pelas correntes de fundo forçadas para cima pelo perfil da ilha. Os corais são duplamente produtivos porque as algas fotossintéticas dentro de seu tecido geram energia de carboidrato que alimenta as fenomenais taxas de crescimento dos corais. Além disso, a complexidade da estrutura construída pelos corais ao longo do tempo proporciona uma grande variedade de substratos e esconderijos para as algas e os animais, tornando os recifes de corais um dos mais diversos da Terra. Infelizmente, as tempera-

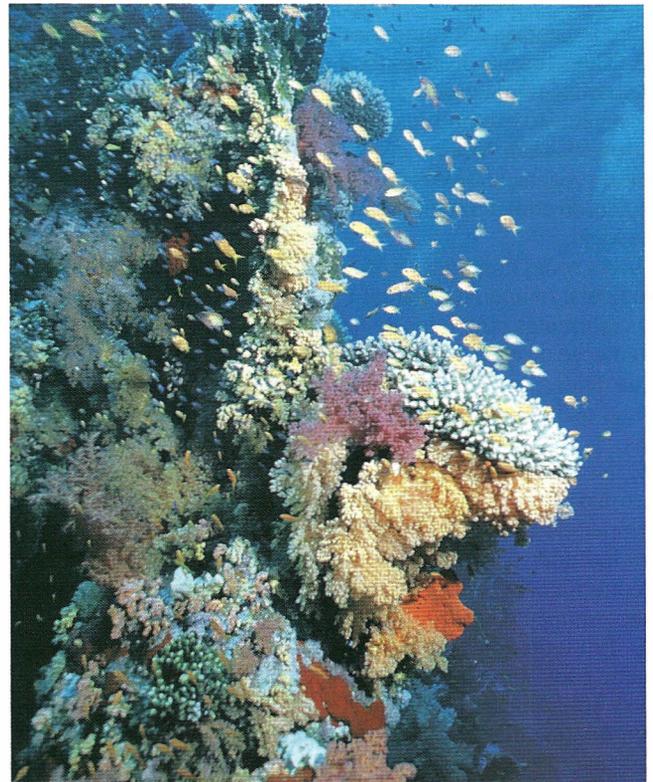
<sup>3</sup>N.T.: Frequentemente traduzida com o anglicismo “eutrofização”.



**FIG. 5.22** Os oceanos podem ser divididos em algumas zonas ecológicas principais. Essas variações resultam de diferenças nos fatores como temperatura, profundidade e imersão da maré.



**FIG. 5.23** A zona litoral é exposta a condições terrestres duas vezes por dia. Contudo, pode sustentar um crescimento prolífico de algas e diversos animais marinhos, como nesta área da costa de New Brunswick no Canadá. Fotografias de R. E. Ricklefs.



**FIG. 5.24** Os recifes de coral são ecossistemas altamente produtivos. Ao contrário do oceano aberto, onde a produtividade é baixa, o ecossistema de recife de corais proporciona alimento abundante para diversas comunidades biológicas. Esta fotografia foi tirada no Mar Vermelho, próximo ao Egito. Fotografia de Eric Hanauer.

turas crescentes da superfície do mar nos trópicos estão matando os simbioses algais dos corais em grandes áreas — um fenômeno conhecido como branqueamento dos corais. A estabilidade deste bioma está agora em risco.

Outros biomas marinhos têm condições físicas que promovem formas únicas de vida e propriedades ecossistêmicas distintas. Por exemplo, as florestas de *kelp*,<sup>4</sup> que se desenvolvem em águas rasas e férteis ao longo de costas continentais, proporcionam habitats para uma rica variedade de vida marinha (veja a Fig. 1.16). Grandes áreas de mares polares rasos são cobertas com gelo que sela a interface ar-água e aumenta a salinidade da água porque os sais são excluídos do gelo. O resultado é um ambiente salgado e de penumbra sem qualquer perturbação de onda. As

<sup>4</sup>N.T.: Um tipo de alga comprida inexistente no Brasil e comum na Califórnia.

## RESUMO

1. As distribuições geográficas de plantas são determinadas primordialmente pelo clima. Cada região climática tem tipos característicos de vegetação que diferem em forma de crescimento.

2. Como as formas de crescimento vegetal estão diretamente relacionadas com o clima, os grandes tipos de vegetação combinam com a temperatura e a precipitação de forma relevante. Os grandes tipos de vegetação podem ser usados para classificar os ecossistemas em categorias chamadas de biomas.

3. Duas formas de classificar os biomas são representadas pela abordagem de zonas climáticas de Walter e pela abordagem de vegetação exemplificada de Whittaker. O primeiro classifica as regiões com base no clima, dentro do qual o tipo característico de vegetação se desenvolve. O segundo classifica as regiões de acordo com o tipo de vegetação, que geralmente reflete o clima local.

4. As zonas climáticas e os biomas são agrupados nas latitudes tropicais, temperada, boreal e polar. As adaptações de plantas aos diferentes intervalos de temperatura distinguem os tipos de vegetação de cada uma destas faixas latitudinais. Dentro de cada uma delas, a sazonalidade da precipitação e fatores adicionais, como os incêndios, diferenciam ainda mais os biomas terrestres.

5. Nas latitudes temperadas, os grandes biomas são a Floresta Sazonal Temperada, a Floresta Pluvial Temperada e o Campo Temperado/Deserto. O bioma de Bosque/Arbusto é encontrado nas latitudes temperadas mais baixas em áreas com um clima mediterrâneo. Os Desertos Subtropicais situam-se entre as latitudes temperadas e tropicais.

6. Em latitudes altas, encontra-se a Floresta Boreal, normalmente consistindo em árvores aciculadas com folhagem perene sobre solos pobres em nutrientes e ácidos, e a Tundra, um bioma sem árvores que se desenvolve sobre solos permanentemente congelados ou *permafrost*.

7. As latitudes tropicais são dominadas por Floresta Pluvial Tropical e Floresta Sazonal Tropical, que vai desde a floresta decídua até a floresta espinhosa, à medida que a aridez aumenta, e às vezes até a Savana, que é um campo com árvores esparsas, mantidas sob a pressão do incêndio e da pastagem.

chaminés hidrotérmicas são ambientes do fundo do mar dominados pela entrada de água quente carregada de sulfeto de hidrogênio, que proporciona energia redutora usada por bactérias quimiossintéticas para alimentar a alta produtividade que de outra forma seria estéril num ambiente abissal.

As qualidades físicas que caracterizam cada bioma terrestre e aquático constituem os ambientes aos quais seus habitantes estão adaptados na forma e na função. A íntima associação entre os organismos e seus ambientes através do tempo evolutivo é a base para a especialização ecológica e para os limites resultantes das distribuições de organismos e populações. As adaptações, contudo, refletem não apenas estes fatores físicos do ambiente, mas também as muitas interações de organismos com indivíduos de sua própria e de outras espécies. Na próxima parte deste livro, examinaremos o processo da adaptação evolutiva e veremos como ele criou a tremenda diversidade de vida sobre a Terra.

8. Os sistemas aquáticos não são normalmente classificados como biomas, porque não possuem o equivalente da vegetação terrestre como estrutura característica. Pode-se, contudo, distinguir-se águas correntes (sistemas lóticos), lagos (sistemas lênticos), alagados, estuários e oceanos, e cada um destes sistemas pode ser adicionalmente subdividido com base em outros fatores, como a profundidade da água.

9. O conceito de *continuum* de rio descreve as mudanças nas características dos sistemas lóticos desde suas cabeceiras até sua desembocadura. Os córregos de cabeceira tendem a ser sombreados pela vegetação circundante, com baixos níveis de nutrientes, e recebem a maioria de sua matéria orgânica de fontes externas (alóctones).

10. Na parte de baixo, os rios são largos e lentos, carregam muitos nutrientes e sedimentos, recebem muita luz do Sol e se espalham nos habitats terrestres circundantes nas planícies alagadas.

11. Os lagos e as poças variam tremendamente em tamanho, mas são todos distinguidos por conter águas paradas. Os grandes lagos podem ser diferenciados em zonas ecológicas que diferem em profundidade de água, temperatura, nutrientes, oxigênio e luz.

12. Os alagados são áreas nas quais o solo é saturado com água incluindo pântanos, brejos e manguezais. Os alagados sustentam plantas e animais únicos, e também proporcionam funções ecossistêmicas importantes, como a remoção de poluentes da água.

13. Os estuários, que ocorrem na boca dos rios onde a água doce se mistura com a salgada, sustentam altos níveis de produtividade. Como são áreas de deposição de sedimentos, muitos estuários estão margeados por extensivas áreas alagadas pela maré nas latitudes temperadas e por manguezais nos trópicos.

14. Os ecossistemas marinhos são classificados principalmente pela profundidade. Eles incluem a zona litoral, na linha da costa entre os níveis de maré alta e baixa; a zona nerítica, composta das águas abertas até a profundidade de 200 m; e as águas profundas, da zona oceânica. A penetração da luz divide os oceanos numa zona fótica superficial e numa afótica profunda, sem luz. Muitos tipos especializados de ecossistemas marinhos estão associados com as correntes de ressurgência e com os recifes de coral tropicais.

## QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que plantas não aparentadas frequentemente assumem a mesma forma de crescimento em diferentes partes do mundo?
2. Que tipos de condições ambientais limitam a distribuição das plantas?
3. Que condições climáticas são usadas para definir os biomas?
4. Que tipos de plantas são encontrados em cada um dos quatro biomas nas latitudes temperadas, e que condições ambientais diferenciam estes biomas?
5. Por que o bioma de Floresta Boreal é encontrado em diferentes continentes, incluindo a América do Norte, a Europa e a Ásia?
6. Explique por que as Florestas Pluviais Tropicais experimentam dois picos de precipitação.
7. Por que o fogo pode mudar uma área de um tipo de bioma para outro?
8. Compare e confronte os fatores usados para classificar os biomas terrestres com aqueles usados para classificar os biomas aquáticos.
9. Como os córregos nas cabeceiras e os grandes rios se diferenciam em relação à sua maior fonte de material orgânico?
10. Como a zona litorânea e a limnética de um lago diferem em relação à sua fonte de produção?
11. Que condições permitem aos recifes de coral serem tão altamente produtivos?

## LEITURAS SUGERIDAS

- Allan, J. D. 1995. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Chapman & Hall, London.
- Allen, C. D., and D. D. Breshears. 1998. Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: Rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95:14839–14842.
- Barnes, R. S. K., and R. N. Hughes. 1999. *An Introduction to Marine Ecology*. 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cushing, C. E., and J. D. Allan. 2001. *Streams: Their Ecology and Life*. Academic Press, San Diego.
- Dodson, S. 2004. *Introduction to Limnology*. McGraw-Hill, New York.
- Giller, P. S., and B. Malqvist. 1998. *The Biology of Streams and Rivers*. Oxford University Press, Oxford and New York.
- Jeffree, E. P., and C. E. Jeffree. 1994. Temperature and biogeographical distributions of species. *Functional Ecology* 8:640–650.
- McLusky, D. S. 1989. *The Estuarine Ecosystem*. 2nd ed. Chapman & Hall, New York.
- Nybakken, J. W. 2005. *Marine Biology: An Ecological Approach*. 6th ed. Benjamin Cummings, San Francisco.
- Olson, D. M., and E. Dinerstein. 2002. The global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89:199–224.
- Olson, D. M., et al. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *BioScience* 51(11):933–938.
- Prentice, I. C., et al. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19:117–134.
- Primack, R., and R. Corlett. 2005. *Tropical Rain Forests: An Ecological and Biogeographical Comparison*. Blackwell Publishers, Malden, Mass.
- Smith, T. M., H. H. Shugart, and F. I. Woodward. 1997. *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Teal, J., and M. Teal. 1969. *Life and Death of a Salt Marsh*. Little Brown, Boston.
- Vannote, R. L., et al. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37(1):130–137.
- Woodward, F. I. 1987. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.