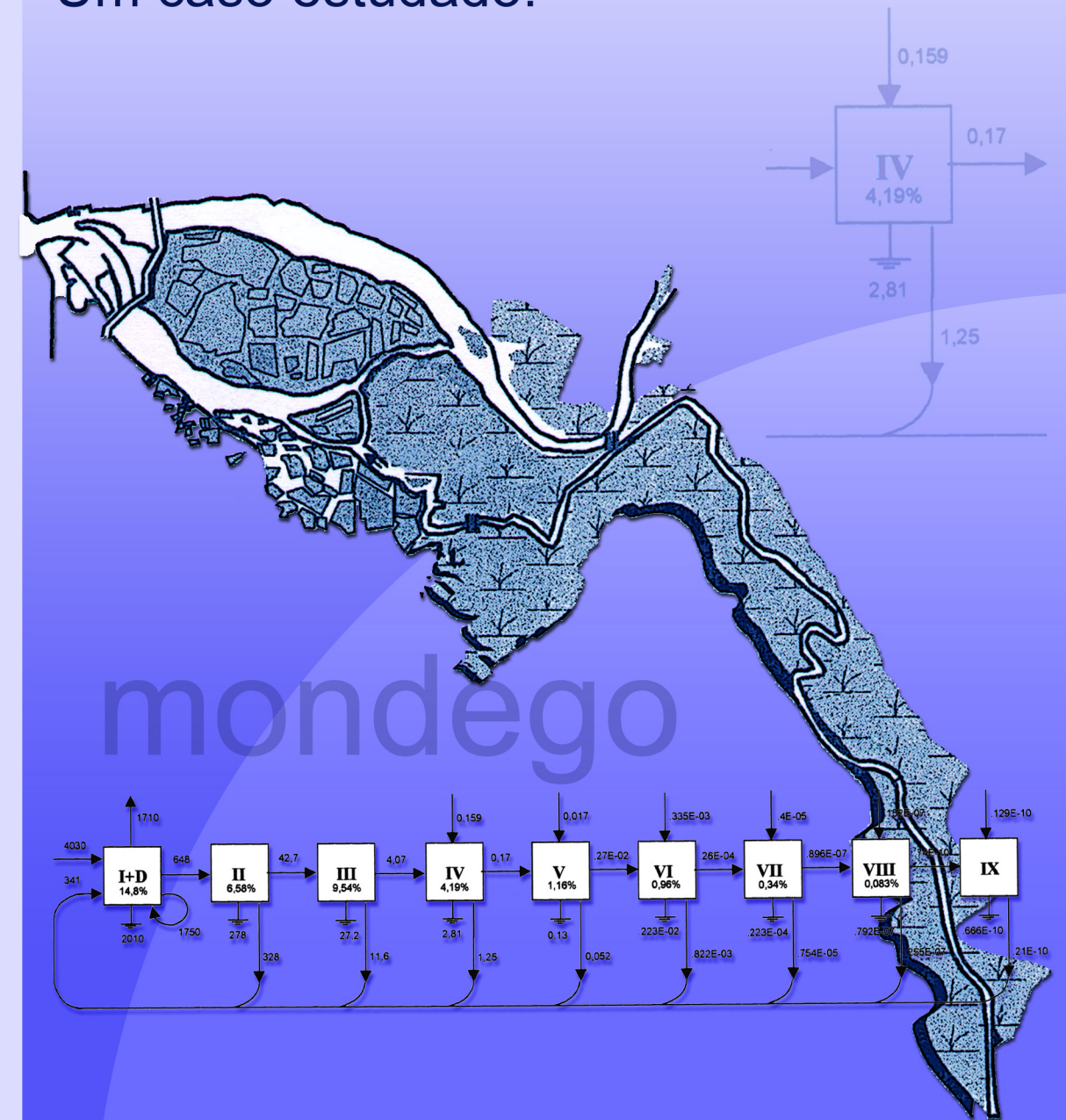




Aplicação da Ascendência como indicador ecológico.

Um caso estudado.



Joana Mateus Patrício

Aplicação da Ascendência como indicador ecológico

Um caso estudado

Dissertação apresentada à Faculdade de
Ciências e Tecnologia da Universidade de
Coimbra para prestação de provas de
Mestrado em Ecologia

Coimbra, 2002

Agradecimentos

Ao IMAR- Instituto do Mar, instituição de acolhimento a quem devo o apoio técnico e logístico necessários à realização deste estudo, bem como ao Departamento de Zoologia da Universidade de Coimbra, que viabilizou a sua execução.

Ao Professor Doutor João Carlos Marques, meu orientador, pela sua disponibilidade total, pela sua amizade e encorajamento, pelos seus valiosos conselhos e conversas e pela confiança que sempre depositou no meu trabalho. Estou-lhe muito grata por arriscar novos rumos na Ecologia Teórica.

Ao Professor Doutor Robert E. Ulanowicz, meu co-orientador, pelo entusiasmo que desde o início demonstrou, pela confiança que depositou em mim, por todos os conhecimentos que partilhou e dúvidas que esclareceu.

Ao Professor Doutor Miguel Pardal, pela amizade, cuidado atento e auxílio precioso nas fases mais difíceis deste estudo.

À Maria Gabriel Fontes (Gabi), pela ternura e por todas as atenções dispensadas ao longo destes anos.

Às Mestres Patrícia Cardoso, Susana Ferreira, Sílvia Gonçalves, Maria João Feio e Cláudia Miei, à Elsa Rodrigues, à Marina Dolbeth e ao João Coelho e Ricardo Oliveira, por todo o auxílio, apoio, carinho e companheirismo.

À Doutora Ana Isabel Lillebø e ao Mestre João Neto, pela disponibilidade que sempre demonstraram na resolução dos “pequenos grandes” problemas diários de quem dá os primeiros passos no campo da ciência e da investigação.

A todos os que me permitiram obter os dados necessários à construção do modelo, em especial ao colega Mestre Ricardo Lopes pelo precioso conhecimento das aves do estuário.

Aos meus amigos do coração, Ana, Cândida, Carlos, Catarina, Eurico, Hugo (muito obrigada pela capa!), JC, João Martins, Maria do Carmo, Marta, Nicas, Paulo, Renata, Ricardo, Sandrina, Saraiva e Zé Pedro. Viva a amizade!

Aos avós e aos tios, em especial à Gracita, à Teresa e ao Berto por serem tão presentes.

À mãe Migu, ao pai Zé e à mana Inês, por todo o amor que me dão.

Finalmente, ao João por docemente partilhar comigo as cores da vida.

Muito obrigada!

Resumo

Nas últimas duas décadas tem sido feito um grande esforço para lidar com as questões da complexidade dos ecossistemas, tendo-se adoptado uma nova abordagem, holística, baseada na Teoria dos Sistemas Complexos (Patten & Jørgensen, 1995). Neste contexto insere-se a teoria da ascendência de Robert Ulanowicz, que pretende ser uma tentativa de descrever as propriedades que emergem de um ecossistema como um todo, medindo, simultaneamente, o seu crescimento e o estado organizacional.

Passado o processo laborioso e demorado de reunião de todos os dados necessários ao seu cálculo, a ascendência e seus índices complementares têm dado um contributo importante e inovador na caracterização e quantificação do estado de desenvolvimento de vários sistemas e na identificação e quantificação dos efeitos de perturbações nos ecossistemas. Paralelamente, tem fornecido algumas pistas na identificação dos elementos limitantes e suas fontes no ecossistema, assim como tem fornecido indicações sobre o modo de aferir o “estado de saúde” e integridade de um ecossistema.

Analisando globalmente todo o trabalho desenvolvido em torno da teoria da ascendência, ressaltou a necessidade de testar alguns dos seus princípios e corolários em ecossistemas reais.

Foi com este intuito que se aplicou a teoria da ascendência e a análise de rede a um gradiente de eutrofização ao longo do braço sul do estuário do Mondego. Em função do manancial de informação sobre este estuário, reunido nos últimos 17 anos, procedeu-se à integração deste saber através da construção de um modelo balanceado da cadeia trófica para três áreas ao longo do gradiente de eutrofização, utilizando o programa “Ecopath with Ecosim (versão Beta)”. As três áreas de amostragem seleccionadas ao longo do gradiente de eutrofização no braço Sul do estuário do Mondego foram as seguintes: 1) área não eutrofizada (coberto de *Zostera noltii* ainda presente), 2) área intermédia (*Zostera noltii* ausente apesar de ainda ser possível encontrar raízes no sedimento e macroalgas abundantes) e 3) área eutrofizada (onde a comunidade macrófita e os “blooms” de *Enteromorpha* spp. têm sido observados regularmente). Em seguida, procedeu-se à análise das propriedades da ascendência ao longo do gradiente de eutrofização estudado. O resultado obtido contribuiu para uma compreensão mais detalhada do processo de eutrofização, tendo motivado uma revisão da formulação de eutrofização proposta por

Ulanowicz (1986). Ao comparar as propriedades das três áreas, tornou-se evidente um interessante padrão: as medidas associadas à área intermédia não se encontram a meio caminho entre os valores estimados nos extremos do gradiente de eutrofização. A área intermédia exibiu os valores mais baixos de ascendência, AMI, T e capacidade de desenvolvimento e apresentou os valores mais elevados de redundância, Φ/T e FCI., prendendo-se a explicação deste fenómeno com a natureza instável desta área. Realizou-se ainda a comparação da ascendência com outros indicadores ecológicos, sendo de realçar o comportamento paralelo entre a ascendência e a exergia, exibindo ambas o valor mais elevado na área não eutrofizada e o mais reduzido na área intermédia. Para ecossistemas aquáticos, este foi um dos poucos estudos empíricos que demonstrou nitidamente a correspondência entre dois índices com origens tão distintas: no caso da ascendência, a análise de redes e teoria da informação, e no caso da exergia, a termodinâmica.

Abstract

In the last two decades, a great effort has been done to deal with the questions related to ecosystems complexity and a new holistic approach based on Complex Systems Theory has been adopted (Patten & Jørgensen, 1995). Robert Ulanowicz's ascendancy theory appears in this context and it attempts to describe the properties that emerge from the ecosystem as a whole, measuring, at the same time, its growth and organizational status.

Going through the time consuming and laborious process of collecting all the necessary data for its calculation, ascendancy and its complementary indices have given an innovating and important contribution: firstly, in the characterization and quantification of the development state of several ecosystems and, secondly, in the identification and quantification of the disturbance effect in the ecosystems. Simultaneously, it has given some clues about limiting elements identification and their sources in the ecosystem, as well as supplied information about the system's health state and integrity.

Analysing the whole work developed around the ascendancy theory, it stood out the necessity of testing some of its principles and corollaries in real ecosystems.

It was with this purpose that the ascendancy theory and network analysis were applied to an eutrophication gradient along the south arm of the Mondego river estuary. Thanks to a vast quantity of information about the estuary collected in the last 17 years, all the knowledge was integrated in a steady state trophic model for each area along the eutrophication gradient, using "Ecopath with Ecosim (Beta version)" as software. Afterwards, the ascendancy properties were analysed across the studied eutrophication gradient. Three areas were selected: 1) a non eutrophied area (*Zostera noltii* meadows still present), 2) an intermediate eutrophied area (*Zostera noltii* already absent and macroalgae somehow abundant) and 3) a strongly eutrophied area (where the macrophytes community have totally disappeared and *Enteromorpha* spp. blooms have been observed regularly). The result helped to have a more detailed comprehension of the eutrophication process, having induced the revision of Ulanowicz eutrophication formulation (1986). When the properties of the three areas were compared, an interesting pattern arose: the measures associated with the area considered intermediate eutrophied were not intermediate to their counterparts at the gradient extremes. The intermediate area exhibited the lowest ascendancy,

AMI, T and development capacity values and the highest figures for redundancy, Φ/T and FCI. The most likely explanation for these phenomena is the highly labile nature of the intermediate area. It was also carried out the comparison between ascendancy and other ecological indicators, being worth to notice the parallel behaviour between ascendancy and exergy, exhibiting both the highest value in the non eutrophied area and the lowest in the intermediate area. For aquatic ecosystems, this was one of the few empiric studies that clearly showed the correspondence between these two indices coming from so different directions: network theory and information theory for ascendancy and thermodynamics for exergy.

Índice

1. Introdução	1
1.1. Ecossistemas: perspectiva holística	1
1.2. Breves considerações sobre a evolução da teoria da Ascendência	2
1.3. Definição do conceito de Ascendência	5
1.3.1. Quantificação do crescimento e desenvolvimento	5
1.3.2. Ascendência do sistema	9
1.3.3. Limites ao crescimento e desenvolvimento	10
1.4. Exemplos de aplicação da Ascendência como indicador ecológico	11
1.4.1. Quantificação do estado do ecossistema	12
1.4.2. Quantificação de perturbações no ecossistema	12
1.4.3. Avaliar a eutrofização	14
1.4.4. Saúde e integridade de um ecossistema	16
1.4.5. Comparação entre ecossistemas	18
1.4.6. Predições deduzíveis da Hipótese Ascendência: Lei dos limites mínimos de Liebig	20
1.4.7. Valores desconhecidos	21
1.4.8. Aplicando a Ascendência a modelos tradicionais	21
2. Objectivos do trabalho	23
3. Área de estudo	25
4. Material e Métodos	30
4.1. Recolha de dados: campanhas de amostragem	30
4.1.1. Macrofauna e Coberto Vegetal	30
4.1.2. Matéria Orgânica e Fitoplâncton	30
4.1.3. Epífitas	31
4.1.4. Zooplâncton	31
4.1.5. Peixes	31
4.1.6. Aves	31
4.2. Balanceamento da cadeia trófica	32
4.2.1. Introdução	32
4.2.2. Descrição da abordagem utilizada	33
4.2.3. Estimativa dos parâmetros	34

4.2.3.1.	Definição dos compartimentos.....	35
4.2.3.2.	Biomassa, B	35
4.2.3.3.	Produção, P	44
4.2.3.4.	Consumo, Q	45
4.2.3.5.	Dieta	45
4.2.3.6.	Capturas.....	46
4.2.4.	Modelos não balanceados:problemas e soluções adoptadas	47
4.3.	Cálculo da Ascendência como indicador ecológico.....	48
4.3.1.	Índices do sistema	49
4.3.2.	Análise trófica	51
4.3.3.	Análise de ciclos	51
5.	Resultados	52
5.1.	Modelos da cadeia trófica	52
5.2.	Variação da Ascendência ao longo de um gradiente de eutrofização.....	52
5.2.1.	Índices do sistema	56
5.2.2.	Análise trófica	57
5.2.3.	Análise de ciclos	59
5.3.	Comparação da Ascendência com outros indicadores ecológicos ao longo do gradiente de eutrofização: Índices de Diversidade e Índice de Exergia e Exergia específica.....	60
6.	Discussão	63
6.1.	Aplicação da Ascendência como indicador ecológico de qualidade ambiental ao longo do gradiente de eutrofização	63
6.2.	Análise comparativa do comportamento da Ascendência e dos outros indicadores experimentados	66
6.3.	Aplicação da Ascendência: potencialidades e constrangimentos	68
7.	Referências bibliográficas	70

ANEXOS

1. Introdução

1.1. Ecossistemas: perspectiva holística

Se, há 30 anos atrás, tivesse perguntado a alguém na rua “O que é a ecologia?” essa pessoa teria encolhido os ombros e, embaraçada, teria respondido que não fazia ideia. Hoje, qualquer menino de escola sabe o significado desta palavra. Recuando apenas três décadas a ecologia era uma disciplina científica sem raízes na sociedade civil.

Contudo, ironicamente, a crise ambiental não só tornou esta disciplina útil para a sociedade como alterou o conteúdo e o propósito da ecologia (Jørgensen, 1997). Os ecólogos tiveram que sair dos seus gabinetes e laboratórios e confrontar-se com os problemas ambientais. A ciência confrontou-se com o novo desafio de ter que lidar com sistemas complexos e questões associadas. Que propriedades possuem os ecossistemas? Como podem ser descritas quantitativamente? Existem indicadores ecológicos capazes de avaliar o estado de “saúde” dos ecossistemas? Poderão utilizar-se abordagens do tipo das ciências mais exactas como a física nuclear ou a química, ou são necessárias novas formas de pensar, dado o carácter particular do objecto de estudo da ecologia?

Durante os últimos 40-50 anos a ecologia recolheu uma enorme quantidade de informação sobre os ecossistemas e seus componentes, processos e reacções. No entanto, a abordagem mais utilizada tem sido a divisão do todo em processos unitários, mais simples, com o intuito de explicar a complexidade dos sistemas através da soma dos atributos e comportamentos exibidos por estes elementos unitários. No entanto, o sistema como um todo, exhibe propriedades que estão ausentes das partes isoladas (Allen, 1988; Jørgensen, 1997; Likens, 1983; Ulanowicz, 1980). Allen (1988) afirma que tal acontece mercê do potencial evolutivo encerrado nos sistemas vivos. Os ecossistemas contêm em si a possibilidade de se transformarem em algo diferente (isto é, adaptar-se e evoluir) e este potencial está ligado à existência de liberdade microscópica, resultante da diversidade, complexidade e variabilidade dos seus elementos (Jørgensen, 1997).

Nas últimas duas décadas tem sido feito um grande esforço para lidar com as questões da complexidade dos ecossistemas, tendo-se adoptado uma nova abordagem, holística, baseada na *Teoria dos Sistemas Complexos* (Patten & Jørgensen, 1995), profundamente enraizada na *Teoria Geral dos Sistemas* (von Bertalanffy, 1952), pressupondo o estudo destes sistemas num contexto de espaço, tempo, energia e informação (Kay & Schneider, 1992). Todavia, não está ainda disponível uma teoria ecológica completa mas, sim, vários fragmentos consistentes desta teoria. À primeira vista, conceitos com origens tão diversificadas como emergia (Odum, 1988), razão efeitos indirectos/ efeitos directos (Patten, 1982, 1991), ascendência (Ulanowicz, 1980, 1986) e exergia (Jørgensen, 1982, 1988, 1990, 1997) parecem impossíveis de unificar. Contudo, vários estudos demonstraram que estão altamente correlacionados e são essencialmente outro lado da mesma moeda (Jørgensen, 1996, 1997). Assim, só uma visão pluralista pode ser a base de uma verdadeira teoria de ecossistemas onde, simultaneamente, diversos pontos de vista são necessários para dar cobertura a todos os aspectos e propriedades destes sistemas vivos, que continuam a ser um puzzle para a humanidade.

Neste contexto insere-se a teoria da ascendência de Robert Ulanowicz, que pretende ser uma tentativa de descrever as propriedades que emergem do ecossistema como um todo. De seguida, descrever-se-á esta abordagem holística com maior profundidade.

1.2. Breves considerações sobre a evolução da teoria da Ascendência

Antes de mais, trata-se de contextualizar, de uma forma breve e concisa, as origens e evolução da teoria de Ulanowicz.

A formulação teórica de Ulanowicz pode ser interpretada como sendo, desde início, uma alternativa à teoria de Prigogine para a descrição de estruturas dissipativas (Hoffmann, 2000). Além das diferenças fundamentais das formalizações matemáticas, há uma nítida distinção no que tange aos níveis hierárquicos abordados. Enquanto que Prigogine (1945) iniciou o seu trabalho com o estudo de processos termodinâmicos simples *in vitro*, Ulanowicz enfatizou a abordagem de ecossistemas complexos, inspirado pelos irmãos Odum.

O primeiro trabalho apresentado por Ulanowicz sobre a teoria da ascendência, apareceu, em 1980, no *Journal of Theoretical Biology*, intitulado “*An hypothesis on the development of natural communities*”. Neste trabalho Ulanowicz sugere que a ascendência do sistema sintetiza num único índice a maioria dos 24 atributos dos ecossistemas em desenvolvimento (Tabela I), sumariados por E. P. Odum (1969).

Desde o início, Ulanowicz rejeitou as descrições que incluíam explicitamente “forças” físicas e este facto levou-o a tentar focar e defender uma abordagem fenomenológica, puramente descritiva, derivada da teoria da informação. Neste contexto, surgiu a formulação original do princípio da ascendência (Ulanowicz, 1980). Contudo, o investigador nunca abandonou por completo o intuito de enquadrar, adequadamente, na sua formulação teórica, alguma forma de representação de “forças”. Analisando-se, cronologicamente, o desenvolvimento da teoria de Ulanowicz, verifica-se que, em determinado momento, houve forte influência da “doutrina das quatro causas” de Aristóteles (causa material, causa eficiente ou mecânica, causa formal e causa final). Na realidade, o trabalho do biomatemático Rosen (1985) motivou uma reestruturação da teoria para incluir “forças” e levou Ulanowicz a enfatizar, ainda mais, o papel da auto-organização nos sistemas dissipativos, através da “autocatálise”¹, ou “mutualismo indirecto dos componentes”². Com a publicação do seu primeiro livro, “*Growth and Development:: Ecosystems Phenomenology*” (Ulanowicz, 1986), passa a enfatizar, abertamente, a questão da causalidade em ecologia e, somente no seu artigo “*Aristotelean causalities in ecosystem development*” (Ulanowicz, 1990) formula explicitamente “causas formais e finais” dependentes de uma concepção hierárquica. A inclusão das ideias aristotélicas constitui a segunda fase do seu trabalho.

¹ **Autocatálise:** Deve ser entendida como “auto melhoramento”, isto é, num sistema autocatalítico, um aumento da actividade de qualquer participante tende a aumentar igualmente a actividade dos outros participantes

² **Mutualismo indirecto** dos componentes: Considera-se “mutualismo” como sendo um feedback positivo, abrangendo apenas interacções positivas entre os componentes de um sistema. Quando estão envolvidos mais do que dois elementos passa a designar-se por “mutualismo indirecto”.

TABELA I: Sucessão ecológica: tendências esperadas no desenvolvimento dos ecossistemas (adaptado de Odum, 1969).

	<i>Estádios em Desenvolvimento</i>	<i>Estádios Maduros</i>
Atributos do ecossistema		
1. Produção total/respiração da comunidade (razão P/R)	Maior ou menor que 1	Aproxima-se de 1
2. Produção total/ Biomassa (razão P/B)	Alta	Baixa
3. Biomassa suportada/ unidade de fluxo energético (razão B/E)	Baixa	Alta
4. Produção líquida	Alta	Baixa
5. Cadeias alimentares	Linear, herbivoria predominante	Tipo rede, detritivoria predominante
Estrutura da comunidade		
6. Matéria orgânica total	Pequena	Elevada
7. Nutrientes inorgânicos	Extrabióticos	Intrabióticos
8. Diversidade específica - componente diversidade específica	Baixa	Alta
9. Diversidade específica - componente equitabilidade	Baixa	Alta
10. Diversidade bioquímica	Baixa	Alta
11. Estratificação e heterogeneidade espacial	Pobremente organizada	Bem organizada
História natural		
12. Especialização em nichos	Ampla	Estreita
13. Tamanho dos organismos	Pequeno	Elevado
14. Ciclos de vida	Curto, simples	Longo, complexo
Ciclicidade de nutrientes		
15. Ciclos minerais	Abertos	Fechados
16. Taxa de troca de nutrientes, entre organismos e ambiente	Rápida	Lenta
17. Papel dos detritos na regeneração de nutrientes	Sem importância	Importante
Pressão de selecção		
18. Forma de crescimento	Seleccção "r"	Seleccção "K"
19. Produção	Quantidade	Qualidade
Homeostasia global		
20. Simbiose interna	Subdesenvolvida	Desenvolvida
21. Conservação de nutrientes	Pobre	Boa
22. Estabilidade (resistência a perturbações externas)	Pobre	Boa
23. Entropia	Alta	Baixa
24. Informação	Baixa	Alta

Com a leitura de “A World of Propensities” de Karl Popper (1990), Ulanowicz sentiu-se motivado para abordar os problemas conceptuais com os quais se vinha a debater há anos (Ulanowicz, 1997) e concebeu uma forma natural de enquadrar a sua teoria num esquema de forças, não tão limitado quanto inicialmente proposto pela escola de Prigogine. É precisamente nesse ponto que a teoria da ascendência pode ser vista como adoptando uma posição inovadora. Esta teoria vincula, de forma directa, o cálculo das propensões no contexto ecossistémico.

Resumindo, no desenvolvimento da teoria de Ulanowicz podem ser distinguidos, para fins de análise, três momentos importantes: (1) a formulação original (Ulanowicz, 1980), (2) a representação à luz da causalidade aristotélica e (3) uma nova reformulação (Ulanowicz, 1996, 1997, 1998, 1999), bem mais aprofundada, sob a influência de Karl Popper, mais particularmente da sua “teoria da propensões”. É interessante notar que esta evolução na teoria implicou, apenas, uma mudança metafísica, sem no entanto induzir uma modificação profunda dos formalismos matemáticos da teoria. Contudo, a última reformulação produziu, como consequência fundamental, uma defesa mais forte dos formalismos originais.

1.3. Definição do conceito de Ascendência

Como já foi referido, em 1980, Robert Ulanowicz, apresentou a primeira versão da sua teoria da ascendência e respectivo suporte matemático. Contudo, ao longo de vários anos e com o auxílio de outros investigadores, foi aperfeiçoando e expandindo a formulação matemática da sua teoria (ver Hirata & Ulanowicz, 1984; Szyrmer & Ulanowicz, 1987; Ulanowicz & Norden, 1990; Ulanowicz, 1996; Ulanowicz & Abarca, 1997; Ulanowicz, 1999). Tendo como base a literatura citada, faz-se um pequeno apanhado da representação matemática actual dos conceitos de ascendência e seus índices complementares.

1.3.1. Quantificação do crescimento e desenvolvimento

Ulanowicz (1986, 1997) defende que a “autocatálise” é o fenómeno responsável por muita da ordem e estrutura dos sistemas vivos. Assim sendo,

antes de mais, convém atribuir expressões matemáticas concretas aos efeitos deste feedback positivo. O “crescimento” e “desenvolvimento” dos sistemas encontram-se entre as consequências da autocatálise.

Embora os significados dos termos “crescimento” e “desenvolvimento” se sobreponham consideravelmente, não deixam de enfatizar diferentes aspectos de um mesmo processo. “Crescimento” destaca o aumento do tamanho ou da actividade do sistema, enquanto que “desenvolvimento” coloca em evidencia o aumento da organização do sistema.

A natureza extensiva do crescimento é relativamente fácil de quantificar. Para o fazer, designa-se a magnitude de qualquer transferência de material, ou energia, de um dador (presa) i para o seu receptor (predador) j por T_{ij} . De seguida, a medida da actividade total, T , do sistema é dada pela soma de todas estas trocas. Vem que,

$$T = \sum_i \sum_j T_{ij}$$

À semelhança do “produto interno bruto”, que mede a dimensão da actividade económica de um país, o crescimento de um sistema é dado pelo seu nível de actividade.

Por seu turno, quantificar o processo intensivo de desenvolvimento revela-se mais complexo. O objectivo consiste em quantificar a transição de um conjunto de trocas altamente indeterminadas e fracamente unidas para uma situação em que as trocas estão limitadas (“constrained”) às vias mais eficientes. Para começar, Ulanowicz, à semelhança de Boltzmann (1872), que antecipou a teoria da informação quantificando a indeterminação, h_j , da categoria j , define,

$$h_j = -k \log p(B_j),$$

em que $p(B_j)$ é a probabilidade marginal (“marginal probability”) que o acontecimento B_j ocorra, e k é a constante escalar. Falando de uma maneira geral, h_j está correlacionado com o grau de surpresa do observador quando B_j ocorre. Se B_j é praticamente certo de acontecer, $p(B_j)$ será uma fracção próxima de 1, e h_j será muito pequena. Ao contrário, se B_j apenas acontece raramente, $p(B_j)$ será uma fracção muito próxima de zero e h_j será um número

positivo elevado. Em última instância, significa que o observador ficará muito surpreendido por encontrar B_j .

É sabido que o constrangimento (“constraint”) remove indeterminação. Desta forma, a indeterminação de um sistema com constrangimentos deverá ser menor do que num cenário em que não existem limitações. Supondo, por exemplo, que um evento a priori A_i exerce algum constrangimento sobre a ocorrência subsequente ou não de B_j . A probabilidade de B_j ocorrer seguindo-se a A_i é por definição, a probabilidade condicional $p(B_j|A_i)$, de tal forma que (a presumivelmente inferior) indeterminação de B_j sob a influência de A_i (designada por h_j^*) será medida pela fórmula de Boltzmann como sendo,

$$h_j^* = -k \log p(B_j|A_i)$$

De seguida, pode utilizar-se a diminuição da indeterminação, $h_j - h_j^*$, como medida da intensidade do constrangimento que A_i exerce sobre B_j . Chama-se a este constrangimento h_{ij} , onde

$$h_{ij} = h_j - h_j^* = [-k \log p(B_j)] - [-k \log p(B_j|A_i)] = k \log [p(B_j|A_i) / p(B_j)]$$

De notar, para futuras referências, que o constrangimento que A_i exerce sobre B_j é formalmente igual ao constrangimento que B_j exerce sobre A_i . Recorrendo ao Teorema de Bayes³, verifica-se que,

$$\begin{aligned} h_{ij} &= k \log [p(B_j|A_i) / p(B_j)] \\ &= k \log [p(B_j, A_i) / p(A_i)p(B_j)] \\ &= k \log [p(A_i|B_j) / p(A_i)] = h_{ji} \end{aligned}$$

³ **Teorema de Bayes:** A probabilidade conjunta, como o nome indica, é a probabilidade de dois eventos distintos ocorrerem juntos ou numa dada sequência. Se a probabilidade conjunta for normalizada pela probabilidade total de a_j ocorrer, obtém-se a probabilidade condicional, $p(b_i | a_j) = p(a_j, b_i) / p(a_j)$, isto é, a probabilidade de ocorrência de b_i dada a ocorrência de a_j .

A partir desta altura, pode-se falar do constrangimento mútuo que A_i e B_j exercem entre si.

Pode-se usar esta medida de constrangimento entre qualquer par arbitrário dos eventos A_i e B_j para calcular a quantidade de constrangimento inerente no sistema como um todo: tem apenas que se pesar (“weight”) o constrangimento mútuo de cada par de eventos pela probabilidade conjunta (“joint probability”), $p(A_i, B_j)$ de que os dois irão co-ocorrer e, depois, somar todos os pares possíveis. Daqui resulta a expressão para o constrangimento mútuo médio (“average mutual constraint”), A ,

$$A = k \sum_i \sum_j p(A_i, B_j) \log \left[\frac{p(A_i, B_j)}{p(A_i)p(B_j)} \right]$$

Para se poder aplicar A de forma a avaliar o constrangimento nos ecossistemas, resta estimar $p(A_i, B_j)$ em termos de medidas quantificáveis. Se se colocar o foco nas trocas tróficas, uma interpretação conveniente de A_i é “um quantum de meio que deixa o compartimento i ” e a interpretação de B_j é “um quantum que entra no compartimento j ”. O T_{ij} pode ser visto como entradas numa matriz quadrada de eventos (“square events matrix”). As probabilidades conjuntas podem ser estimadas pelos quocientes T_{ij}/T , e as probabilidades absolutas (“marginal probabilities”) tornam-se nas somas normalizadas das linhas e colunas

$$p(A_i) \sim (\sum_j T_{ij}) / T$$

e

$$p(B_j) \sim (\sum_i T_{ij}) / T$$

Em termos de trocas mensuráveis, o constrangimento mútuo médio anteriormente estimado assume a forma

$$A = k \sum_i \sum_j (T_{ij} / T) \log \left[\frac{T_{ij} T}{(\sum_k T_{ik})(\sum_l T_{lj})} \right]$$

Desta forma A , captura a extensão da organização criada pela autocatálise.

1.3.2. Ascendência do sistema

Tendo, até ao momento, estimados os efeitos extensivos (crescimento) e intensivos (desenvolvimento) da autocatálise, falta combiná-los num único índice. Esta junção revela-se natural, porque Ulanowicz optou por reter a constante escalar k , em todas as medidas de informação até agora citadas. No entanto, a prática convencional na teoria da informação é atribuir o valor $k = 1$. O problema com esta convenção é que o valor calculado não confere nenhuma indicação sobre a grandeza física do sistema. Ao reter k na fórmula, encontra-se a forma conveniente de conceder dimensões físicas à medida de organização (Tribus & McIrvine, 1971). Isto é, atribuindo $k = T$, os valores de A contêm as unidades usadas na medição das trocas. Donde, a expressão alterada vem,

$$A = \sum_{ij} T_{ij} \log \left[\frac{T_{ij} T}{\sum_k T_{ik} \sum_l T_{lj}} \right]$$

De forma a realçar a mudança qualitativa da medida, Ulanowicz (1980) escolheu dar-lhe novo nome: **ascendência**. Este índice mede, simultaneamente, o crescimento e o estado organizacional da rede de trocas que ocorre num ecossistema.

Ao analisar a origem do conceito de ascendência ressalta o facto de este índice ter surgido de uma abordagem puramente fenomenológica, isto é, pretendia apenas *descrever os padrões observados* em sistemas na sua fase final de desenvolvimento. Ulanowicz (1980) verificou que cada uma das características expostas por Odum (1969) (que de alguma forma se relacionam com redes de fluxo) parecia contribuir para um aumento da ascendência (Tabela I). Daqui surgiu o princípio central da sua teoria: “**na ausência de perturbações externas esmagadoras, os sistemas vivos exibem uma propensão natural para aumentar em ascendência**” (Ulanowicz, 1980; 1986; 1996).

1.3.3. Limites ao crescimento e desenvolvimento

Contudo, Ulanowicz (1986) reconhece que o processo de maturação de um ecossistema não é descrito na sua totalidade pela ascendência e faz apelo para que se resista à tentação de imputar significado normativo à ascendência. Isto porque, uma ascendência superior não é necessariamente melhor, quer para o ecossistema propriamente dito, quer para aqueles que exploram os seus recursos. Se fosse permitido um crescimento ilimitado da ascendência, a configuração daí resultante seria demasiado rígida e mecânica. No entanto, nos ecossistemas, tal nunca acontece, graças à natureza contingente do mundo. Isto é, o acréscimo na ascendência tende a ser desfeito por perturbações aleatórias que ocorrem, mais ou menos, constantemente.

Torna-se, portanto, essencial quantificar a liberdade residual existente num sistema. Segundo Ulanowicz, esta tarefa realiza-se recorrendo ao mesmo tipo de cálculo anteriormente utilizado para desenvolver a ascendência do sistema. Começa, partindo do resultado teórico oriundo da teoria da informação, que indica que a informação mútua é sempre limitada pela indeterminação funcional (“functional indeterminacy”). Esta indeterminação funcional não é mais do que a diversidade de fluxos que ocorre no sistema. Isto é, se T_{ij}/T é a probabilidade conjunta de que a matéria deixe i e entre em j , então a fórmula

$$H = -\sum_{i,j} \left(\frac{T_{ij}}{T} \right) \log \left(\frac{T_{ij}}{T} \right)$$

quantifica a diversidade funcional do sistema. Depois desta medida ser escalonada (“scaled by T”) por T , procede-se exactamente do mesmo modo como com A e o resultado obtido é designado por **capacidade do sistema** (“system capacity”),

$$C = -\sum_{i,j} T_{ij} \log \left(\frac{T_{ij}}{T} \right)$$

e pode ser provado que

$$C \geq A \geq 0$$

A quantidade pela qual a capacidade do sistema, C , excede a medida de constrangimento, A , é chamada “overhead” do sistema,

$$\Phi = -\sum_{i,j} T_{ij} \log \left[\frac{T_{ij}^2}{\sum_k T_{kj} \sum_l T_{il}} \right]$$

e esta quantidade representa o potencial de recuperação do sistema face a novas perturbações. De forma a explicitar mais profundamente a natureza desta medida, o “overhead” pode ser decomposto em quatro componentes representando as indeterminações nas entradas (“inputs”), exportações, dissipações e conexões internas, respectivamente (Ulanowicz & Norden, 1990). A indeterminação nas conexões internas, ou *redundância*, representa qualquer dificuldade do sistema para manter seguras as linhas internas de transferência. A indeterminação nas exportações quantifica a taxa com que o sistema tem que contribuir para o nível superior seguinte, de forma a manter, aí, a integridade do sistema. Reciprocamente, a indeterminação nas dissipações representa o custo de manter a ordem cinética nas estruturas dos níveis inferiores. Finalmente, a indeterminação nas entradas no sistema representa o custo associado à distribuição e magnitude das importações de recursos do exterior.

1.4. Exemplos de aplicação da ascendência como indicador ecológico

Até agora discutiu-se, essencialmente, a evolução e formulação do conceito de ascendência e de alguns outros índices a ela associados. Mas a ascendência pretende ser mais do que um conceito vago. Deriva de uma fórmula matemática concreta, que pode ser aplicada a qualquer ecossistema cujas conexões possam ser identificadas e quantificadas. Uma vez sabidos que componentes do sistema se afectam entre si, e “por quanto”, pode medir-se a ascendência (Ulanowicz, 1986). A resposta quantitativa à pergunta “por quanto?”, não tem que ser expressa numa escala absoluta- é apenas necessário que todas as medidas tenham a mesma dimensão (ver Hannon *et al.*, 1991).

Reunidos os dados necessários, é uma questão de rotina estimar a ascendência e capacidade do sistema, assim como os componentes do

“overhead”, que, em conjunto, indicam um perfil instantâneo do estado de desenvolvimento do sistema. É claro, que estes índices variam à medida que o sistema se altera. Notando como se alteram e em que grau, podem-se retirar algumas conclusões explícitas relativas às alterações do estado do sistema (Ulanowicz, 1997).

1.4.1. Quantificação do estado do ecossistema

A ascendência e índices complementares têm sido utilizados para caracterizar e quantificar o estado de desenvolvimento “momentâneo” de vários sistemas, espalhados um pouco por todo o planeta. São exemplo disso os estudos realizados por Baird & Ulanowicz (1989) caracterizando a dinâmica sazonal de nutrientes na baía de Chesapeake (EUA); a contribuição de Wolff et al. (1996) para o conhecimento mais detalhado do ecossistema do Golfo Dulce (Costa Rica); a tentativa de Halfon *et al.* (1996) em balancear a rede trófica do lago Ontario (um dos 5 grandes lagos da América do norte, situado entre o Canadá e os EUA); o trabalho levado a cabo por Wolff *et al.* (2000), integrando toda a informação disponível sobre o ecossistema de mangal no estuário de Caeté (norte do Brasil), com o intuito de uma utilização sustentada dos recursos; a análise trófica de uma zona lodosa no mangal da ilha Sagar, na Índia, levada a cabo por Ray & Ulanowicz (2000) e, finalmente, a descrição holística do sistema de upwelling situado na região norte de Benguela (Namíbia), dada por Heymans & Baird (2000).

1.4.2. Quantificação de perturbações no ecossistema

Provavelmente, o uso mais pertinente da ascendência e índices afins é quantificar os efeitos das perturbações nos ecossistemas. Um índice global (holístico) de sistema capaz de capturar a mudança no sistema como resposta a uma perturbação particular, deveria ser um instrumento valioso em vários projectos de gestão ambiental. Infelizmente, ainda é raro obter os dados suficientes para descrever todas as interações tróficas que ocorrem no ecossistema antes e depois da perturbação.

Em função do exposto, Ulanowicz (1984, 1986) analisou o fluxo de carbono em dois locais nas margens do rio Crystal, na Flórida. Entre os dois locais, situados a curta distância um do outro, a grande diferença consistia no facto de as águas do segundo local serem continuamente aquecidas pelos efluentes de uma estação nuclear próxima. A diferença média anual de temperatura entre as duas áreas situava-se nos 6°C. Segundo o autor, este estudo permitiria testar a capacidade de predição da ascendência e medidas afins.

Como foi visto anteriormente, no “princípio da ascendência”, reformulado em Ulanowicz (1997), o cientista propõe que “na ausência de perturbações externas esmagadoras, os sistemas vivos exibem uma propensão natural para aumentar em ascendência”. À luz desta hipótese, antecipava-se que o valor da actividade total (“total system throughput”) e a capacidade de desenvolvimento do sistema sob pressão seriam afectados negativamente. Por este motivo, o valor da ascendência, estimado no local termicamente perturbado, deveria resultar inferior. Uma vez efectuados os cálculos, verificou-se, de facto, uma diminuição em 20% na actividade total do sistema aquecido, assim como nos restantes índices de informação (“information indices”). Estes valores evidenciaram uma situação de revés, ou de ruptura com o normal funcionamento do sistema (Ulanowicz, 1984, 1986, 1997).

Baird & Heymans (1996) apresentam os resultados das alterações, ocorridas ao longo de 10 anos, no estuário do rio Kromme, na baía de St. Francis, na África do Sul. Os dados do primeiro modelo de fluxo de carbono foram recolhidos durante um período regular, caracterizado por uma elevada descarga de água doce. Os dados do segundo modelo foram compilados depois da construção da barragem de Impofu (16 km a montante da embocadura) e da consequente redução da descarga de água doce no estuário. Segundo os autores, o regime de salinidade alterou-se de uma situação com gradiente (35 ‰ a 15 ‰) para outra onde a salinidade se mantinha constante (35 ‰). Em seguida, para verificar se o sistema sofreu modificações, calcularam as propriedades globais do sistema (ascendência, actividade total, magnitude e estrutura dos ciclos, capacidade de desenvolvimento). Baseados nos valores dos indicadores e por observação directa no sistema, concluíram que o estuário passou de um sistema predominantemente planctónico para um dominado por vegetação submersa e macroinvertebrados bentónicos, como resposta ao reduzido influxo de água doce no estuário (Baird & Heymans, 1996).

Finalmente, um outro exemplo, que ilustra a aplicação da ascendência na quantificação dos efeitos das perturbações nos ecossistemas, foi levado a cabo por Almunia *et al.* (1999). Estes investigadores estudaram a estrutura dos fluxos na lagoa costeira de Maspalomas (Ilhas Canárias). Mais concretamente, quantificaram e analisaram a estrutura trófica desta lagoa, seleccionando três fases caracterizadoras da transição de um sistema predominantemente bentónico para uma configuração predominantemente pelágica (transição esta, resultante das alterações no sistema induzidas pela senescência anual da fanerogâmica *Rupia maritima*). Analisando os resultados dos índices totais do sistema, concluíram que as drásticas alterações entre o 1º e o 3º estágio não foram consequência de um processo de eutrofização, como inicialmente esperado. Resultaram sim, da simples transferência de recursos de um subsistema (bentónico) para outro (pelágico).

1.4.3. Avaliar a eutrofização

Vários lagos (e.g. Grandes Lagos Americanos, lago Mogan (Turquia), etc), zonas costeiras (e.g. Baía do Somme, Baía de Chesapeake, Baía de São Francisco, Baía de Nova York, parte oriental do Mar do Norte, Báltico, norte do Adriático, etc) e grande parte dos estuários Europeus (e.g. Loire, Lagoa de Veneza, Palmones, Tyne, Wear, Tees, Ythan, Mondego, Mira, etc), Norte-Americanos (e.g. Potomac, Patuxent, etc) e Australianos (e.g. Peel- Harvey, Vasse, Wilson Inlet, etc) tornaram-se eutrofizados, graças a intensas descargas de nutrientes e poluição orgânica (Desprez *et al.*, 1992; Flindt *et al.*, 1997; Hardy *et al.*, 1993; Hodgkin & Hamilton, 1993; Lavery *et al.*, 1991; Marques *et al.*, 1993a, 1997; Martins *et al.*, 2001; Menesguen, 1992; Norkko *et al.*, 2000; Pardal *et al.*, 2000; Raffaelli *et al.*, 1998).

Apesar da crescente importância deste fenómeno, tem-se revelado tarefa árdua quantificar este processo de forma objectiva. De facto, apesar da realização de vários workshops internacionais (Christian *et al.*, 1996), frágil tem sido o consenso obtido nesta matéria.

Neste contexto, surge a tentativa de Ulanowicz (1986) de definir quantitativamente eutrofização. Segundo o autor, num sistema eutrófico, as consequências negativas do sobre enriquecimento em nutrientes manifestam-se, usualmente, pela perda importante de espécies, assim como das funções por elas desempenhadas no ecossistema. Por outras palavras, os nutrientes

tendem a estimular o crescimento do sistema, mas, apesar deste aumento de actividade, a sua organização degrada-se. Como anteriormente exposto, o crescimento e organização podem ser quantificados recorrendo à análise de fluxos e à teoria da informação, respectivamente. Por um lado, o crescimento foi definido como um aumento na actividade do sistema, ou na energia total que o atravessa (“total system throughput”). Por outro, a organização do sistema é equacionada pela informação mútua (“mutual information”) inerente à estrutura trófica dos fluxos; deste modo, o desenvolvimento é identificado como qualquer acréscimo na informação mútua da configuração alterada. Segundo Ulanowicz, um aumento na ascendência - produto dos termos crescimento e desenvolvimento - quantifica o processo unitário de como um sistema naturalmente atinge a maturidade. Todavia, este autor ressalva que é possível que ocorra crescimento na ausência de qualquer desenvolvimento, ou mesmo face a um declínio da organização. Ulanowicz (1986) indica que esta situação descreve, precisamente, o que se passa durante a eutrofização. Em suma, define quantitativamente eutrofização, em termos da teoria da ascendência, como sendo “qualquer aumento na ascendência do sistema causado por um aumento da energia total que o atravessa, compensando o aumento deste termo a descida concomitante da informação mútua dessa rede de fluxos”.

Em Ulanowicz (1997) é apresentado o exemplo teórico da aplicação desta definição à rede do ecossistema de Chesapeake Bay, nos EUA, simulando-se um aumento da descarga de azoto na baía.

Dalsgaard (1995, 1996), analisou, nas Filipinas, a sustentabilidade ecológica de quatro sistemas agrícolas de produção de arroz. À semelhança do proposto por Ulanowicz (1986), verificou que em certos sistemas agro-ecológicos um comportamento idêntico ocorre, resultante da importação e injeção de nutrientes sob a forma de aplicação de fertilizantes. Segundo o autor, seria esperado que estas injeções aumentassem quer a actividade total do sistema, quer a produtividade primária e, conseqüentemente, a ascendência. Na realidade, este estudo confirmou que as quintas que importaram maiores quantidades de azoto sob a forma de fertilizantes inorgânicos apresentaram ambos valores mais elevados de ascendência. Finalmente, concluiu que, apesar de um aumento do valor da ascendência ser considerado, usualmente, sinal de melhoria do “estado de saúde” do sistema, no caso de existir eutrofização essa interpretação é questionável. Acrescenta ainda que, não obstante ocorrer o esperado aumento da produtividade primária (logo, uma melhor colheita), têm que ser considerados os impactos paralelos no sistema, muitas vezes nefastos.

1.4.4. Saúde e integridade de um ecossistema

A literatura ambiental e os media estão repletos de exemplos de como o Homem está a degradar o mundo natural (a destruição de espécies e ecossistemas, o aquecimento global, aumento dos desperdícios tóxicos, chuvas ácidas, etc). A rápida aceleração do crescimento tecnológico, através do impacto cumulativo de diversas decisões associadas às sociedades industriais e pós-industriais, colocou em risco a “saúde” normal dos sistemas ecológicos de lenta evolução. Estes impactos negativos resultam da utilização do ambiente estritamente para a satisfação das nossas necessidades, sem cuidar da sustentabilidade do ecossistema global. A necessidade de definir o conceito de “saúde” de um ecossistema em termos práticos, surge mercê do falhanço do corrente paradigma económico na protecção dos ambientes naturais.

Na realidade, revela-se mais fácil definir “saúde” pela negativa, isto é, como sendo a ausência de doença. De facto, na gestão de ecossistemas, uma das principais prioridades é evitar patologias no sistema, isto é, a manutenção do ecossistema num “estado de saúde” elevado. Contudo, quando se fala de “saúde” de um sistema, tem que se ter em conta um significado mais alargado. Um ecossistema “saudável”, ou que exhibe um bom funcionamento, é também vigoroso, tem um potencial adequado de crescimento, resiste a perturbações (resistente)⁴, ou, se perturbado, recupera a sua configuração (resiliente)⁵. Um outro atributo de ecossistemas saudáveis é que estes mantêm um certo equilíbrio entre os seus componentes e uma complexidade de funções suficientes (Ulanowicz, 1997).

Robert Constanza (1992) sumaria os méritos e problemas associados às muitas definições proposta para “saúde” de um sistema e conclui que cada uma das definições representa uma peça importante do puzzle, mas que nenhuma expressa adequadamente o conceito. Sugere uma definição operacional, aplicável a todos os sistemas complexos, que tem em conta o vigor do sistema (V), a sua organização (O) e resiliência (R). Para o autor, “um sistema ecológico está saudável e livre do “síndrome de perigo” (“distress syndrome”) se está

⁴ **Resistência:** Deve ser entendida como a capacidade dum ecossistema não sofrer alterações significativas dos pontos de vista estrutural e funcional quando sujeito a “stress” ambiental.

⁵ **Resiliência:** Deve ser entendida como a capacidade de um ecossistema voltar ao estado precedente após sofrer uma perturbação. Por outras palavras, é inversamente proporcional ao período de tempo necessário à recuperação do sistema.

estável e sustentável, isto é, se está activo e mantém a sua organização e autonomia através do tempo e é resiliente ao stress.

Tendo em conta esta definição, torna-se fácil relacionar cada uma das três propriedades citadas por Costanza (1992) com as variáveis relacionadas com a ascendência. Atendendo ao exposto, Ulanowicz (1997) indicou que o vigor, por exemplo, é bem representado pela actividade total do sistema (“total system throughput”). A organização do sistema identifica-se com a informação mútua (“mutual information”) da rede de fluxos. Finalmente, a indeterminação condicional (“conditional indeterminacy”) da rede (indeterminação menos a informação mútua) está relacionada com o reservatório de respostas possíveis a novas perturbações, isto é, a possibilidade de um sistema persistir e ser resiliente num mundo incerto.

Representando, graficamente, para muitos ecossistemas, os valores destas três variáveis, torna-se possível identificar a região espacial que caracteriza os ecossistemas “saudáveis”.

Mageau *et al.* (1995) sugeriram uma representação bidimensional conveniente para o espaço tridimensional definido pelos parâmetros (Figura 1).

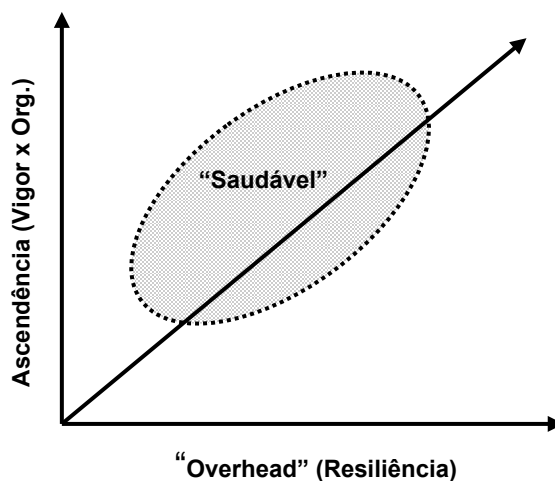


Figura 1: Diagrama conceptual do índice quantitativo do “estado de saúde” de um ecossistema baseado na análise de redes. A região “saudável” está indicada pela zona sombreada e representa o equilíbrio entre o vigor, a organização e a resiliência do sistema (adaptado de Mageau *et al.*, 1995)

Verifica-se que o produto entre o vigor (actividade total do sistema) e a organização (informação mútua) é a ascendência. Seguindo o mesmo raciocínio, quando a resiliência (indeterminação condicional) é escalonada pelo vigor (actividade total do sistema), o produto resultante é o “overhead” do

sistema. Assim, num gráfico de ascendência vs. “overhead”, a actividade total do sistema aparece como um parâmetro implícito.

Para testar este instrumento de medida do estado de “saúde” dos ecossistemas, Mageau *et al.* (1995) utilizaram redes tróficas de 6 estuários europeus, australianos e norte-americanos (Wulff & Ulanowicz, 1989; Baird & Ulanowicz, 1993). Os resultados da aplicação preliminar deste índice encontram-se alargadamente descritos em Mageau *et al.* (1995).

Para finalizar, importa referir que os conceitos “saúde” e integridade (Westra, 1994; Lemons & Westra, 1995), quando aplicados a ecossistemas, não são sinónimos. Saúde refere-se, sobretudo, ao estado de funcionamento do sistema no presente; integridade aplica-se a um horizonte temporal mais alargado e incluiu a capacidade do sistema lidar com circunstâncias futuras desconhecidas (Ulanowicz, 1995b). Deste modo, as versões temporais da ascendência e capacidade do sistema (Pahl-Wostl, 1992) surgem mais apropriadas para lidar com a integridade dos ecossistemas.

1.4.5. Comparação entre ecossistemas

O interesse da ecologia na comparação de ecossistemas diferentes e seus atributos está em franco crescimento (Baird *et al.*, 1991; Downing, 1991; Heal & Grime, 1991; Monaco & Ulanowicz, 1997; Nixon, 1988; Strayer, 1991; Ulanowicz & Wulff, 1991). Segundo Gaedke (1995), é urgente uma abordagem estratégica que permita “prever” o desenvolvimento da estrutura das comunidades e as respostas funcionais dos ecossistemas a diferentes impactos ambientais.

Neste contexto, a análise de redes (“network analysis”) de fluxos de sistemas tróficos complexos surge como um instrumento de trabalho importante (Mann *et al.*, 1989). Recentes comparações dos fluxos de material e energia entre os diferentes componentes do ecossistema mostraram que a eficiência com que esse material é transferido, assimilado e dissipado, transmite informação significativa acerca da estrutura e função dos ecossistemas como um todo (Baird & Ulanowicz, 1989, 1993; Baird *et al.*, 1991; Ulanowicz & Platt, 1985; Ulanowicz & Wulff, 1991). A análise de redes utilizada nestas comparações consiste na integração de dados obtidos através da análise de entradas-saídas (“input-output analysis”), análise trófica e de ciclos e da

computação das propriedades totais do sistema como a ascendência, a actividade total do sistema (TST) e a sua capacidade de desenvolvimento (Kay *et al.*, 1989).

Contudo, ao edificar comparações entre ecossistemas distintos, coloca-se a questão do significado da magnitude dos índices de informação obtidos. É provável que dois investigadores ao considerarem, independentemente, o mesmo ecossistema, o descrevam recorrendo a conjuntos diferentes de taxa e trocas entre estes. Neste caso, as magnitudes dos respectivos índices de informação não serão as mesmas. É lícita a seguinte interrogação: será que a natureza subjectiva destas medidas as torna inúteis para fins de comparação?

Segundo Ulanowicz (1997), as alterações qualitativas obtidas no cálculo dos índices demonstram ser bastante robustas. Por outras palavras, quando um investigador nota uma alteração em qualquer um dos índices do ecossistema, o outro cientista, que considerara, previamente, outro conjunto de taxa, verifica a mesma mudança qualitativa (sobe ou desce), apesar de esta poder assumir magnitudes diferentes. No caso de se pretender comparar 2 ecossistemas distintos em vez de alterações no mesmo ecossistema, a comparação só é válida se as redes tróficas dos ecossistemas em questão forem construídas de forma semelhante. Isto não significa que os ecossistemas tenham que ter exactamente a mesma lista de espécies ou unidades funcionais, implica sim que tenham que ser agregadas num número semelhante de compartimentos com justaposição semelhante entre eles e ainda que não tenham ciclicidades com períodos de duração ("turnover times") radicalmente distintos (Ulanowicz, 1997, Ulanowicz & Wulff, 1991).

Esta metodologia foi adoptada em vários sistemas, nomeadamente na Baía de Chesapeake (Baird & Ulanowicz, 1989), no estuário do Kromme (Heymans & Baird, 1995), nos estuários do Ems e Swartkops, no mar Báltico e nos sistemas Peruano e do sul de Benguela (Baird *et al.*, 1991), no estuário do Ythan (Baird & Ulanowicz, 1993), nos estuários de Narragansett e Delaware (Monaco & Ulanowicz, 1997), entre outros.

1.4.6. Predições dedutíveis da Hipótese Ascendência:

Lei dos limites mínimos de Liebig

Os nutrientes, em termos gerais, são dos principais factores que afectam todo o desenvolvimento da fauna e flora de qualquer ecossistema, constituindo factores limitantes para produtores, consumidores e decompositores. Contudo, não é suficiente falar dos nutrientes em geral, uma vez que, de acordo com a lei dos limites mínimos de Liebig (Liebig, 1840), a limitação do crescimento está invariavelmente associada a uma baixa concentração de uma qualquer substância essencial. Tomemos, por exemplo, a disponibilidade de nitrato e fosfato. Estes dois nutrientes têm recebido grande atenção por parte dos investigadores por se considerar que o azoto e o fósforo são os factores mais importantes que limitam a produção primária. É geralmente aceite que, no meio marinho, na maioria das vezes, o azoto é o elemento limitante dos produtores (Rhyther & Dunstan, 1971), enquanto no meio dulçaquícola o fosfato é geralmente o factor limitante (Edmondson, 1970). A maioria dos ecologistas, contudo, está ciente que extrapolar o conceito de elemento limitante ao nível da população para o ecossistema como um todo é uma simplificação excessiva. Os ecossistemas são demasiado diversos em termos de composição específica e heterogéneos temporal e espacialmente para se poderem inserir linearmente neste esquema de pensamento. De facto, já em 1988, D'Elia mencionava que os ecossistemas aparentavam ser sensíveis, quer ao azoto, quer ao fósforo, dependendo da altura do ano e da localização ao longo do gradiente de salinidade.

Neste contexto, Ulanowicz & Abarca-Arenas (1997), após a incorporação das biomassas dos compartimentos na expressão da ascendência, demonstram, matematicamente, que a lei dos limites mínimos de Liebig pode ser deduzida do princípio da ascendência crescente. Baird *et al.* (1995) estimaram os fluxos paralelos de carbono e azoto entre os 36 compartimentos da Baía de Chesapeake, EUA. Mais tarde, Ulanowicz & Abarca-Arenas (1997) e Ulanowicz & Baird (1999), recorrendo aos dados deste sistema mesohalino, testaram as ferramentas lógicas desenvolvidas. Com este exercício identificaram qual o nutriente limitante para cada compartimento, bem como notaram que o princípio da ascendência crescente parece prever qual dos dadores particulares desse elemento se reveste de maior importância, isto é,

qual a fonte controladora. Concluíram que o influxo que controla qual o nutriente que será limitante é aquele que esgota a sua fonte dadora a uma maior velocidade relativa.

1.4.7. Valores desconhecidos

Qual o valor intrínseco dos insectos que fazem da copa das árvores da Amazónia o seu habitat ou do minúsculo zooplâncton num estuário? Normalmente, estas populações não entram nas transacções económicas humanas. Segundo alguns autores (Odum, 1988; Ulanowicz, 1991) o valor ecológico destes bens deveria ser expresso em termos monetários.

Com a identificação dos elementos limitantes e suas fontes no ecossistema a questão do “valor” dos recursos naturais passa a colocar-se com maior pertinência. Por exemplo, à medida que um recurso necessário a uma população se torna escasso, os participantes desse sistema aprisionam esse elemento durante um período de tempo superior. Partindo desta constatação, Ulanowicz (1997) desenvolveu as ferramentas matemáticas utilizadas no cálculo de uma “função potencial” em cada nóculo da rede que, segundo o autor, corresponde ao “valor” da biomassa aí armazenada. Desta forma, a ascendência providencia um caminho para estimar o valor relativo dos stocks bióticos de um ecossistema.

1.4.8. Aplicando a ascendência a modelos tradicionais

Por vezes, a vertente fenomenológica da análise de fluxos de rede tem conferido a esta abordagem o papel de aferidor dos resultados obtidos por complexos modelos tradicionais.

O Serviço Geológico dos EUA (U.S. Geological Service) tem vindo a financiar o desenvolvimento de um multi-modelo representativo das várias zonas húmidas do Sul da Flórida (Fleming *et al.*, 1995). O projecto “Across-Trophic Level System Simulation” (ATLSS) pretende simular as interacções entre os vários elementos bióticos e abióticos que constituem as comunidades destas zonas húmidas.

Este sistema funciona com um conjunto de módulos, cada um dos quais representando o comportamento de um componente particular do sistema. Uma vez inseridos todos os módulos num mesmo algoritmo, o modelo produz séries temporais de redes tróficas. Este modelo é um dos mais complexos e sofisticados até agora implementados. Não é portanto de estranhar que, por vezes, não seja tarefa fácil elucidar a causa ou origem de determinado comportamento pouco realista.

Dada a inexistência de protocolos para calibrar este tipo de simulações, os investigadores envolvidos neste projecto decidiram criar, independentemente, um conjunto de redes de fluxo com o fim de estimar as trocas de material nos ecossistemas a modelar. Adicionalmente, estas redes foram analisadas por um conjunto de métodos quantitativos oriundos da Análise de Redes (“network analysis”), onde se inclui a ascendência e índices afins. Por seu turno, estes resultados auxiliaram na calibração do modelo e eliminação de erros.

No Outono de 2000, estes dados passaram a estar disponíveis, após finalizadas a construção e análise das redes tróficas de quatro ecossistemas tipo (Cypress wetland ecosystem; Florida Bay; Estuarine mangroves e Gramminoid wetlands). Para mais informações consultar a página da Internet <http://www.cbl.umces.edu/~bonda/ATLSS1.html> .

2. Objectivos do trabalho

Desde 1985, o Departamento de Zoologia da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra e, posteriormente, o Instituto do Mar-Centro Interdisciplinar de Coimbra desenvolveram um programa de monitorização do estuário do Mondego. Muitos têm sido os estudos visando a sua caracterização do ponto de vista hidrodinâmico, sedimentológico e biológico. Neste último plano, tem-se levado a cabo a caracterização das comunidades bentónicas subtidais (Marques *et al.*, 1993a; Pardal *et al.*, 1993; Marques *et al.*, 1994b) e intertidais (Marques, 1989; Marques & Guilhermino, 1988a, b; Marques *et al.* 1993b; Pardal, 1998; Pardal, & Marques, 1998), das comunidades piscícolas (Jorge, 1991), ictioplanctónicas (Ribeiro, 1991) e zooplânctónicas (Gonçalves, 1991; Silveira *et al.* 1993, Azeiteiro, 1999). Especial atenção tem requerido o estudo da dinâmica populacional de espécies chave na estrutura do ecossistema, bem como o impacto da eutrofização nas comunidades do braço Sul (Azeiteiro, 1999; Cabral, 1995; Cabral *et al.* 1999; Cardoso, 2001, Cardoso *et al.*, 2002; Ferreira, 2001; Lillebø, 1996; Lillebø *et al.*, 1999; Lopes, 1999; Marques & Nogueira, 1991; Marques *et al.*, 1994a; Martins, 1995; Martins *et al.*, 1999; Múrias, 1998; Múrias *et al.*, 1996, 1997; Pardal, 1995, 1998; Pardal *et al.*, 2000)

Este programa tem conduzido a um conhecimento relativamente mais completo sobre este estuário do que o existente relativamente à generalidade dos estuários portugueses. Em função deste manancial de informação, reunido nos últimos 17 anos, surgiu a ideia de integrar este saber, à luz de uma nova classe de índices ecológicos para a avaliação da integridade de ecossistemas marinhos. Visa-se, deste modo, possibilitar uma imagem mais completa da estrutura e funcionamento deste sistema estuarino como um todo.

Assim, tendo como suporte a vasta base de dados já existente relativa ao estuário do rio Mondego, estabeleceram-se os seguintes objectivos para o presente estudo:

- Construção de um modelo balanceado da cadeia trófica para três áreas ao longo de um gradiente de eutrofização no braço Sul do estuário do Mondego;

- Análise das propriedades da Ascendência ao longo desse gradiente de eutrofização;
- Testar se a definição de eutrofização apresentada por Ulanowicz (1986) se aplica aos estados tróficos das comunidades ao longo do gradiente de eutrofização estudado.
- Comparação da Ascendência com outros indicadores ecológicos (Diversidade e Exergia) ao longo do gradiente de eutrofização;
- Inferir, a partir da aplicação da Ascendência, as suas potencialidades e constrangimentos como indicador ecológico de qualidade ambiental.

3. Área de estudo

O rio Mondego nasce na Serra da Estrela a 1547 m de altitude e desenvolve o seu curso ao longo de 234 Km até chegar ao oceano Atlântico (Lima & Lima, 2002). Possui a maior bacia hidrográfica situada inteiramente em território português, com uma área estimada de 6670 Km² (Lourenço, 1986). Os seus principais tributários na margem direita são o rio Dão, a ribeira de Ançã e o rio Foja e na margem esquerda os rios Alva e Ceira, a ribeira de Cernache e os rios Ega, Arunca e Pranto. Este último desemboca no Mondego já em pleno estuário.

No que diz respeito ao estuário do Mondego, este constitui um sistema costeiro temperado (Marques & Nogueira, 1991), de Invernos frios e chuvosos e Verões quentes e secos (Lopes, 1999). Aproximadamente a 7 Km da embocadura o estuário divide-se em 2 braços, Norte e Sul, (separados por uma ilha de aluvião, a Murraceira) os quais se tornam a unir a cerca de 1 Km da Figueira da Foz (Figura 2).

Os 2 braços do estuário são bastante distintos do ponto de vista hidrodinâmico, morfológico e sedimentar, constituindo assim 2 sub-sistemas (Cunha & Dinis, 2002). O braço Norte é mais profundo (5 a 10 m em maré cheia, para uma amplitude de maré variável de 2 a 3 m), enquanto o braço Sul (2 a 4 m em maré cheia) se encontra quase totalmente assoreado a montante. Este assoreamento determina que a descarga de água doce do rio se efectue essencialmente pelo braço Norte. A circulação hidráulica no braço Sul depende, sobretudo, das marés e da descarga de água do tributário Pranto, artificialmente controlada por uma comporta localizada a 3 km do ponto de confluência deste tributário com o próprio braço Sul. A abertura das comportas é controlada em função da quantidade de água doce necessária à orizicultura praticada no vale do Pranto.

As características petrológicas dos sedimentos das área mais a montante do braço Sul (caracterizado pela presença de sedimentos vasosos) sugerem um regime hidrodinâmico calmo e com grande estabilidade anual (Duarte, 1993). Assim, apresenta muito maior homogeneidade da coluna de água ao longo do ciclo de marés, sendo acentuada a variação diária da temperatura e



Figura 2: Localização geográfica do estuário do Mondego e representação das 3 zonas ao longo do gradiente de eutrofização.

relativamente reduzida a variação diária da salinidade, uma vez que é praticamente nula a influência directa das águas do Mondego (Pardal, 1998; Pardal & Marques, 1998). Por este conjunto de factos, este sub-sistema apresenta características hidrológicas mais semelhantes às de um sistema lagunar costeiro, principalmente durante os meses de menor precipitação, de Junho a Setembro (Marques, 1989; Marques *et al.*, 1993a, b; Lima & Lima, 2002). Em contraste, os sedimentos de granulometria mais grosseira do braço Norte e das áreas mais a jusante do braço Sul, evidenciam regimes hidrodinâmicos mais elevados, com acentuadas variações sazonais, sendo o Outono e o Inverno os períodos de maior dinâmica interna em todo o estuário (Duarte & Pena dos Reis, 1991, 1993; Pardal, 1998).

O normal funcionamento do porto comercial da Figueira da Foz implica a realização de dragagens regulares no braço Norte, principal canal de navegação pelo qual se tem acesso às instalações portuárias. Este facto tem contribuído para uma severa perturbação física dos fundos deste sub-sistema, resultando esta num claro empobrecimento da fauna bentónica subtidal em comparação

com o braço Sul (Marques *et al.* 1993a; Pardal *et al.* 1993). Por outro lado, as obras portuárias e de regularização das margens têm determinado uma alteração dos biótopos em presença, com o aumento da extensão de substratos rochosos (ocupam 50 a 60% das margens do estuário) e uma correspondente diminuição das áreas de sapal (Marques & Nogueira, 1991; Marques *et al.*, 1993b). Apesar destes impactos, a montante de ambos os braços, uma extensão importante da zona intertidal corresponde ainda a substratos móveis onde se desenvolvem povoamentos de macrófitas. *Spartina maritima* ocorre ao nível mediolitoral superior, fazendo a transição entre os meios terrestre e aquático e ocupando uma área considerável na zona intertidal mais a jusante, enquanto *Scirpus maritimus* se encontra nas áreas mais interiores do estuário (Lillebø, 2000). Por seu turno, a macrófita *Zostera noltii* surge na zona mediolitoral inferior das áreas mais a jusante do braço Sul (Marques & Guilhermino, 1988a, b; Marques *et al.*, 1993a, 1997; Pardal, 1995, 1998; Lillebø *et al.*, 1999.) É destas zonas que depende a ainda elevada produtividade natural do estuário do Mondego.

Um dos fenómenos cada vez mais comuns nos sistemas costeiros da Europa e da América do Norte é o excesso de descargas de nutrientes orgânicos que levam à gradual eutrofização dos ecossistemas aquáticos (Dijk *et al.*, 1994; Hickel *et al.*, 1993; Flindt *et al.*, 1997; Marques *et al.*, 1997; Rafaelli *et al.*, 1991, 1998; Yeates, 1993). O estuário do Mondego, infelizmente, não é excepção. À semelhança de outros sistemas afins, este estuário encontra-se sob forte pressão antropogénica.

O vale do Mondego é bastante encaixado a montante da cidade de Coimbra, alargando-se a jusante desta cidade numa vasta planície aluvial, vulgarmente, denominada por Baixo Mondego. A montante do estuário, o vale do Mondego é, essencialmente, constituído por terrenos agrícolas destinados sobretudo à produção de arroz (60% do vale), milho e feijão (18% da área) (Marques *et al.*, 2002). Esta intensa actividade agrícola recorre, regularmente, a elevadas quantidades de fertilizantes e pesticidas. A drenagem de toda esta área contribui com uma importante descarga de nutrientes (azoto e fósforo) e de diversos compostos químicos para o meio estuarino.

A par de actividades de índole agrícola, o estuário do Mondego constitui, também, um local importante de apoio a actividades económicas como a pesca e a crescente aquacultura de peixes, assim como a diversas actividades industriais, nomeadamente a construção naval e actividades portuárias na

Figueira da Foz. Todas estas actividades, produzem perturbações que se reflectem na qualidade ambiental deste sistema costeiro (Marques, 1989; Marques *et al.*, 1993a, b; Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 1993, 2000; Lillebø *et al.*, 1999; Martins *et al.*, 2001).

Assim, apesar de, como já foi referido, parte considerável da zona intertidal ao longo do braço Sul corresponder, ainda, a substratos móveis, onde os cobertos de *Spartina maritima* e *Scirpus maritimus* (Lillebø *et al.*, 1999) ocupam uma área importante, “blooms” de macroalgas verdes, *Enteromorpha spp.* e *Ulva spp.*, têm vindo a ser observados (Cardoso *et al.*, 2002; Marques *et al.*, 1993a, 1997; Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 2000; Lillebø *et al.*, 1999; Martins *et al.*, 2001). Destas, *E. compressa* e *E. intestinalis* foram identificadas como as espécies mais abundantes (Martins *et al.*, 1999; Martins, 2000). Regra geral, a biomassa das macroalgas aumenta desde o início da Primavera (Fevereiro/Março) até Julho, quando ocorre um declínio muito rápido e acentuado, designado por “crash algal” (Marques *et al.*, 1997, 1998; Pardal, 1998). (Figura 3)

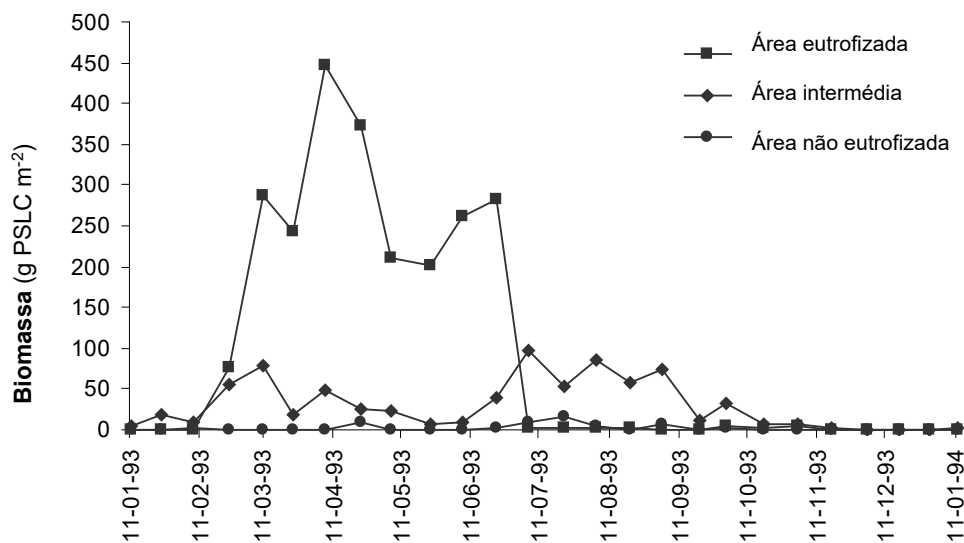


Figura 3: Variação quinzenal da biomassa de algas verdes nas 3 estações, entre 11 de Janeiro de 1993 e 12 de Janeiro de 1994.

Assume-se que os “blooms” macroalgais no braço Sul são função do aumento da descarga de nutrientes no sistema e da elevada persistência de nutrientes (azoto e fósforo) na coluna de água, graças ao seu maior confinamento (Flindt *et al.*, 1997; Lillebø, 1996; Marques *et al.*, 1997; Martins *et al.*, 1999; Martins, 2000).

al., 2001; Pardal, 1998). Estes “blooms” têm, no entanto, características sazonais, sendo razoável supor que as condições meteorológicas anuais constituam, também, um factor condicionante significativo (Pardal, 1998). Martins (2000) indica que estes “blooms” podem não ocorrer nos anos mais chuvosos, devido à ocorrência de baixos valores de salinidade durante longos períodos de tempo, como resultado das descargas do rio Pranto.

Em função do rápido declínio das populações algais em Julho, quantidades significativas de matéria orgânica morta acumulam-se sobre os sedimentos determinando condições de anóxia nos estratos subjacentes e a consequente criação de um meio redutor. A libertação de maior quantidade de H₂S para a coluna de água contribui para a morte das macroalgas ainda em presença, afectando alguns organismos bentónicos, plâncton e peixes (Everett, 1994; Lillebø, 1996; Norkko & Bonsdorff, 1996; Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 2000). Este processo, de forma gradual, tem vindo a determinar a redução dos bancos de *Zostera noltii*, macrófita que absorve grande parte dos nutrientes dos sedimentos.

O processo de eutrofização no braço Sul do estuário do Mondego tem vindo a provocar uma progressiva substituição dos produtores primários no ecossistemas e, possivelmente a prazo, uma alteração qualitativa e quantitativa da estrutura trófica a nível das comunidades bentónicas como, aliás, é sugerido pelos resultados de alguns estudos (Marques *et al.* 1994a; Cabral, 1995; Martins, 1995; Marques *et al.*, 1997, 1998; Pardal, 1998).

Para concretizar o propósito deste estudo foram seleccionadas três áreas de amostragem representativas do gradiente de eutrofização no braço Sul do estuário do Mondego: 1) área não eutrofizada (coberto de *Zostera noltii* ainda presente), 2) área intermédia (*Zostera noltii* ausente apesar de ainda ser possível encontrar raízes no sedimento e macroalgas abundantes) e 3) área eutrofizada (onde a comunidade macrófita desapareceu há uma década e os “blooms” de *Enteromorpha* spp. têm sido observados regularmente) (Figura 2).

4. Material e Métodos

4.1. Recolha de dados: campanhas de amostragem

4.1.1. Macrofauna e coberto vegetal

A campanha de amostragem foi realizada durante 12 meses, de 11 de Janeiro de 1993 a 12 de Janeiro de 1994, durante a baixa-mar de marés vivas. A recolha das amostras foi efectuada quinzenalmente (Pardal, 1998).

Para retirar o sedimento contendo a macrofauna e o coberto vegetal usou-se um Tubo de Amostragem de Sedimentos Móveis (TASM). Para mais detalhes sobre o método de amostragem utilizado consultar Marques (1989), Marques *et al.* (1993b, 1994a), Martins *et al.* (1999), Pardal (1995, 1998), Pardal *et al.* (2000) e Lillebø *et al.* (1999).

A fixação, separação e conservação do material biológico foi efectuada segundo Marques (1989), Marques *et al.* (1993b, 1994), Pardal (1995, 1998), Pardal *et al.* (2000), Lillebø *et al.* (1999), Cardoso (2001) e Ferreira (2001).

No laboratório, os organismos pertencentes à macrofauna foram identificados, sempre que possível, até ao nível específico, tendo sido contados e pesados (Pardal, 1998)

O material vegetal foi identificado até ao género, para as macroalgas (*Enteromorpha*, *Ulva*, *Fucus*, *Gracilaria*), e até à espécie, para a macrófita (*Zostera noltii*), sendo, posteriormente, determinadas as suas biomassas.

4.1.2. Matéria Orgânica no sedimento e Fitoplâncton

A campanha de amostragem de matéria orgânica e clorofila *a* coincidiu, temporal e espacialmente, com as recolhas de macrofauna e coberto vegetal.

A matéria orgânica presente no sedimento foi determinada, em laboratório, através da combustão da amostra durante oito horas, numa mufla a 450 °C. Mais detalhes relativamente ao seu cálculo em Pardal (1998), Ferreira (2001), Cardoso (2001).

Em cada uma das datas foram, igualmente, recolhidas amostras de água para estimar a concentração de clorofila *a* (Pardal, 1998).

4.1.3. Epífitas

Entre Março de 1996 e Janeiro de 1997, mensalmente, procedeu-se à recolha, separação e estimativa da biomassa das epífitas presentes em *Zostera noltii* segundo Martins (2000).

4.1.4. Zooplâncton

Os dados relativos ao zooplâncton no estuário do Mondego foram recolhidos de Abril de 1995 a Abril de 1996 e de Julho de 1996 a Junho de 1997 (Azeiteiro, 1999). A primeira campanha diz respeito a organismos colhidos com redes de 200 μm e 335 μm e a segunda campanha a fauna suprabêntica e macrozooplâncton peracarida crepuscular amostrados com redes de 500 μm . Para mais detalhes sobre metodologias adoptadas, processo de fixação, separação, conservação e identificação dos organismos consultar Azeiteiro (1999).

4.1.5. Peixes

As amostragens foram levadas a cabo, quinzenalmente, de Janeiro de 1991 a Dezembro de 1992 (Jorge, comunicação pessoal). A captura das diferentes espécies foi efectuada recorrendo à arte de pesca designada por “chinha”. Os peixes capturados foram conservados, identificados até à espécie e pesados. Paralelamente, procedeu-se à análise de alguns conteúdos estomacais (Jorge, comunicação pessoal).

4.1.6. Aves

A campanha de amostragem de limícolas foi realizada, quinzenalmente, de Janeiro de 1996 a Janeiro de 1998. Durante este período de tempo foram contabilizados os efectivos de limícolas presentes nas diversas áreas do braço Sul do estuário do Mondego (Lopes, 1999).

Procedeu-se à recolha e análise dos seus dejectos (Lopes, 1999). Estes foram recolhidos das áreas em estudo após confirmação da alimentação das aves por mais de 30 minutos. Para mais detalhes sobre o processo consultar (Lopes *et al.*, 1998; Lopes, 1999)

No que diz respeito às gaivotas, as campanhas de censos decorreram de Novembro de 1993 a Julho de 1994 (Múrias, comunicação pessoal).

Para conhecer a dieta deste grupo reportou-se ao estudo levado a cabo por Moreira (1995) no estuário do Tejo, no Inverno e Verão de 1992.

4.2. Balanceamento da cadeia trófica

4.2.1. Introdução

Para estimar os modelos tróficos de rede é fundamental saber a ordem de grandeza da biomassa de cada componente (vivo ou “morto”), informação sobre as dietas de todas as espécies, assim como a intensidade de fluxos entre compartimentos e as trocas entre o sistema e o ambiente envolvente.

Os modelos balanceados de biomassa (“mass-balance biomass models”) têm vindo a ser globalmente utilizados por se terem revelado instrumentos úteis e eficientes na sistematização dos dados existentes sobre os ecossistemas e na posterior exploração das suas propriedades (Christensen & Pauly, 1993; Christensen, 1995; Pauly & Christensen, 1995). Representam a complexidade do ecossistema de uma forma relativamente simples e são uma mais-valia como ferramentas de diagnóstico. Christensen & Pauly (1993) descrevem três grandes vantagens deste tipo de modelos: (i) exigem aos investigadores uma recapitulação e standardização de todos os dados disponíveis de um dado sistema; (ii) permitem a identificação de situações e taxas reciprocamente incompatíveis; e (iii) promovem o intercâmbio de saberes de especialistas de diversas áreas, centrados na persecução do mesmo objectivo. Pode-se apontar, ainda, como quarto benefício, o facto desta abordagem permitir detectar lacunas de conhecimento em sistemas considerados bem estudados.

4.2.2. Descrição da abordagem utilizada

Para desenvolver os modelos balanceados de biomassa para as três áreas ao longo do gradiente de eutrofização, recorreu-se ao programa Ecopath with Ecosim (versão 4.0). Neste programa, a condição necessária para se verificar o equilíbrio de massa é dada pela equação,

$$P_i - M0_i - M2_i - C_i = 0 \quad (1)$$

em que,

P_i – biomassa anual produzida pela espécie i ;

$M0_i$ – biomassa anual perdida pela espécie i , não considerando a perda por nenhum grupo predador incluído no modelo, nem por captura ou exportação, isto é, outras mortalidades;

$M2_i$ – biomassa anual da espécie i consumida por todos os grupos predadores incluídos no modelo, isto é, mortalidade por predação;

C_i – captura anual da espécie i .

$M2_i$ é obtido somando o consumo anual da espécie i por todos os grupos predadores j incluídos no modelo; assim,

$$M2_i = \sum p_{ij} Q_j \quad (2)$$

em que,

p_{ij} – proporção da dieta do predador j que inclui a presa i ;

Q_j – consumo anual de biomassa pelo predador j .

$M0_i$, outra mortalidade, é expressa no Ecopath por $1 - EE_i$ onde EE_i é a “Eficiência Ecotrófica” ⁶(“ecotrophic efficiency”). Nestes termos, $1 - EE_i$ é a

⁶ **Eficiência ecotrófica:** Considerada como a proporção da produção que é utilizada no sistema, isto é, que não é consumida nem por predadores nem capturada pela pesca (é dada pela equação 3)

proporção de P_i que não é consumida nem por predadores incluídos no modelo, nem capturada pela pesca, assim sendo,

$$EE_i = (M2_i + C_i) / P_i \quad (3)$$

O modelo foi construído usando um conjunto de equações lineares simultâneas, derivadas das relações acima descritas. A equação (1) é dividida pela biomassa, logo a produção e o consumo são expressos como razões da biomassa (P/B, Q/B). $M0$ e $M2$ são taxas instantâneas de mortalidade.

Cada grupo no modelo foi representado por uma equação em equilíbrio e requereu 6 parâmetros iniciais. A composição da dieta e as capturas (exportações) tiveram que ser introduzidas assim como 3 dos restantes 4 parâmetros (B, P/B, Q/B e EE). As equações lineares foram resolvidas e os parâmetros em falta foram estimados. Seguiu-se Christensen e Pauly (1992) ao indicarem que o modelo se torna mais robusto se forem introduzidos sempre que possível B, P/B e Q/B, deixando o modelo estimar EE. Este procedimento permitiu uma verificação imediata do estado de balanceamento do modelo uma vez que, em equilíbrio, EE não pode ser superior a 1.

Na maioria dos casos, quando se reúne toda a informação necessária para pôr a correr o modelo, este não atinge o equilíbrio (Bundy *et al.*, 2000). Os 3 modelos executados ao longo deste estudo não foram exceção.

Diversos são os modos de construir um modelo no Ecopath e para qualquer modelo existe mais do que uma solução. Contudo, há áreas do modelo que são bem conhecidas e nas quais se sedimentam mais certezas, logo, o número de soluções plausíveis é reduzido (Christensen & Pauly, 1992). No balanceamento dos 3 modelos, os valores de um ou mais termos foram sendo alterados iterativamente até se atingir o equilíbrio. O procedimento adoptado cingiu-se às recomendações sugeridas no manual de instruções do programa utilizado (para mais detalhes consultar, Christensen *et al.*, 2000).

4.2.3. Estimativa dos parâmetros

Os dados utilizados em cada um dos três modelos (biomassa, dietas, conteúdos estomacais, razões P/B e Q/B, eficiências ecotróficas, taxas de mortalidade, etc) provieram de inúmeras fontes, incluindo observações de campo

directas (programas de monitorização), teses de mestrado e doutoramento, relatórios de projectos, comunicações pessoais e uma vasta quantidade de dados, presente na literatura, sobre o estuário do Mondego e/ou outros sistemas similares. A Tabela II sintetiza a informação relativa aos compartimentos dos modelos, à sua constituição detalhada, aos parâmetros inicialmente inseridos e às suas respectivas fontes.

4.2.3.1 Definição dos compartimentos

As redes tróficas de cada uma das 3 estações, ao longo do gradiente de eutrofização, não apresentam idêntico número de compartimentos e associações. Na realidade, optou-se por não integrar em cada uma das redes compartimentos que não estivessem naturalmente presentes ou, cujo papel desempenhado na rede trófica fosse mínimo e difícil de quantificar.

Os compartimentos “vivos” são definidos até ao nível específico, sempre que a estratégia de amostragem adoptada e a informação disponível o permitir (Baird & Ulanowicz, 1989). A maioria dos compartimentos foi constituída por espécies que, graças à sua biomassa e/ou abundância, desempenham um papel ecológico importante no sistema. Os restantes compartimentos representam grupos de espécies com tamanhos e/ou dietas idênticos, ocupando, desta forma, nichos ecológicos similares.

Na área não eutrofizada foram considerados 43 compartimentos, na área intermédia 36 e na área eutrofizada 34.

4.2.3.2. Biomassa, B

Todos os valores de biomassa média anual foram convertidos em g de peso seco livre de cinzas (g PSLC) por m².

a) Fitoplâncton

Para cada uma das 3 áreas, a concentração de clorofila *a* foi estimada segundo os métodos descritos por Strickland & Parsons (1968). Posteriormente,

TABELA II. Braço Sul do Estuário do Mondego: compartimentos dos modelos, seus elementos e fontes dos parâmetros

Compartimentos e elementos	Parâmetros	Fontes (ou derivados de)
Fitoplâncton	Biomassa	Pardal, 1998
	Razão C:Chl a	Anderson & Williams, 1998
	P/B	Wolff <i>et al.</i> , 2000
<i>Enteromorpha</i> sp.	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Anibal, 1998
<i>Ulva lactuca</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Anibal, 1998
<i>Gracilaria</i> sp.	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Duarte & Ferreira, 1997
<i>Fucus</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Niell <i>et al.</i> , 1996
<i>Zostera noltii</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Sand-Jensen, 1975 ; Pérez-Lloréns & Niell, 1993
Epífitas	Biomassa	Pardal, 1998; Martins, 2000
	P/B	Wolff <i>et al.</i> , 2000
Zooplâncton	Biomassa, Dieta	Azeiteiro, 1999
	P/B	Rosado-Salórzano & Próo, 1998
<i>Hydrobia ulvae</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Cardoso, 2001; Lillebø <i>et al.</i> , 1999; Sola, 1996
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Hootsmans & Vermaat, 1985; Jensen & Siegismund, 1980; López-Figueroa & Niell, 1987; Morrisey, 1988; Philippart, 1995
<i>Gibulla umbilicalis</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Baird & Milne, 1981
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Parker <i>et al.</i> , 1993; Watson, 1985
<i>Littorina</i> sp.		
	<i>L. littorea</i>	
	<i>L. saxatilis</i>	
	Biomassa total	Pardal, 1998
	P/B grupo	Baird & Milne, 1981
<i>Melita palmata</i>	P/Q grupo	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Orth & Montfrans, 1984; Konan <i>et al.</i> , 1992; Parker <i>et al.</i> , 1993; Watson, 1985
	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Pardal, 1998

	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Sprung, 1994
<i>Ampithoe valida</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Pardal, 1998
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Alonso <i>et al.</i> , 1995 ; Greze, 1968
<i>Echinogammarus marinus</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Marques & Nogueira, 1991
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Agnew & Moore, 1986; Marques & Nogueira, 1991; Parker <i>et al.</i> , 1993
<i>Corophium multisetosum</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Casabianca, 1975; Cunha <i>et al.</i> , 2000
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Cunha <i>et al.</i> , 2000; Fenchel <i>et al.</i> , 1975; Gerdol & Hughes, 1994; Smith <i>et al.</i> , 1996
<i>Scrobicularia plana</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Sprung, 1994
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Hughes, 1969
<i>Cerastoderma edule</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Sprung, 1994
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Loo, 1992; Prins & Smaal, 1989
<i>Modiolus barbatus</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Loo, 1992; Vahl, 1972
<i>Cyathura carinata</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Ferreira, 2001; Pardal, 1998
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Ferreira, 2001
<i>Idotea chelipes</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Sprung, 1993
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Nicotri, 1980; Nienhuis, 1980; Nienhuis & Groenendijk, 1986; Robertson & Mann, 1980 ; Salemaa, 1979 ; Schaffelke <i>et al.</i> , 1995
<i>Sphaeroma hookeri</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Pardal, 1998
<i>Amage adspersa</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Sprung, 1994

	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Pardal, 1998; Sprung, 1994
<i>Capitella capitata</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Sprung, 1994
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Tenore, 1983; Tenore & Chesney, 1985; Warren, 1977
<i>Heteromastus filiformis</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B, Dieta	Sprung, 1994
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
<i>Hediste diversicolor</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Abrantes <i>et al.</i> , 1999; Gonçalves & Ribeiro, 1987; Sprung, 1993
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Nielsen <i>et al.</i> , 1995; Riisgård <i>et al.</i> , 1996
<i>Diopatra neapolitana</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Sprung, 1994
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Mangum <i>et al.</i> , 1968
<i>Nephtys hombergii</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Sprung, 1994
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Beukema, 1987; Oyenekan, 1986; Schubert & Reise, 1986 ; Price & Warwick, 1980; Warwick & Price, 1975
<i>Lumbrineris impatien</i>	Biomassa	Pardal, 1998
	P/B	Venier, 1997
	P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Petch, 1986; Valderhaug, 1985
Outros detritívoros		
<i>Aonides oxycephala</i>		
<i>Chaetozone setosa</i>		
<i>Lagis koreni</i>		
<i>Polydora ligni</i>		
<i>Pygospio elegans</i>		
<i>Streblospio shrubsolii</i>		
<i>Haminea hydatis</i>		
Diptera larvae		
	Biomassa total	Pardal, 1998
	P/B grupo	Sprung, 1994
	P/Q grupo	Hostens & Hamerlynck, 1994
	Dieta	Dauer <i>et al.</i> , 1981; Lambeck & Valentijn, 1987; Light, 1978; Maurer & Leathem, 1981; Zajac, 1986

Outros invertebrados**predadores**

Nemertini

*Glycera convoluta**M. picta**A. mucosa**P. laminosa*

Biomassa total	Pardal, 1998
P/B grupo	Sprung, 1994
P/Q grupo	Hostens & Hamerlynck, 1994
Dieta	Commito & Ambrose, 1985; McDermott, 1976; McDermott & Roe, 1985; Ockelmann & Vahl, 1970; Roe, 1970; Thiel & Reise, 1993; Vahl, 1976

Oligochaeta*Tubificoides benedeni*

Oligocheta sp.

Biomassa total	Pardal, 1998
P/B grupo	Sprung, 1994
P/Q grupo	Hostens & Hamerlynck, 1994
Dieta	Giere, 1975

Carcinus maenas

Biomassa	Pardal, 1998
P/B	Sprung, 1994
P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
Dieta	Ansell <i>et al.</i> , 1999; Lee & Seed, 1992; Pihl, 1985

Crangon crangon

Biomassa	Pardal, 1998
P/B	Möller <i>et al.</i> , 1985
P/Q	Hostens & Hamerlynck, 1994
Dieta	Ansell <i>et al.</i> , 1999; Pihl, 1985

Peixes que se alimentam de detritos e microalgas*Mugil cephalus**Chelon labrosus**Liza aurata**Liza ramada**Alosa fallax**Alosa alosa*

Biomassa total	Jorge (dados não publicados)
P/B grupo, Q/B grupo	http://www.fishbase.org
Contéudo estomacal	Correia <i>et al.</i> , 1997; Jorge (dados não publicados); Oliveira & Soares, 1996; Gerking, 1994
Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Jørgensen <i>et al.</i> , 1991

**Peixes consumidores de
zooplâncton**

Sardina pilchardus

Syngnathidae

Engraulis encrasicolus

Biomassa total	Jorge (dados não publicados)
P/B grupo, Q/B grupo	http://www.fishbase.org
Conteúdo estomacal	Convay <i>et al.</i> , 1994; Jorge (dados não publicados)
Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Jørgensen <i>et al.</i> , 1991

**Peixes consumidores de
endofauna**

Solea vulgaris

Solea senegalensis

Platichthys flesus

Biomassa total	Jorge (dados não publicados)
P/B grupo, Q/B grupo	http://www.fishbase.org
Conteúdo estomacal	Costa, 1982; Gonçalves, 1990; Summers, 1980
Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Jørgensen <i>et al.</i> , 1991

**Peixes predadores de
macrofauna**

Dicentrarchus labrax

Anguilla anguilla

Gobius niger

Ciliata mustela

Sparus aurata

Diplodus sargus

Diplodus vulgaris

Mullus surmuletus

Atherina boyeri

Atherina presbyter

Biomassa total	Jorge (dados não publicados)
P/B grupo, Q/B grupo	http://www.fishbase.org
Conteúdo estomacal	Correia <i>et al.</i> , 1997; Costa, 1982; Jorge (dados não publicados); Kara & Derbal, 1986; Kelley, 1987; Rebelo, 1993; Rosecchi, 1995
Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Jørgensen <i>et al.</i> , 1991

Trigla lucerna

Biomassa	Jorge (dados não publicados)
P/B grupo, Q/B grupo	http://www.fishbase.org
Conteúdo estomacal	Correia <i>et al.</i> , 1997; Costa, 1982; Jorge (dados não publicados); Morte <i>et al.</i> , 1997
Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Jørgensen <i>et al.</i> , 1991

Pomatoschistus minutus	Biomassa P/B grupo, Q/B grupo Conteúdo estomacal Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Jorge (dados não publicados) http://www.fishbase.org Costa, 1982; Jorge (dados não publicados) Jørgensen <i>et al.</i> , 1991
Guincho		
<i>Larus ridibundus</i>	Biomassa P/B, Q/B Dieta Peso médio p/ ind. Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Lopes (dados não publicados) http://www.cbl.umces.edu/~atlss Moreira, 1995 Cramp & Simmons, 1983 Jørgensen <i>et al.</i> , 1991
Gaivota-de-asa-escura		
<i>Larus fuscus</i>	Biomassa P/B, Q/B Dieta Peso médio p/ ind. Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Lopes (dados não publicados) http://www.cbl.umces.edu/~atlss Moreira, 1995 Cramp & Simmons, 1983 Jørgensen <i>et al.</i> , 1991
Borrelho-de-coleira-interrompida		
<i>Charadrius alexandrinus</i>	Biomassa P/B, Q/B Dieta Peso médio p/ ind. Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Lopes (dados não publicados) http://www.cbl.umces.edu/~atlss Lopes, 1999 Zwarts <i>et al.</i> , 1990 Jørgensen <i>et al.</i> , 1991
Borrelho-grande-de-coleira		
<i>Charadrius hiaticula</i>	Biomassa P/B, Q/B Dieta Peso médio p/ ind. Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Lopes (dados não publicados) http://www.cbl.umces.edu/~atlss Lopes, 1999 Zwarts <i>et al.</i> , 1990 Jørgensen <i>et al.</i> , 1991
Tarambola-cinzenta		
<i>Pluvialis squatarola</i>	Biomassa P/B, Q/B Dieta Peso médio p/ ind. Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Lopes (dados não publicados) http://www.cbl.umces.edu/~atlss Lopes, 1999 Zwarts <i>et al.</i> , 1990 Jørgensen <i>et al.</i> , 1991
Pilrito-comum		
<i>Calidris alpina</i>	Biomassa P/B, Q/B Dieta Peso médio p/ ind.	Lopes (dados não publicados) http://www.cbl.umces.edu/~atlss Lopes, 1999 Zwarts <i>et al.</i> , 1990

	Peso Seco/Peso Húmido, C/Peso Seco	Jørgensen <i>et al.</i> , 1991
Detritos	Biomassa (M.O no sedimento)	Pardal, 1998

este valor foi convertido em biomassa de fitoplâncton através da razão C/Chl a = 50 sugerida por Anderson & Williams (1998) e considerando 0,5 m a profundidade média nas áreas de amostragem. Finalmente, estimou-se a biomassa média anual para cada uma das áreas.

b) Coberto Vegetal

Uma vez identificado o material vegetal, calculou-se o peso seco por género ou espécie e, posteriormente, estimou-se o respectivo peso livre de cinzas por m² (Pardal, 1998). Calculou-se a biomassa média anual para cada uma das áreas em estudo.

c) Epífitas

Para efeitos deste estudo, considerou-se que as epífitas se localizam, exclusivamente, nas partes aéreas da macrófita *Zostera noltii*. Sendo assim, a sua biomassa foi estimada em função da biomassa média anual de folhas da macrófita. Para indicação mais detalhada do cálculo da biomassa de epífitas consultar Martins (2000).

d) Zooplâncton

Na inserção dos dados iniciais relativos a este grupo, considerou-se a biomassa média anual de zooplâncton correspondendo ao somatório das biomassas médias anuais dos organismos colhidos com redes de 200 µm, 335 µm e da fauna suprabentónica e macrozooplâncton peracarida crepuscular. Para indicação mais pormenorizada do cálculo da biomassa de zooplâncton consultar Azeiteiro (1999).

e) Macrofauna

Após se ter procedido à identificação dos organismos pertencentes à macrofauna, calculou-se o seu peso seco e o respectivo peso livre de cinzas por m² (Pardal, 1998). Estimou-se a biomassa média anual por espécie para cada uma das 3 áreas em estudo, expressa em peso seco livre de cinzas.

f) Peixes

Jorge (2002) identificou 62 espécies de peixes distribuídas por 27 famílias. Estas espécies foram agrupadas consoante as suas características ecológicas e tróficas. Atendendo a que os dados de biomassa, processados por Jorge (comunicação pessoal), se encontravam em g de peso húmido por m², procedeu-se à conversão destes valores para g de peso seco livre de cinzas por m², recorrendo a factores de conversão de massa retirados de Jørgensen *et al.* (1991) (Tabela II). Estimou-se a biomassa média anual por grupo considerado.

g) Aves

Foi calculada a densidade das quatro espécies de limícolas mais representativas em cada uma das 3 áreas. O mesmo procedimento foi adoptado para as 2 espécies de gaivotas. Em seguida, multiplicou-se o valor de densidade, encontrado para cada espécie, pelo peso médio de cada indivíduo desse taxa (Zwarts *et al.*, 1990; Cramp & Simmons, 1983). Obteve-se, desta forma, a biomassa em g de peso húmido por m². Analogamente ao procedimento adoptado para os Peixes, efectuou-se a conversão destes valores para g de peso seco livre de cinzas por m², recorrendo a factores de conversão de massa retirados de Jørgensen *et al.* (1991) (Tabela II).

h) Detritos

Uma vez que o âmbito deste estudo se desviou um pouco do propósito inicial da recolha destes dados, optou-se por considerar a quantidade de matéria orgânica presente no sedimento como sendo a biomassa de detritos. Mais detalhes sobre o seu cálculo podem ser encontrados em Pardal (1998). Contudo, é importante mencionar que o valor estimado se encontra, provavelmente,

inflacionado, pois engloba a biomassa de bactérias e outros microorganismos, bem como alguma meiofauna bentónica com dimensões inferiores aos crivos utilizados.

4.2.3.3. Produção, P

Diversas são as definições e métodos de calcular a produção. Christensen & Pauly (1992) definiram produção como sendo a quantidade total de tecido elaborado na população ou comunidade, durante um dado período de tempo. A estimativa desta produção requer o conhecimento da biomassa da população no início e no final do período de tempo em estudo, assim como a massa dos componentes vivos que se perdeu por morte ou emigração durante esse intervalo de tempo. Nos 3 modelos elaborados assume-se que a emigração é nula.

Em função dos dados disponíveis, utilizaram-se, sempre que possível, razões P/B, previamente calculadas para as populações residentes do braço Sul do Mondego. Foi o caso do gastrópode *Hydrobia ulvae*, dos anfípodos *Melita palmata*, *Ampithoe valida* e *Echinogammarus marinus*, do isópode *Cyathura carinata* e do poliqueta *Hediste diversicolor*. Para estas espécies, a produção foi avaliada com base em métodos de separação de coortes, de acordo com o método proposto por Allen (1971).

Face à escassez de dados disponíveis sobre limícolas e gaiotas, optou-se por introduzir para todas as espécies de aves a mesma razão P/B, retirada de um estudo análogo realizado em Florida Bay, nos EUA (consultar, <http://www.cbl.umces.edu/~atlss>).

Por sua vez, no que diz respeito aos dados de produção dos Peixes, assumiu-se que a razão P/B é igual à mortalidade total, Z, isto é, que $P/B = Z$ (Allen, 1971). Os valores de Z, para cada espécie de peixes, foram retirados da base de dados on-line, <http://www.fishbase.org>.

Para os restantes compartimentos, os dados de produção foram retirados da literatura, tendo-se optado, sempre que possível, por valores obtidos noutros estuários ou sistemas costeiros portugueses. (Tabela II)

O valor da razão P/B, de qualquer grupo considerado, estimou-se calculando a média ponderada dos valores de P/B de cada espécie pertencente ao grupo, tendo em conta a proporção da sua biomassa na biomassa total desse grupo.

4.2.3.4. Consumo, Q

Apesar dos esforços envidados, a recolha de taxas de consumo e/ou razões Q/B presentes na literatura revelou-se difícil e quase infrutífera. Não obstante esta situação, os valores de Q/B para cada espécie de peixes foram retirados da base de dados on-line, <http://www.fishbase.org>. Tal como anteriormente foi referido, graças à insuficiência de dados sobre aves, optou-se por introduzir, para todas as espécies, a mesma razão Q/B, uma vez mais retirada do estudo levado a cabo em Florida Bay, nos EUA (consultar, <http://www.cbl.umces.edu/~atlss>).

À semelhança do sucedido com o cálculo da razão P/B de cada grupo, o valor da razão Q/B, de qualquer grupo considerado, estimou-se calculando a média ponderada dos valores de Q/B de cada espécie pertencente ao grupo, tendo em conta a proporção da sua biomassa na biomassa total desse grupo.

Para os restantes compartimentos heterotróficos considerou-se a razão P/Q sugerida por Hostens & Hamerlynck (1994). No programa, a razão Q/B foi estimada, indirectamente, segundo a equação,

$$\text{Consumo /Biomassa} = (\text{Produção/Biomassa}) / (\text{Produção/Consumo})$$

4.2.3.5. Dieta

Em modelos tróficos construídos recorrendo à abordagem do programa Ecopath, é a predação que liga os diferentes grupos do sistema. O que é consumo para um grupo é mortalidade para outro. Em função do exposto, uma informação detalhada sobre a predação é importante na compreensão dinâmica dos ecossistemas (Christensen & Pauly, 1992).

É sobejamente conhecido que as dietas de muitas espécies variam temporal e espacialmente. Para alguns grupos (ex. peixes), podem também surgir variações consideráveis com o tamanho dos indivíduos. Assim, para obter uma representação adequada da dieta anual de cada espécie, ter-se-ia que obter dados do conteúdo estomacal de todas as classes de comprimento ao longo da distribuição pela área de estudo. Para além desta exigência, na recolha dos dados ter-se-ia que ter em conta uma frequência temporal suficiente para capturar a variabilidade sazonal da dieta (Bundy *et al.*, 2000).

Infelizmente, informação quantitativa sobre a composição das dietas é escassa e encontra-se dispersa. Na maioria das espécies, ou grupos, a informação relativa a itens alimentares, ou composição de dietas, foi retirada de literatura de outras zonas (Tabela II).

Para cada espécie de macrofauna e peixes o procedimento adoptado consistiu, inicialmente, em listar os itens alimentares referenciados na literatura, juntamente com as percentagens que representavam na dieta. De seguida, fez-se corresponder a cada presa da lista uma espécie ou grupo de espécies existentes nas 3 áreas do braço Sul do estuário. Finalmente, atribui-se a percentagem na dieta de acordo com a proporção entre a sua biomassa e a biomassa total desse grupo de presas. Repetiu-se a tarefa para todos os grupos de presas listados.

No que diz respeito à dieta do zooplâncton considerou-se a informação divulgada por Azeiteiro (1999) para as áreas do estuário em estudo.

A informação sobre a dieta das limícolas foi directamente retirada da análise de dejectos levada a cabo por Lopes (1999), no braço Sul do estuário.

Por seu turno, os dados relativos à dieta das gaivotas foram retirados de um estudo no estuário do Tejo feito por Moreira (1995). Igualmente neste caso, não foram necessárias manipulações matemáticas, uma vez que todas as espécies predadas existem no braço Sul do estuário do Mondego. Contudo, em concordância com observações pessoais levadas a cabo por Múrias e Lopes no estuário do Mondego, considerou-se que as gaivotas utilizam o braço Sul essencialmente para descansar. Mais concretamente, dadas as especificidades ecológicas de cada uma das espécies, considerou-se que *Larus ridibundus* retira, deste troço do estuário, 40% das presas essenciais para suprir as suas necessidades energéticas, enquanto *Larus fuscus* retira apenas 10%. No programa Ecopath with Ecosim foi possível contemplar esta situação, considerando importação para um sistema o consumo de presas que não fazem parte do sistema que foi definido.

4.2.3.6. Capturas

Uma análise de rede completa requer estimativa de taxas de exportação do sistema, incluindo a captura e pesca de espécies economicamente importantes. No braço Sul do Mondego ocorre a pesca de caranguejos (*Carcinus maenas*), de enguias (*Anguilla anguilla*) e linguados (*Solea vulgaris*), assim como

a apanha de poliquetas para isco de pesca desportiva (ex. *Hediste diversicolor*) e dos bivalves *Cerastoderma edule* (berbigão) e *Scrobicularia plana* (amêijoia) para consumo humano (Marques *et al.*, 1984; Pardal, 1998; Pardal & Marques, 1998). Contudo, tendo em conta o intervalo de tempo deste estudo, considerou-se insignificante a quantidade de biomassa que deixa o sistema por esta via. Por conseguinte, não foram levadas em conta, para efeitos de cálculo, as capturas efectuadas nas 3 áreas.

4.2.4. Modelos não balanceados: problemas e soluções adoptadas

Para cada um dos 3 modelos, uma vez introduzidos todos os dados iniciais, o programa estimou os parâmetros em falta, assim como alguns índices. Rapidamente, ao analisar os resultados, se verificou que nenhum dos modelos se apresentava balanceado: fluxos negativos para os detritos, algumas eficiências ecotróficas (EE) superiores a 1, alguns dos valores da razão $P/Q=GE$ fisiologicamente irrealistas e em alguns grupos a razão respiração/assimilação excedeu 1.

Na realidade, face à proveniência díspar dos diferentes dados e parâmetros utilizados na construção deste tipo de modelos, a situação de desequilíbrio observada era já previsível.

Normalmente, o balanceamento dos modelos deve ter em conta os requerimentos de consumo dos grupos dos quais mais certezas existem sobre os parâmetros estimados. Actualmente, isto significa que uma maior confiança é depositada nas exigências de consumo dos predadores do que na biomassa de presas estimada para dar vazão a esses requerimentos. É considerada robusta a descoberta de que muitos modelos de ecossistemas complexos não têm o consumo dos predadores de topo balanceado com a produção das presas (ex. Mills & Fournier, 1979; Jones, 1984; Welch *et al.*, 1992). Ao contrário, neste estudo, os dados mais fiáveis diziam respeito à biomassa das presas e à sua produção.

Assim sendo, conservaram-se os dados provenientes do estuário em estudo (biomassa de produtores primários, macrofauna, aves e detritos, assim como razões P/B calculadas para espécies no braço Sul) e consideraram-se estes valores como fiáveis e de confiança. As excepções a este critério foram as biomassas dos decápodes *Crangon crangon* e *Carcinus maenas*, que

assumimos terem sido subamostradas em função da metodologia de captura utilizada.

Uma outra variável que sofreu alteração foi a biomassa da maioria dos grupos de peixes. Considerou-se o valor inicial como sendo indicativo da ordem de grandeza da biomassa de cada grupo. No entanto, face ao baixo grau de refinamento da técnica adoptada na captura deste grupo, a chincha, os valores de biomassa foram alterados, assumindo um valor superior ao inicialmente introduzido.

No que diz respeito ao zooplâncton, graças à sua complexa dinâmica mareal e variação sazonal (Azeiteiro, 1999) revelou-se difícil calcular um valor realista para a biomassa média anual deste grupo. Sendo assim, optou-se por deixar o programa estimar este valor para os 3 modelos.

As alterações mais significativas reflectiram-se em pequenos ajustes na composição da dieta de alguns compartimentos (*Carcinus maenas*, *Crangon crangon*, *Nereis diversicolor*, *Lumbrineris impatiens*, alguns dos grupos de peixes). Tal como já havia sido alegado, na maioria dos casos dispunha-se apenas de uma lista de itens alimentares. Esta opção foi tomada tendo em conta que este era o parâmetro que encerrava maior incerteza.

Seguindo a metodologia proposta por Christensen & Pauly (2000), no manual de utilização do programa Ecopath with Ecosim, gradual e paulatinamente foi possível balancear os modelos da área não eutrofizada, da área intermédia e da área não eutrofizada.

4.3. Cálculo da ascendência como indicador biológico

Uma vez balanceados os modelos, as estimativas de consumo, produção e respiração geradas pelo programa Ecopath with Ecosim foram importadas para o programa NETWRK 4.2a (Ulanowicz, 1982,1987, 1998, 1999) de modo a calcular-se a biomassa anual de cada compartimento heterotrófico e o fluxo de energia entre todos os compartimentos do sistema. Para cada rede (network) foram analisadas a estrutura trófica e os ciclos. As propriedades emergentes do ecossistema foram calculadas recorrendo a um algoritmo descrito por Ulanowicz (1983, 1986) e Kay *et al.* (1989). Particularmente, este estudo comportou 3 tipos diferentes de análises: estrutura topológica das 3 redes, quantificada por

diversos índices; análise trófica (“trophic analysis”) e análise de ciclos (“cycling analysis”).

4.3.1. Índices do sistema

O corrente estudo foi desenhado para analisar as propriedades da ascendência ao longo de um gradiente de eutrofização no estuário do Mondego. Mais ainda, foi testado se a definição de eutrofização apresentada por Ulanowicz (1986) se aplica aos estados tróficos, aparentemente distintos, das comunidades das 3 áreas situadas no braço Sul. Para aferir estas diferenças recorreu-se à utilização dos seguintes índices:

Energia total que atravessa o sistema (“total system throughput”, T): As diferenças na actividade do sistema são medidas pelos valores relativos do T . O T é simplesmente a soma de todos os processos de transferência que ocorrem no sistema. Isto é $T = \sum_{p,q} T_{pq}$ para todas as transferências T_{pq} entre os componentes do sistema, ou com o ambiente.

Capacidade de desenvolvimento (“development capacity”): Este índice é um “substituto” para a complexidade da rede trófica (Monaco & Ulanowicz, 1997). Por palavras, é a diversidade dos fluxos do sistema dividida pelo T . Quantitativamente, expressa em termos de trocas tróficas, T_{ij} , do taxa i para o taxa j , adquire a forma

$$C = \sum_{i,j} T_{ij} \log \left[\frac{T_{ij}}{T_{..}} \right]$$

onde um ponto a subscrito indica a soma em torno desse índice.

Graças à natureza logarítmica deste índice, pequenas diferenças no seu valor podem representar disparidades apreciáveis na estrutura.

Informação Mútua Média (“average mutual information”, AMI): mede o nível médio de estrangimentos (“constraints”) exercidos sob uma fracção arbitrária de energia (ou matéria) quando esta passa de um qualquer

compartimento para o seguinte (Ulanowicz, 1997). É a forma não escalar da ascendência e é calculada por

$$AMI = \sum_{i,j} \frac{T_{ij}}{T_{..}} \log \left[\frac{T_{ij} T_{..}}{T_{i.} T_{.j}} \right]$$

Ascendência: Esta propriedade chave de uma rede de fluxos (“network of flows”) foi definida, anteriormente, como sendo um índice que quantifica, simultaneamente, o nível de actividade do sistema e o grau de organização (constrangimentos) com que a matéria está a ser processada em sistemas autocatalíticos, como os ecossistemas. Quantitativamente é traduzida por,

$$A = \sum_{ij} T_{ij} \log \left[\frac{T_{ij} T}{\sum_k T_{ik} \sum_l T_{lj}} \right] = \sum_i \sum_j T_{ij} \log \left[\frac{T_{ij} T_{..}}{T_{.j} T_{i.}} \right]$$

Redundância (R): traduz o grau de paralelismo entre vias (“pathways”) numa rede. Num sistema isolado pode ser calculada pela diferença (não negativa) entre a capacidade do sistema e a ascendência. Em termos de fluxos vem,

$$R = - \sum_{i,j=0}^n \frac{T_{ij}}{T_{..}} \log \left[\frac{T_{ij}^2}{T_{i.} T_{.j}} \right],$$

em que n é o número de componentes do sistema. Para mais detalhes consultar Ulanowicz & Wulff (1991) e Ulanowicz & Norden, (1991).

Φ/T é o “**Overhead**” **Específico**. Mede a flexibilidade total do sistema tendo como base a unidade de fluxo. Trata-se da quantidade pela qual a capacidade de um sistema não isolado excede a ascendência. Consiste, essencialmente, na redundância mas, em sistemas abertos, o seu valor aumenta em consequência de uma multiplicidade de entradas (“inputs”) e saídas (“outputs”) externas. Traduzido em termos de fluxos assemelha-se à expressão da redundância, a diferença é que inclui as transferências com o mundo exterior,

$$\Phi / TST = - \sum_{i,j=0}^{n+2} \frac{T_{ij}}{T_{..}} \log \left[\frac{T_{ij}^2}{T_{i.} T_{.j}} \right],$$

onde $(n + 1)$ representa uma importação e $(n + 2)$ uma exportação ou dissipação.

4.3.2. Análise trófica

Redes tróficas quantitativamente muito diferentes podem ser representadas por uma topologia de rede padrão, designadamente por uma cadeia linear (Ulanowicz, 1995). Esta forma padrão permite comparar, por exemplo, eficiências tróficas de sistemas estuarinos díspares (Baird *et al.*, 1991). A eficiência trófica entre quaisquer dois níveis é definida pelo quociente entre a quantidade de energia ou matéria que um dado nível passa para o seguinte e a quantidade de energia ou matéria que esse mesmo nível recebeu do nível anterior (Ulanowicz & Wulff, 1991).

Feitas estas considerações, as redes de fluxos energéticos (“energy flow networks”) da área não eutrofizada e da área eutrofizada foram agregadas nas suas formas canónicas, designadas por cadeias de Lindeman (“Lindeman spines”) (Ulanowicz, 1995).

Os índices de conectividade (“connectance indices”) são estimativas a partir do número efectivo de ligações para dentro e para fora de cada compartimento de uma “rede ponderada” (“weighted network”) (Ulanowicz, 1997). Estimaram-se estes índices para as 3 áreas ao longo do gradiente de eutrofização.

4.3.3. Análise de ciclos

O índice de ciclicidade de Finn (“Finn Cycling Index”, FCI) revela a proporção do T que é dedicado à reciclagem de carbono (Finn, 1976). Pode ser calculado usando métodos matriciais (Finn, 1976), ou por enumeração e quantificação directa dos ciclos individuais do sistema (Ulanowicz, 1983, 1986). O programa utilizado neste estudo estimou o FCI das três redes tróficas consideradas recorrendo à segunda metodologia indicada.

5. Resultados

5.1. Modelos da cadeia trófica

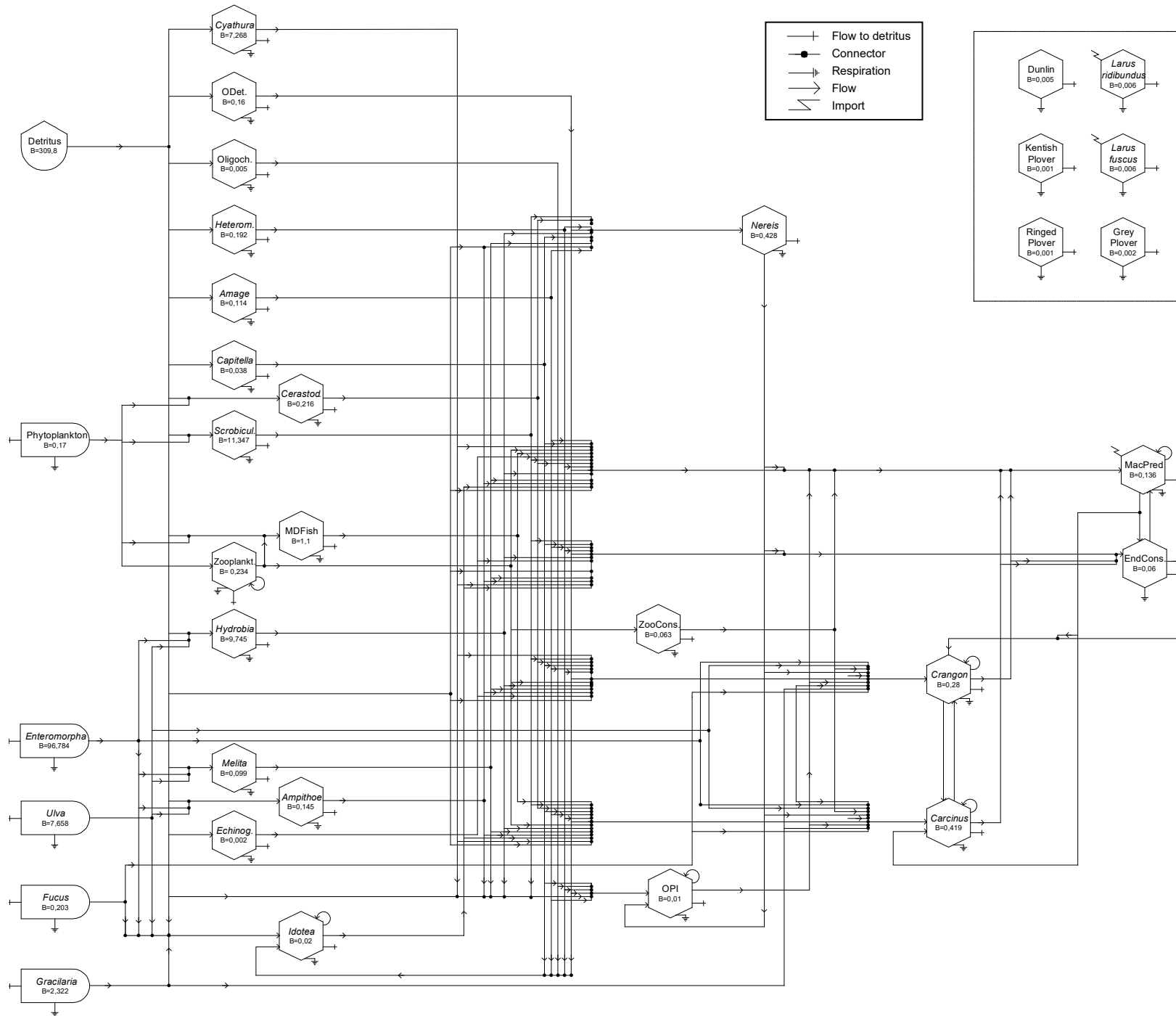
A Figura 4 apresenta as redes de fluxos energéticos de cada uma das 3 áreas ao longo do gradiente de eutrofização. Por uma questão de simplificação gráfica optou-se por não se representar fluxos de magnitude inferior a $0,0001 \text{ g PSLC m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$. Por este motivo, as 6 espécies de aves presentes nos modelos (*Larus ridibundus*, *Larus fuscus*, *Charadrius alexandrinus*, *Charadrius hiaticula*, *Pluvialis squatarola* e *Calidris alpina*) surgem desligadas dos outros componentes das redes tróficas. Para informações mais detalhadas sobre a magnitude dos fluxos consultar Anexos.

5.2. Variação da Ascendência ao longo de um gradiente de eutrofização

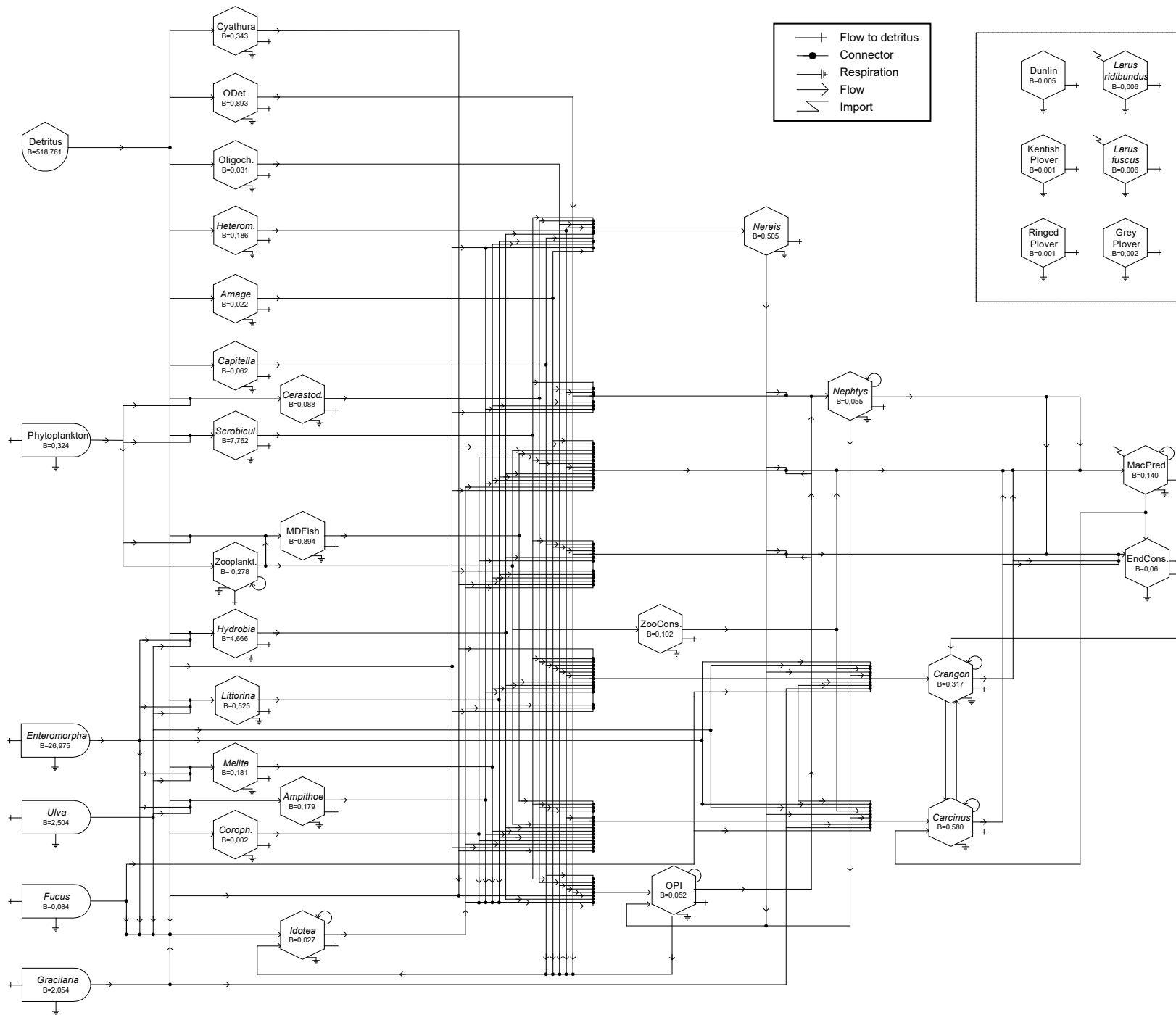
De forma a interpretar a informação contida nas redes de fluxos energéticos de cada área (Figuras 4A, B, C), são apontados e descritos os resultados das diferentes fases da análise de redes. A Tabela III apresenta os índices de sistema calculados para as 3 áreas ao longo do gradiente de eutrofização. Em conjunto, a Tabela III e as Figuras 5 e 6 providenciam as medidas utilizadas para caracterizar as 3 estruturas tróficas estuarinas. As Figuras 7 e 8 caracterizam a magnitude e a estrutura da transferência relativas aos ciclos do carbono nos dois extremos do gradiente de eutrofização.

Tal como em Monaco & Ulanowicz (1997), não se aplicaram testes estatísticos para avaliar a significância das diferenças obtidas nos valores dos índices calculados para as diferentes áreas. Na realidade, em função da complexidade dos parâmetros iniciais utilizados na análise de redes, ainda não existe um enquadramento matemático suficientemente robusto e, simultaneamente, de fácil aplicação para se poder avaliar a significância das diferenças obtidas. Todavia, dos resultados da estrutura trófica da rede e das propriedades do ecossistema estuarino, quando ordenados e analisados como

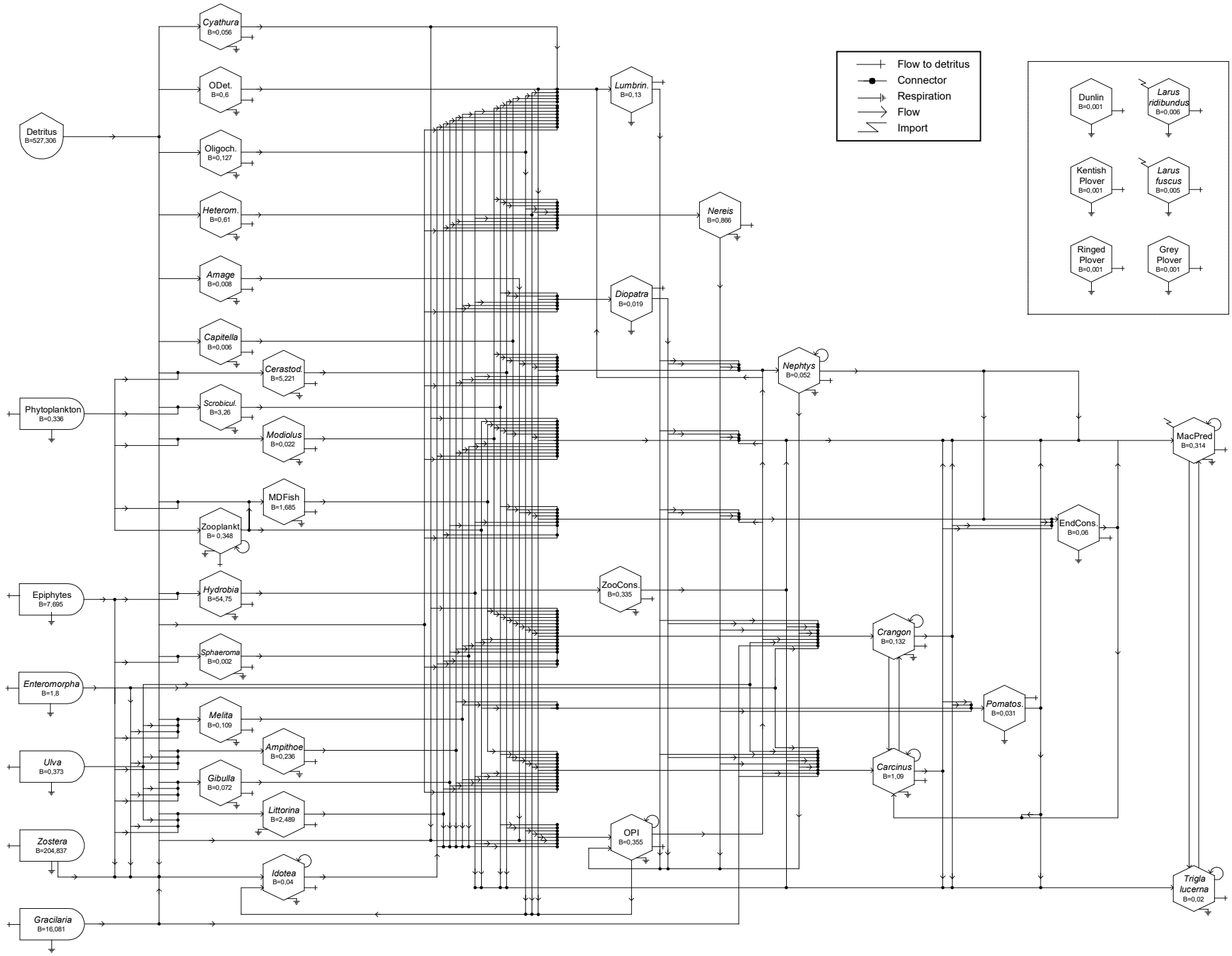
Figura 4: Diagrama de fluxo energético. A biomassa é dada em g PSLC m^{-2} e os fluxos energéticos em $\text{g PSLC m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$. A: Área eutrofizada. B: Área intermédia. C: Área não eutrofizada.



A



B



C

um todo, emergem padrões distintivos no que diz respeito às estruturas tróficas, complexidades e tensões exibidas por cada ecossistema (Monaco & Ulanowicz, 1997).

5.2.1. Índices do sistema

O presente estudo foi concebido de forma a testar as propriedades da ascendência ao longo do gradiente de eutrofização no braço Sul do estuário do Mondego. Como já foi referido, para além deste objectivo principal, pretendeu-se, igualmente, testar se a definição de eutrofização apresentada por Ulanowicz

TABELA III. Índices do sistema das três áreas ao longo do gradiente de eutrofização, calculados através da análise de redes.

Índices do sistema	Área não eutrofizada	Área intermédia	Área eutrofizada
Energia total que atravessa o sistema (total system throughput; g PSLC m ⁻² a ⁻¹)	10852	1154.8	2612.5
Capacidade de desenvolvimento (development capacity; g PSLC m ⁻² a ⁻¹ ; bits)	39126	5695.2	10831
Ascendência(%)	42.3	30.4	36.7
“Overhead” nas importações (%)	12.3	8.2	6.2
“Overhead” nas exportações (%)	1.3	1.5	2.5
“Overhead” nas dissipações (%)	17.7	22.1	19.9
Redundância (%)	26.4	37.8	34.6
Informação mútua média (average mutual information; bits)	1.525	1.498	1.522
Φ/T	2.080	3.432	2.623
Índices de conectividade			
Conectividade geral (Overall connectance)	1.672	2.431	2.11
Conectividade intercompartimental (Intercompartmental connectance)	2.406	3.573	2.63
Índice de ciclicidade de Finn (Finn Cycling index)	5.75E-02	0.2045	0.1946
Número total de ciclos	74517	15009	9164

(1986) se aplicava aos estados tróficos das comunidades ao longo do gradiente de eutrofização. Apesar das três áreas se apresentarem claramente distintas em aparência física, a análise de redes revelou diferenças e semelhanças nas suas estruturas tróficas que não eram visíveis à primeira vista. Da análise da Tabela III, podemos inferir as diferenças observadas.

A zona não eutrofizada, dominada por povoamentos de *Zostera*, apresentou o valor mais alto de T (atividade total do sistema), seguida (inesperadamente) pela zona eutrofizada e finalmente pela zona intermédia.

No que diz respeito à capacidade de desenvolvimento de cada uma das áreas, a complexidade foi superior na comunidade de *Zostera* e inferior na zona intermédia. Este índice variou de forma significativa nas 3 áreas (Tabela III). Dada a natureza logarítmica deste índice, pequenas diferenças de valor podem representar disparidades apreciáveis na estrutura.

Quanto à informação mútua média (AMI), esta foi superior na área não eutrofizada, seguida, de perto, pelos valores da área eutrofizada e da área intermédia (Tabela III).

Durante o período de tempo considerado, a ascendência foi mais baixa na zona intermédia, e assumiu um valor mais alto na zona eutrofizada sendo o valor mais elevado encontrado na zona não eutrofizada. Comparativamente, a redundância exibiu o padrão inverso. A zona intermédia assumiu o valor mais elevado, seguida da zona eutrofizada e, por último, da zona dominada pela macrófita (Tabela III).

Finalmente, como esperado das suas definições, a ordenação dos valores de Φ/T espelhou a da redundância, uma vez que esta é o maior componente do “overhead” específico (Tabela III).

5.2.2. Análise trófica

As redes de fluxos energéticos da área não eutrofizada e da área eutrofizada foram agregadas nas suas formas canónicas (Figuras 5 e 6), referenciadas como cadeias de Lindeman (“Lindeman spines”). A cadeia de Lindeman da área dominada pela *Zostera* possui um nível trófico a mais do que os presentes na área eutrofizada. Apesar de ambos os sistemas exibirem no primeiro nível trófico a maior eficiência de transferência (a área não eutrofizada com 14,8% e a área eutrofizada com 47,2%), estes valores são inferiores aos

registados para alguns estuários Norte Americanos (Monaco & Ulanowicz, 1997). A área intermédia foi o sistema mais eficiente a transferir material para o segundo nível trófico (8,9%).

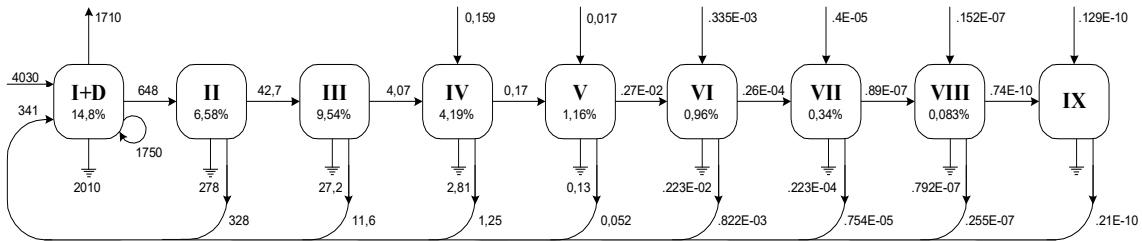


Figura 5: Cadeia trófica linear da área não eutrofizada. Fluxos para fora das caixas dos compartimentos representam exportações ($\text{g PSLC m}^{-2}\text{ano}^{-1}$), fluxos a entrar nas caixas dos compartimentos representam entradas (“inputs”) do exterior do sistema ($\text{g PSLC m}^{-2}\text{ano}^{-1}$) e fluxos para fora através da base das caixas dos compartimentos representam respiração ($\text{g PSLC m}^{-2}\text{ano}^{-1}$). O nível I+D corresponde à associação dos organismos autotróficos (nível 1) e Detritos (compartimento não vivo). Os compartimentos heterotróficos estão divididos nos níveis II-IX, de acordo com as suas dietas.

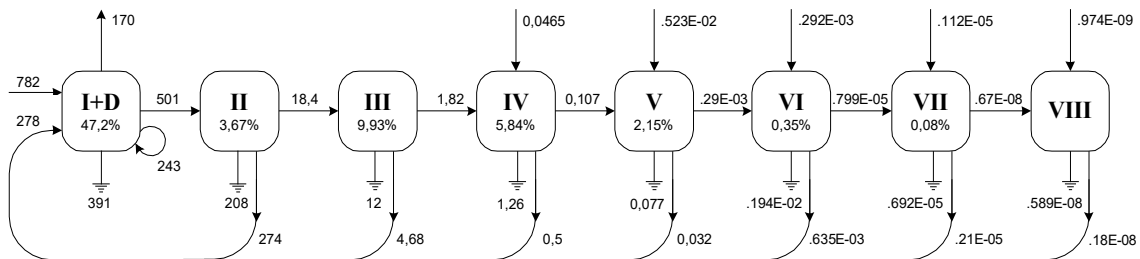


Figura 6: Cadeia trófica linear da área eutrofizada. Fluxos para fora das caixas dos compartimentos representam exportações ($\text{g PSLC m}^{-2}\text{ano}^{-1}$), fluxos a entrar nas caixas dos compartimentos representam entradas (“inputs”) do exterior do sistema ($\text{g PSLC m}^{-2}\text{ano}^{-1}$) e fluxos para fora através da base das caixas dos compartimentos representam respiração ($\text{g PSLC m}^{-2}\text{ano}^{-1}$). O nível I+D corresponde à associação dos organismos autotróficos (nível 1) e Detritos (compartimento não vivo). Os compartimentos heterotróficos estão divididos nos níveis II-VIII, de acordo com as suas dietas.

No que diz respeito aos índices de conectividade, no estuário do Mondego, os valores registados foram baixos, sendo modestos na zona intermédia e decrescendo, ainda mais, na zona eutrofizada e não eutrofizada (Tabela III).

5.2.3. Análise de ciclos

A percentagem do índice de ciclicidade de Finn (FCI) foi superior na área intermédia (20,45%), baixou na zona eutrofizada (19,46%) e decresceu, drasticamente, na área não eutrofizada (5,75%) (Tabela III). Os resultados indicam que a percentagem total de matéria “ciclada” aumenta com o grau de eutrofização.

A estrutura de “ciclicidade” alterou-se, dramaticamente, entre a área não eutrofizada, dominada pela macrófita *Zostera* e a área eutrofizada. O número total de ciclos (Tabela III) é mais elevado na área não eutrofizada (74517), seguido da área intermédia (15009) e da área eutrofizada (9164). Este fenómeno verifica-se uma vez que um grande número de ciclos tende a surgir em sistemas com mais compartimentos e níveis tróficos mais elevados. Nas duas áreas que definem os extremos do gradiente de eutrofização, a maior parte da “ciclicidade” do carbono ocorre através de ciclos de comprimento 2 e as vias preponderantes na “reciclagem” encontram-se representadas nas Figuras 7 e 8.

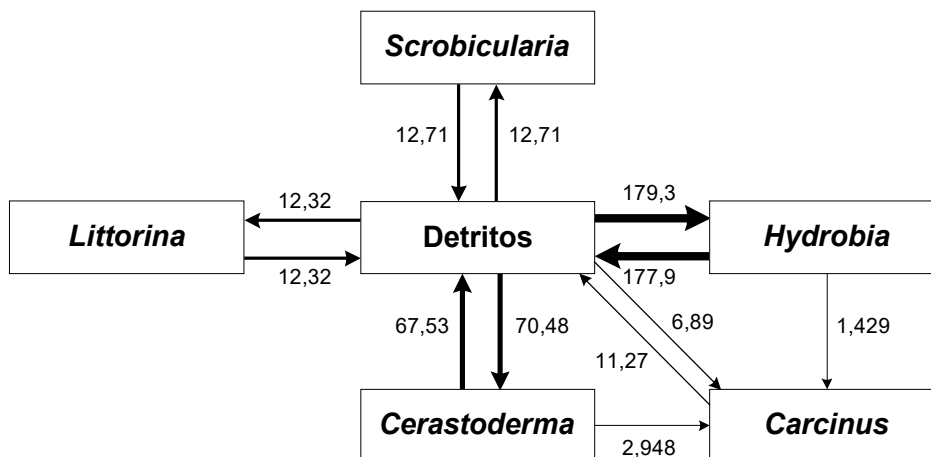


Figura 7: Diagrama de reciclagem na área não eutrofizada, representando os compartimentos envolvidos em 91% do fluxo de reciclagem (g PSLC m⁻² ano⁻¹).

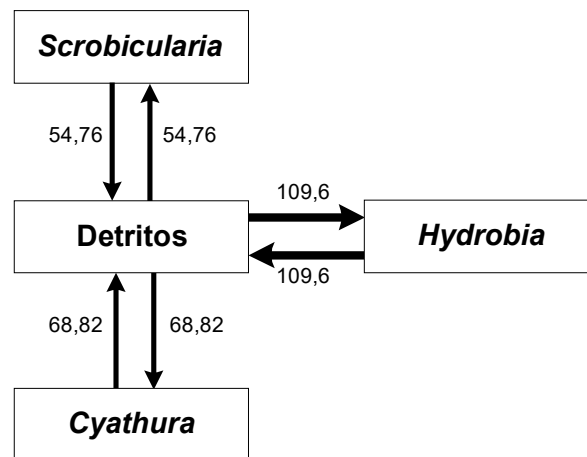


Figura 8: Diagrama de reciclagem na área eutrofizada, representando os compartimentos envolvidos em 92% do fluxo de reciclagem (g PSLC m⁻² ano⁻¹).

Estes diagramas mostram que uma menor quantidade de material circula por uma rede de ciclos mais complexa na comunidade da área não eutrofizada (Figura 7), enquanto que na área eutrofizada uma quantidade maior de material circula através de um menor número de vias (Figura 8). Há, ainda, a registar uma alteração dos compartimentos envolvidos neste processo. Relativamente, à área não eutrofizada os compartimentos chave são os Detritos, *Hydrobia ulvae*, *Scrobicularia plana*, *Cerastoderma edule*, *Carcinus maenas* e *Littorina* spp. Por seu turno, na área eutrofizada os compartimentos chave reduzem-se em número e passam a ser Detritos, *Hydrobia ulvae*, *Scrobicularia plana* e *Cyathura carinata*.

5.3. Comparação da Ascendência com outros indicadores ecológicos ao longo do gradiente de eutrofização: Diversidade e Exergia

Foi analisada a variação espacial da riqueza específica, heterogeneidade, exergia, exergia específica e ascendência (Tabela IV). Com esta comparação pretendeu-se esclarecer se estes indicadores ecológicos capturariam as alterações nas comunidades, ao longo do gradiente de eutrofização, fornecendo informação equivalente sobre o ecossistema. Marques *et al.* (1997, 1998) levaram a cabo um estudo detalhado sobre a variação espacial e temporal dos primeiros quatro. No presente estudo calculou-se o

valor médio anual de cada um dos indicadores para cada uma das áreas. Esta opção possibilitou a comparação linear dos resultados.

TABELA IV. Comparação dos valores médios anuais dos indicadores ecológicos: riqueza específica, heterogeneidade, exergia específica, exergia e ascendência, ao longo do gradiente de eutrofização no braço Sul do estuário do Mondego.

Indicadores Ecológicos		Área não eutrofizada	Área intermédia	Área eutrofizada
Biodiversidade	Riqueza específica	1,80	1,51	1,21
	Heterogeneidade	0,99	1,46	1,52
Exergia específica (Exergia. unid. de biomassa ⁻¹)		85,70	150,29	165,42
Exergia específica (só biomassa da macrofauna)		283,57	278,50	244,34
Exergia (g. m ⁻² det. equiv. energia)		25364,00	4789,00	8547,00
Ascendência (%)		42,30	30,40	36,70

A riqueza específica apresentou valores anuais mais elevados na área não eutrofizada, correspondente à comunidade de *Zostera noltii*, decrescendo ao longo do gradiente de eutrofização. Pelo contrário, a heterogeneidade foi sempre mais elevada nas zonas eutrofizadas.

A exergia registou, na área não eutrofizada, valores anuais superiores aos das outras duas áreas. Adicionalmente, estes valores revelaram-se mais elevados na zona eutrofizada do que na área intermédia (Marques *et al.*, 1997, 1998). Este facto está relacionado com a intensidade do “bloom” de macroalgas verdes que, por seu turno, determinou valores totais de biomassa muito mais elevados na área eutrofizada. Ao analisar inicialmente o valor da exergia específica verificou-se que este se apresentou mais elevado na área eutrofizada, diminuindo à medida que se progredia para a área não eutrofizada. Curiosamente, o cenário inverte-se quando o valor deste índice é calculado baseando-se apenas na biomassa da macrofauna. A explicação para estes resultados é a seguinte: na zona não eutrofizada a biomassa de *Zostera noltii* é sempre dominante. Nas restantes duas áreas, a biomassa de produtores primários (*Enteromorpha* spp.) só é importante durante a formação do “bloom” algal, tornando-se praticamente vestigial durante o resto do ano. Assim sendo, após o “crash” das algas, a comunidade fica a ser composta essencialmente por consumidores. Tal significa que numa comparação directa entre as três zonas

não é correcta visto, em parte do ano, estarmos a comparar uma comunidade dominada por *Zostera noltii* com comunidade dominadas por consumidores e com muito pouca biomassa de produtores primários. Na realidade, tendo em conta apenas os consumidores, o valor é mais elevado na área dominada pela comunidade de *Zostera*, reflectindo deste modo as diferenças na “qualidade” da biomassa envolvida nos cálculos (Marques *et al.*, 1997).

Tal como anteriormente mencionado, a ascendência foi mais baixa na zona intermédia, assumindo um valor superior na zona eutrofizada e apresentando o valor mais elevado na zona não eutrofizada.

Em suma, verificou-se que a heterogeneidade e a exergia específica total seguiram o mesmo padrão, tendo aumentado ao longo do gradiente de eutrofização, no entanto a exergia específica tendo em conta apenas a biomassa animal e a riqueza específica diminuíram ao longo deste gradiente. Por sua vez, a exergia e a ascendência registaram um comportamento paralelo, evidenciando o valor mais elevado na área não eutrofizada e o mais reduzido na área intermédia.

6. Discussão

6.1. Aplicação da Ascendência como indicador ecológico de qualidade ambiental ao longo do gradiente de eutrofização

Para melhor compreender e quantificar os processos de eutrofização é vantajoso, em primeiro lugar, conhecer o contexto físico do sistema a estudar, incluindo os seus ciclos anuais de amplitude tidal. O estudo de longo termo que tem sido levado a cabo no estuário do Mondego indicou que anos de fraca precipitação tendem a estar associados a reduções nas taxas de “turnover” e aumentos na estabilidade da coluna de água, temperatura, salinidade e penetração luminosa. Estas alterações nas condições do sistema, potenciam, em princípio, o surgimento de “blooms” de macroalgas que têm, progressivamente, vindo a reduzir a extensão dos bancos de macrófitas ainda existentes (Marques *et al.*, 1997; Martins *et al.*, 2001). Como já foi referido, estes “blooms” de *Enteromorpha* spp. e *Ulva* spp. ocorrem, normalmente, desde o início da Primavera (Fevereiro/Março) até Julho, altura em que ocorre um declínio muito rápido e acentuado da biomassa algal. Enquanto que na zona não eutrofizada a produção primária ocorre ao longo de todo o ano, mesmo com as naturais oscilações sazonais da biomassa de *Zostera*, nas zonas intermédia e eutrofizada, o grosso da produção primária resume-se, essencialmente, ao período do “bloom macroalgal” (Marques *et al.* 1997). Nestas duas áreas, a produção tem um pico durante esse tempo específico, mas assume valores muito baixos durante o resto do ano. Este reduzido intervalo de tempo de intensa produção primária redundava, nestas áreas, num baixo valor da actividade total do sistema, dada por T , quando comparado com o da área não eutrofizada.

Por outro lado, comparando os valores da informação mútua média das três estruturas de fluxos, é possível observar apenas um ligeiro decréscimo do valor deste índice, sugerindo este facto, que apesar das diferenças nas suas estruturas tróficas, estas áreas não são, deste ponto de vista, tão distintas quanto parecem à primeira vista.

Sabendo que a ascendência quantifica simultaneamente o vigor (expresso por T) e a organização do ecossistema (dada por AMI), não é de estranhar que este índice assumia o valor superior na área não eutrofizada e

diminua nas áreas intermédia e eutrofizada. Contudo, é interessante verificar que esta constatação não está de acordo com a definição de eutrofização introduzida por Ulanowicz (1986). Segundo o autor, este fenómeno corresponderia a “qualquer aumento na ascendência do sistema causado por um aumento da energia total que o atravessa compensando o aumento deste termo a descida concomitante da informação mútua dessa rede de fluxos”. Curiosamente, o processo que ocorre ao longo do braço Sul do estuário do Mondego pode ser caracterizado como sendo uma perturbação da ascendência do sistema, sob a forma de uma descarga intermitente de nutrientes (abertura da comporta do rio Pranto) que, conjugada com uma combinação propícia de factores físicos (ex. salinidade, precipitação, temperatura, etc) origina, simultaneamente, uma diminuição da actividade do sistema (diminuição de T) e um declínio da informação mútua da estrutura de fluxos. Embora, durante o período do “bloom” algal, ocorra nas áreas afectadas um aumento significativo da actividade total do sistema, T e, conseqüentemente, um forte acréscimo da ascendência, o panorama anual do sistema sugere que as duas áreas eutrofizadas revelam ser incapazes de acomodar o pico na produção primária. Deste modo, o resultado final foi uma diminuição no valor anual de T e da ascendência, contrariamente aos resultados obtidos por Salomonsen (1992) e Ulanowicz (1997) ao simularem o aumento da entrada de nutrientes no sistema e, igualmente, em discrepância com Dalsgaard (1995, 1996) ao constatar o aumento da ascendência em quintas de arroz que empregam fertilizantes. É, no entanto, importante denotar que em nenhum dos estudos apontados foram tidas em conta as conseqüências de uma entrada prolongada de nutrientes para os sistemas.

No tocante aos resultados da análise trófica (Figuras 5 e 6), ressalta que a comunidade de *Zostera* possuiu um nível trófico a mais que a comunidade da área eutrofizada, implicando uma rede trófica mais complexa, com consumidores de topo adicionais. Paralelamente, a comunidade da zona não eutrofizada exhibe uma baixa eficiência de transferência no primeiro nível trófico. Este acontecimento evidencia o facto da maioria da produção de *Zostera noltii*, não poder ser ingerida directamente, graças ao seu alto teor de linhina e outros componentes dificilmente digeridos. Por este motivo, o material vegetal tem que sofrer primeiro decomposição e só então está disponível para entrar na rede alimentar (Lillebø, 2000).

Segundo Ulanowicz (1997), os ciclos merecem consideração especial como agentes capazes de influenciar fortemente a estrutura geral da rede. De

facto, no que diz respeito à análise de ciclos, a percentagem de matéria total participante em cada ciclo, indicada pelo índice de ciclicidade de Finn (FCI), cresce à medida que o grau de eutrofização aumenta. Face a esta questão, Odum (1969) sugeriu que os ecossistemas maduros reciclam uma percentagem mais elevada da sua energia e materiais constituintes do que as comunidades pioneiras ou perturbadas (Tabela I). Por este motivo, o progressivo aumento do índice de ciclicidade de Finn indicaria a maturação do ecossistema. No entanto, Ulanowicz (1984), ressalva que sistemas perturbados também exibem frequentemente altos níveis de reciclagem. Em 1991, Ulanowicz & Wulff admitiram a hipótese de que este aumento de ciclagem em sistemas abalados seria uma resposta homeostática que permitiria manter em circulação recursos que, antes da perturbação, estavam armazenados como biomassa em organismos superiores. Este último cenário é mais consistente com os resultados do presente estudo.

Um outro fenómeno a salientar é o facto de, na área não eutrofizada, o material circular numa rede de ciclos mais complexa, onde existem mais espécies chave envolvidas (Figura 7). Por seu turno, na área eutrofizada os compartimentos chave reduzem-se em número e uma quantidade superior de material circula num menor número de vias (Figura 8). Estas diferenças sugerem que, aquando de uma perturbação, a comunidade de *Zostera* está mais “apta” a lidar com uma debilidade inesperada numa das suas principais vias de ciclagem (Ulanowicz, 1986), podendo descentralizar o trajecto de material e energia sem sofrer danos graves.

Quando se comparam as propriedades das 3 áreas, torna-se evidente um interessante padrão: as medidas associadas à área intermédia, na realidade não se encontram a meio caminho entre os valores estimados nos extremos do gradiente de eutrofização. A área intermédia exibiu os valores mais baixos de ascendência, AMI, T e capacidade de desenvolvimento e apresentou os valores mais elevados de redundância, Φ/T e FCI. A explicação mais provável para este fenómeno prende-se com a natureza instável deste sistema intermédio, já discutida por Marques *et al.* (1997; 1998).

6.2. Análise comparativa do comportamento da Ascendência e dos outros indicadores experimentados

Com o intuito de esclarecer se diferentes indicadores ecológicos capturariam as alterações nas comunidades ao longo do gradiente de eutrofização, fornecendo informação equivalente sobre o ecossistema, procedeu-se à comparação dos valores anuais de riqueza específica, heterogeneidade, exergia, exergia específica e ascendência.

A comunidade de *Zostera*, correspondente à área não eutrofizada, apresentou o valor anual de riqueza específica mais elevado. É globalmente reconhecido que os ecossistemas formados por estas angiospérmicas marinhas possuem uma produtividade muito elevada, associada a uma fauna rica, apresentando estes bancos densidades de fauna significativamente mais elevadas do que zonas adjacentes com areia ou vasa sem vegetação (Marques *et al.*, 1997, Pardal, 1998). Constituem mesmo, mundialmente, um dos tipos de ecossistemas costeiros mais complexos e conspícuos (Thayer *et al.*, 1984), constituindo um habitat de reprodução, protecção e refúgio face aos predadores para diversos grupos de organismos (Phillips & Meñez, 1988).

Enquanto que a riqueza específica apresentou valores anuais mais elevados na área não eutrofizada, a heterogeneidade foi sempre mais elevada nas zonas eutrofizadas. Este facto torna-se mais evidente ao analisar a natureza do índice de Shannon-Wiener, utilizado no cálculo da heterogeneidade. Este índice integra duas componentes, o número de espécies e a sua abundância relativa. Sabendo que a zona não eutrofizada apresenta abundâncias elevadíssimas de *Hydrobia ulvae*, gastrópode detritívoro e consumidor de perifíton presente nas folhas das macrófitas (Morrissey, 1988; Philippart, 1995) e do bivalve filtrador (Loo, 1992; Prins & Smaal, 1989) *Cerastoderma edule*, explica-se o decréscimo da equitabilidade e, conseqüentemente, dos valores de heterogeneidade.

Igualmente, a exergia específica apresentou o seu valor anual mais elevado na área eutrofizada, diminuindo à medida que se progredia para a área não eutrofizada. Segundo Marques *et al.* (1997), esta situação esteve intimamente ligada com a ocorrência de um “crash” algal nas áreas eutrofizadas, que resultou, não só numa drástica redução da biomassa total, como também na mudança de um sistema baseado na produção primária para um sistema baseado na detritivoria. O resultado é natural, uma vez que a exergia específica

é obtida pela razão entre a exergia e a biomassa total (Jørgensen & Nielsen, 1998; Marques *et al.*, 1997). De facto, quer na área intermédia quer na área eutrofizada, depois de Julho (depois do “crash” algal) (Figura 3) a biomassa total era, basicamente, constituída por animais, essencialmente filtradores e detritívoros (anelídeos e crustáceos), sendo claro que o aumento abrupto da exergia específica nestas áreas não reflectiu qualquer acréscimo de complexidade estrutural das comunidades mas sim uma diferença na “qualidade” da biomassa envolvida nos cálculos. Na realidade, analisando o comportamento deste índice tendo apenas em conta a biomassa de consumidores nas três áreas, verifica-se que o valor se apresentou mais elevado na comunidade de *Zostera*, diminuindo ao longo do gradiente de eutrofização. Este resultado está de acordo com a hipótese levantada por Marques *et al.* (1997), isto é, baseando-se apenas na biomassa de macrofauna, antes da ocorrência do crash algal, a exergia específica diminui ao longo do gradiente. Deste modo, verifica-se que a exergia específica pode variar muito drasticamente em função de dinâmicas anuais (por exemplo em comunidades dominadas por espécies com estratégias tipo r), providenciando uma imagem temporal e espacial que pode não estar relacionada com a integridade do sistema e a sua evolução a longo termo (Marques *et al.*, 1997).

Por sua vez, a exergia e a ascendência registaram um comportamento paralelo, evidenciando o valor mais elevado na área não eutrofizada e o mais reduzido na área intermédia. O facto de ambos os índices terem apresentado um valor superior na área eutrofizada quando comparada com a área intermédia está relacionado com a intensidade do “bloom” de *Enteromorpha* spp., tendo este determinado valores mais elevados de biomassa total nesta área (Marques *et al.* 1997).

É interessante verificar que, à semelhança do presente estudo, Christensen (1994) assinalou uma boa correlação entre a ascendência e a exergia em 42 modelos (em equilíbrio) de diferentes tipos de ecossistema. Por seu turno, Jørgensen (1994) mostrou que esta correlação era melhorada (obteve um coeficiente de correlação de 0,97) se apenas fossem considerados ecossistemas do mesmo tipo (15 lagos diferentes). A exergia é calculada tendo por base a biomassa e a informação armazenada na biomassa, enquanto que a ascendência é determinada recorrendo à actividade total do sistema, T , e à estrutura dos fluxos na rede. Segundo Jørgensen (1997), uma maior quantidade de biomassa (e informação) gera mais fluxos. Paralelamente, quanto maior a

quantidade de biomassa que o sistema tem que manter, maior tem que ser a sua actividade, T . Desta forma, são explicadas as elevadas correlações encontradas entre os dois índices.

Em função do exposto, importa realçar a natureza inovadora deste estudo. Tanto quanto foi possível averiguar, para ecossistemas aquáticos este trabalho é um dos poucos que recorrendo a uma vasta série de dados empíricos corrobora a alta correlação encontrada entre exergia e ascendência obtida, até à data, utilizando unicamente modelos.

6.3. Aplicação da Ascendência: potencialidades e constrangimentos

Apesar de todos os esforços desenvolvidos até ao momento, a investigação ao nível dos ecossistemas continua a ser uma das disciplinas menos desenvolvidas da ciência moderna. A análise destes sistemas tem que abarcar, de uma forma coordenada, inúmeras disciplinas, de forma a poder responder a questões relativas ao funcionamento de sistemas multidimensionais (Livingston *et al.*, 2000). Esta investigação pressupõe a integração de diversos estudos levados a cabo numa área representativa e ao longo de um intervalo de tempo suficientemente longo para se poder ter em conta a variabilidade sazonal e interanual de factores físico-químicos e biológicos básicos.

Como anteriormente discutido, só uma visão verdadeiramente pluralista pode ser a base de uma autêntica teoria de ecossistemas onde, simultaneamente, diversos pontos de vista são necessários para dar cobertura a todos os aspectos e propriedades destes sistemas vivos que continuam a ser um enigma para a humanidade. É neste contexto que se insere a teoria da ascendência de Robert Ulanowicz, como tentativa de descrever as propriedades que emergem do ecossistema como um todo. Ao derivar de uma fórmula matemática concreta, a ascendência clama ser mais do que um conceito vago, podendo ser aplicada a qualquer ecossistema cujas conexões possam ser identificadas e quantificadas. Uma vez sabidos que componentes do sistema se afectam entre si e “por quanto” pode medir-se a ascendência (Ulanowicz, 1986).

Um índice global de sistema, que captura quando um sistema muda como resposta a uma perturbação particular, tem potencialidades para ser um instrumento valioso em vários projectos ecológicos. Infelizmente, ainda é raro

obter os dados suficientes para descrever todas as interações tróficas que ocorrem nos ecossistemas. É, precisamente, neste ponto que reside a fragilidade da aplicação desta abordagem em projectos de gestão ambiental. Habitualmente, em estudos de impacto e gestão ambiental, o factor tempo é de extrema importância, dada a necessidade de tomar decisões acertadas num curto intervalo de tempo, sob pena de estas não serem tidas em conta pelos decisores políticos.

Passado o processo laborioso de reunião de todos os dados necessários, é uma questão de rotina estimar a ascendência e capacidade do sistema, assim como os componentes do “overhead”, que em conjunto indicam um perfil instantâneo do estado de desenvolvimento do sistema.

Uma vez ultrapassada esta fase, a ascendência e índices complementares têm dado um contributo importante e inovador na caracterização e quantificação do estado de desenvolvimento “momentâneo” de vários sistemas e na identificação e quantificação dos efeitos de perturbações nos ecossistemas. Paralelamente, tem fornecido algumas pistas na identificação dos elementos limitantes e suas fontes no ecossistema. Por outro lado, tem fornecido indicações sobre o modo de aferir o “estado de saúde” e integridade de um ecossistema, bem como facilitar sugestões relativas à atribuição de “valor” aos recursos naturais.

Em suma, analisando globalmente todo o trabalho desenvolvido em torno da teoria da ascendência, ressalta a necessidade de testar, num número cada vez mais alargado de ecossistemas reais, os seus princípios e os corolários extraídos a partir dela. Foi com este intuito que se aplicou a teoria da ascendência e a análise de rede a um gradiente de eutrofização ao longo do braço Sul do estuário do Mondego. O resultado obtido contribuiu para uma compreensão mais detalhada do processo de eutrofização, tendo motivado uma revisão da formulação de eutrofização dada por Ulanowicz (1986) (Ulanowicz, comunicação pessoal; Patrício *et al.*, em prep.)

7. Referências bibliográficas

- Abrantes, A., Pinto, F. & Moreira, M. H. (1999). Ecology of the polychaete *Nereis diversicolor* in the Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal): population dynamics, production and oogenic cycle. *Acta Oecologica*, **20** (4): 267-283.
- Agnew, D. J. & Moore, P. G. (1986). The feeding ecology of two littoral amphipods (Crustacea) *Echinogammarus pirloti* (Sexton & Spooner) and *E. obtusatus* (Dahl). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **103**: 203-215.
- Allen, P. M. (1971). Relation between production and biomass. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, **28**: 1573-1581.
- Allen, P. M. (1988). Evolution: Why the whole is greater than the sum of the parts. In W. Wolff, C.-J. Soeder & F. R. Drepper (eds.). *Ecodynamics: Contributions to Theoretical Ecology, Part 1: Evolution. Proceedings of an international workshop, 19- 20 October 1987, Jülich, Germany.* Springer-Verlag, Berlin, 2-30 p.
- Almunia, J., Basterretxea, G., Aristegui, J. & Ulanowicz, R. E. (1999). Benthic-pelagic switching in a coastal subtropical lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **49**: 363-384.
- Alonso, G, Tablado, A. & Lopez Gappa, J. e Magaldi, N. (1995). Seasonal changes in an intertidal population of the amphipod *Ampithoe valida* Smith, 1873. *Oebalia*, **XXI**: 77-91.
- Anderson, T. R. & Williams, P. J. le B. (1998). Modelling the seasonal cycle of dissolved organic carbon at station E1 in the English Channel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **46**: 93-109.

- Aníbal, J. M. C. (1998). Impacte da macroepifauna sobre as macroalgas Ulvales (Chlorophyta) na ria Formosa. Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 73 p.
- Ansell, A. D., Comely, C. A. & Robb, L. (1999). Distribution, movements and diets of macrocrustaceans on a Scottish sandy beach with particular reference to predation on juvenile fishes. *Marine Ecology Progress Series*, **176**: 115-130.
- Azeiteiro, U. M. M. (1999). Ecologia pelágica do braço Sul do estuário do rio Mondego. Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 215 p.
- Baird, D. & Milne, H. (1981). Energy flow in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **13**: 455-472.
- Baird, D. & Ulanowicz, R.E. (1989). The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecological Monographs*, **59**: 329-364.
- Baird, D. & Ulanowicz, R.E. (1993). Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, **99**: 221-237.
- Baird, D., MacGlade, J. M & Ulanowicz, R.E. (1991). The comparative ecology of six marine ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **333**: 15-29.
- Baird, D. & Ulanowicz, R.E. & Boynton, W. R. (1995). Seasonal nitrogen dynamics in Chesapeake Bay: a network approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **41**: 137-162.
- Baird, D. & Heymans, J. J. (1996). Assessment of ecosystem changes in response to freshwater inflow of the Kromme river estuary, St. Francis Bay, South Africa: a network analysis approach. *Water*, **22** (4): 307-318.

- Beukema, J. J. (1987). Influence of the predatory polychaete *Nephtys hombergii* on the abundance of other polychaetes. *Marine Ecology Progress Series*, **40**: 95-101.
- Boltzmann, L. (1872). weitere studien über das wärmegleichgewicht unter gasmolekülen. *Wiener Berichte*, **6**: 275-370.
- Bundy, A., Lilly, G. R. & Shelton, P. A. (2000). A mass balance model of the Newfoundland-Labrador Shelf. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, **2310**: xiv+157 p.
- Cabral, J. A. F. A. S. (1995). Impacto da eutrofização da distribuição e eficiência alimentar das aves limícolas no estuário do Mondego (Portugal). Estudo preliminar. Tese de Mestrado em Ecologia. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 92 p.
- Cabral, J. A., Pardal, M. A., Lopes, R. J., Múrias, T. & Marques, J. C. (1999). The impact of macroalgal blooms on the use of the intertidal area and feeding behaviour of waders (Charadrii) in the Mondego estuary (west Portugal). *Acta Oecologica*, **20** (4): 417-427.
- Cardoso, P. G. M. (2001). Impacto da eutrofização na dinâmica populacional e produção de *Hydrobia ulvae* no estuário do Mondego. Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 138 p.
- Cardoso, P. G., Lillebø, A. I., Pardal, M. A., Ferreira, S. & Marques, J. C. (2002). The effect of different primary producers on *Hydrobia ulvae* population dynamics. A case study in a temperate intertidal estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **277** (2): 173-195.
- Casabianca, M. L. (1975). Méthode de calcul de la production par estimation de la mortalité. Application à une population à structure complexe du crustacé *Corophium insidiosum* Crawford (Lagune de Biguglia, Corse).- *Comptes Rendus Hebdomadaire des Seances de l'Academie des Sciences. Paris*, **280**: 1139-1142.

-
- Christensen, V. (1994). On the behaviour of some proposed goal functions for ecosystem development. *Ecological Modelling*, **75/76**: 37-50.
- Christensen, V. (1995). A multispecies virtual population analysis incorporating information of size and age. ICES C.M. 1995/D:8.
- Christensen, V. & Pauly, D. (1992). A guide to the Ecopath II program (version 2.1.). ICLARM Software 6-72 p.
- Christensen, V. & Pauly, D. (eds.). (1993). Trophic models of aquatic ecosystems. *ICLARM Conference Proceedings* No. **26**. 390 p.
- Christensen, V., Walters, C. J. & Pauly, D. (2000). Ecopath with Ecosim: a User's Guide, October 2000 Edition. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia, 130p.
- Christian, R. R., Fores, E., Comin, F., Viaroli, P., Naldi, M. & Ferrari, I. (1996). Nitrogen cycling networks of coastal ecosystems : Influence of trophic status and primary producers form. *Ecological Modelling*, **87**: 111-129.
- Commito, J. A. & Ambrose, W. G. A. (1985). Multiple trophic levels in soft-bottom communities. *Marine Ecology Progress Series*, **26**: 289-293.
- Constanza, R. (1992). Toward an operational definition of ecosystem health. In R. Constanza, B. G. Norton & B. D. Haskell (eds.). Ecosystem health: new goals for environmental management. Island Press, Washington, D.C, 269 p.
- Convay, O. V. P, Coombs, S. H., Fernández de Puelles, M. L. & Tranter, P. R. G. (1994). Feeding of larval sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum), off the north coast Spain. *Boletim del Instituto Espanol de Oceanografia*, **10** (2) : 165-175.
- Correia, M. J., Costa, M. J. & Gordo, L. S. (1997). Trophic groups of fish in the Óbidos lagoon (Portugal). *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, **23**: 153-160.

-
- Costa, M.J. (1982). Contribution à l'étude de l'écologie des poissons de l'estuaire du Tage (Portugal). Thèse P. Grade docteur ès-sciences. Université Paris VII, 256 p.
- Cramp, S. & Simmons, K. (1983). The Birds of the Western Palearctic, vol III, Waders to gulls. Oxford University Press, London.
- Cunha, M. R., Moreira, M. H. & Sorbe, J. C. (2000). The amphipod *Corophium multisetosum* (Corophiidae) in Ria de Aveiro (NW Portugal). II. Abundance, biomass and production. *Marine Biology*, **137**: 651-660.
- Cunha, P. P. & Dinis, J. (2002). Sedimentary dynamics of the Mondego estuary. In M. A. Pardal, J. C. Marques & M. A. Graça (eds). Aquatic Ecology of the Mondego River Basin. Global Importance of Local Experience. Imprensa da Universidade de Coimbra, Capítulo 1: 43-62.
- Dalsgaard, J. P. T., Lightfoot, C. & Christensen, V. (1995). Towards quantification of ecological sustainability in farming systems analysis. *Ecological Engineering*, **4**: 181-189.
- Dalsgaard, J. P. T. (1996). An ecological modelling approach towards the determination of sustainability in farming systems. Ph.D. thesis, Royal Agricultural and Veterinary University (KVL), Copenhagen, Denmark.
- Dauer, D. M., Maybury, C. A. & Ewing, R.M. (1981). Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **54**: 21-38.
- D'Elia, C. F. (1988). Nitrogen versus phosphorous. In S. E. McCoy (ed.) Chesapeake Bay: Issues, Resources, Status and Management. NOAA Estuary-of the Month Seminar, No 5. U.S. Department of Commerce. Washington, DC, 69-87 p.
- Desprez, M., Rybarczyk, H., Wilson, J. G., Ducrottoy, J. P., Sueur, F., Olivesi, R. & Elkaim, B. (1992). Biological impact of eutrophication in the bay of Somme and the induction and impact of anoxia. *Netherlands Journal of Sea Research*, **30**: 149-159.

-
- Dijk, G. M., Liere, L., Admiraal, W., Bannink, B. A. & Cappon, J. J. (1994). Present state of the water quality of European rivers and implications for management. *Science of the Total Environment*, **145**: 187-195.
- Downing, J. A. (1991). Comparing apples with oranges: methods of interecosystem comparison. *In*: J. Cole, G. Lovett & S. Findlay (eds.). Comparative analyses of ecosystems: patterns, mechanisms and theories. Springer-Verlag, New York, 24-45p.
- Duarte, D. R. D & Pena dos Reis, R. P. B. (1991). Transporte e distribuição anual de sedimentos infratidais no estuário do Mondego. *In* Resumos do 3º Congresso Nacional de Geologia, Coimbra.
- Duarte, D. R. D & Pena dos Reis, R. P. B. (1993). Contribuição para a caracterização hidrodinâmica do estuário do rio Mondego. *In* Resumos da 3ª Reunião do Quaternário Ibérico, Coimbra.
- Duarte, P. & Ferreira, J. G. (1997). A model for the simulation of macroalgal population dynamics and productivity. *Ecological Modelling*, **98**: 199-214.
- Edmondson, W. T. (1970). Phosphorous, nitrogen and algae in Lake Washington after diversion of sewage. *Science*, **169**: 690-691.
- Everett, R. A. (1994). Macroalgae in marine soft sediments communities: effects on benthic faunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **175**: 253-274.
- Fenchel, T., Kofoed, L. H. & Lappalainen, A. (1975). Particle size-selection of two deposit feeders: the amphipod *Corophium volutator* and the prosobranch *Hydrobia ulvae*. *Marine Biology*, **30**: 119-128.
- Ferreira, S.M.F. (2001). Impacto da eutrofização em *Cyathura carinata* (Isopoda), no estuário do Mondego. Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 117 p.

-
- Finn, J. T. (1976). Measures of ecosystem structure and function derived from analyses of flows. *Journal of Theoretical Biology*, **41**: 535-546.
- Fleming, D. M., DeAngelis, D. L., Gross, L. J., Ulanowicz, R. E., Wolff, W. F., Loftus, W. F. & Huston, M. A. (1995). ATLSS: Across-Trophic Level System Simulation for the Freshwater Wetlands of the Everglades and Big Cypress Swamp. National Biological Service, South Florida/Caribbean Field Laboratory, Homestead, FL, 76 p.
- Flindt, M. R., Kamp-Nielsen, L., Marques, J. C., Pardal, M. A., Bocci, M., Bendoricchio, G., Nielsen, S. N. & Jørgensen, S. E. (1997). Description and comparison of the three shallow estuaries: Mondego river (Portugal), Roskiold Fjord (Denmark) and the lagoon of Venice (Italy). *Ecological Modelling*, **102**: 17-31.
- Gaedke, U. (1995). A comparison of whole-community and ecosystem approaches (biomass size distributions, food web analysis, network analysis, simulation models) to study the structure, function and regulation of pelagic food webs. *Journal of Plankton Research*, **6**: 1273-1305.
- Gerdol, V. & Hughes, R. G. (1994). Feeding behaviour and diet of *Corophium volutator* in an estuary in southeastern England. *Marine Ecology Progress Series*, **14**: 103-108.
- Gerking, S. D. (1994). Feeding Ecology of Fish. Academic Press, California, 92-94 p.
- Giere, O. (1975). Population structure, food relations and ecological role of marine Oligochaetes, with special reference to meiobenthic species. *Marine Biology*, **31**: 139-156.
- Gonçalves, F. J. M. (1991). Zooplâncton e ecologia larvar de crustáceos decápodes no estuário do rio Mondego. Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 329p.

- Gonçalves, F. J. M. & Ribeiro, R. G. L. G. (1987). Inventariação e repartição dos poliquetas no estuário do Mondego. Dinâmica populacional e ciclo de vida de *Nereis (Hediste) diversicolor* O. F. Müller, 1776. Relatório de estágio científico. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 144p.
- Gonçalves, J. J. R. (1990). Fluxos de energia na cadeia trófica do estuário do Tejo: estudo da ecofase estuarina do elo *Solea solea* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Soleidae). Relatório de estágio de Licenciatura em Recursos Faunísticos e Ambiente. Faculdade de Ciências de Lisboa.
- Greze, I.I. (1968). Feeding habits and food requirements of some amphipods in the Black Sea. *Marine Biology*, **1**: 316-321.
- Halfon, E., Schito, N. & Ulanowicz, R. E. (1996). Energy flow through the Lake Ontario food web: conceptual model and attempt at mass balance. *Ecological Modelling*, **86**: 1-36.
- Hannon, B., Constanza, R. & Ulanowicz, R. E. (1991). A general accounting framework for ecological systems: A functional taxonomy for connectivist ecology. *Theoretical Population Biology* **40**: 78-104.
- Hardy, F. G., Evans, S. M. & Tremayne, M. A. (1993). Long-term changes in the marine macroalgae of three polluted estuaries in north-east England. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **172**: 81-92.
- Heal, O. W. & Grime, J. P. (1991). Comparative analyses of ecosystems: past lessons and future directions. In J. Cole, G. Lovett & S. Findlay (eds.). *Comparative analyses of ecosystems: patterns, mechanisms and theories*. Springer-Verlag, New York, p. 7-23.
- Heymans, J. J. & Baird, D. (1995). Energy flow in the Kromme estuarine ecosystem, St. Francis Bay, South Africa. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **41**: 39-59.

-
- Heymans, J. J. & Baird, D. (2000). A carbon flow model and network analysis of the northern Benguela upwelling system, Namibia. *Ecological Modelling*, **126**: 9-32.
- Hickel, W., Mangelsdorf, P. & Berg, J. (1993). The human impact in the German Bight: eutrophication during three decades (1962-1991). *Helgol Wiss Meeresunters*, **47**: 243-263.
- Hirata, H. & Ulanowicz, R. E. (1984). Information theoretical analyses of ecological networks. *International Journal of Systems Science*, **15** (3): 261-270.
- Hodgkin, E. P. & Hamilton, B. H. (1993). Fertilizers and eutrophication in southwestern Australia: setting the scene. *Fertilizer Research*, **36**: 95-103.
- Hoffmann, D. S. (2000). A trajetória metafísica da teoria da ascendência. *Episteme*, **11**: 69-99.
- Hootsmans, M. J. M. & Vermaat, J. E. (1985). The effect of periphyton-grazing by three epifaunal species on the growth of *Zostera marina* L. under experimental conditions. *Aquatic Botany*, **22**: 83-88.
- Hostens, K. E Hamerlynck, O. (1994). The mobile epifauna of the soft bottoms in the subtidal Oosterscheld Estuary: structure, function and impact of the storm-surge barrier. *Hydrobiologia*, **282/283**: 479-496.
- Hughes, R. N. (1969). A study of feeding in *Scrobicularia plana*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **49**: 805-23.
- Jensen, K.T. & Siegismund, H. R. (1980). The importance of diatoms and bacteria in the diet of *Hydrobia* species. *Ophelia*. Suppl **1**: 193-199.
- Jones, R. (1984). Some observations on energy transfer through the North Sea and Georges Banks food webs. *Rapports et process-verbaux des reunions*, **183** : 204-217.

-
- Jorge, I. (1991). Contribuição para o conhecimento da ictiofauna do estuário do Mondego. Relatórios técnicos e científicos I. N. I. P., N°44.
- Jorge, I., Monteiro, C.C & Lasserre, G. (2002). Fish community of Mondego estuary: space-temporal organisation. *In* M. A. Pardal, J. C. Marques & M. A. Graça (eds). Aquatic Ecology of the Mondego River Basin. Global Importance of Local Experience. Imprensa da Universidade de Coimbra, Capítulo 2: 199- 219.
- Jørgensen, S.E. (1982). A holistic approach to ecological modelling by application of thermodynamics. *In* W. Mitsch *et al.* (eds.). Systems and Energy. Ann Arbor.
- Jørgensen, S.E. (1988). Fundamentals of Ecological Modelling. Elsevier, Amsterdam, 628 p.
- Jørgensen, S.E. (1990). Ecosystem theory, ecological buffer capacity, uncertainty and complexity. *Ecological Modelling*, 52: 125-133.
- Jørgensen, S.E. (1994). Review and comparison of goal functions in system ecology. *Vie Milieu*, 44: 11-20.
- Jørgensen, S.E. (1996). The application of ecosystem theory in limnology. *Verhandlungen der internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 26: 181-192.
- Jørgensen, S.E. (1997). Integration of Ecosystem Theories: A Pattern. 2nd Edition. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 388 p.
- Jørgensen, S.E., Nielsen, S. N. & Jørgensen, L. A. (1991). Handbook of Ecological Parameters and Ecotoxicology. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands, 1263 p.
- Jørgensen, S.E. & Nielsen, S. N. (1998). Thermodynamic Orientors: A Review of Goal Functions and Ecosystem Indicators. *In* F. Müller & M. Leupelt (eds.). Ecotargets, Goal Functions, and Orientors. Springer-Verlag, Berlin, Germany, 123-135 p.

- Kara, M. H. & Derbal, F. (1996). Régime alimentaire du loup *Dicentrarchus labrax* (poisson moronidé) du Golfe D'Annaba, Algérie. *Annales de l'Institute Océanographique, Paris*, **72** (2): 185-194.
- Kay, J.J., Graham, L.A. and Ulanowicz, R.E. (1989). A detailed guide to network analysis. In F. Wulff, J. G. Field, K. H. Mann (eds.). *Network Analysis in Marine Ecosystems: Methods and Applications*. Springer- Verlag, Heidelberg, 15-61 p.
- Kay, J. J. & Schneider, E. D. (1992). Thermodynamics and measures of ecological integrity. In Proc. "Ecological Indicators", Elsevier, Amsterdam, 159-182 p.
- Kelley, D. F. (1987). Food of bass in U.K. waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **67**: 275-286.
- Konan, A., Cardinal, A. & Lamontagne, I. (1992). Rythmes à court et à moyen termes associés ao broutage de la microflore marine épilithique par *Littorina saxatilis*. *Oceanologica Acta*, **15** (4) : 397-403.
- Lambeck, R.H.D. & Valentijn, P. (1987). Distribution, dynamics and productivity of a colonizing (*Polydora quadrilobata*) and na established (*P.ligni*) polydorida polychaete in Lake Grevelingen: na enclosed estuary in the SW Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research*, **21** (2): 143-158.
- Lavery, P. S., Lukatelich, R. J. & McComb, A. J. (1991). Changes in the biomass and species composition of macroalgae in a eutrophic estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **33**: 1-22.
- Lee, S. Y. & Seed, R. (1992). Ecological implications of cheliped size in crabs: some data from *Carcinus maenas* and *Liocarcinus holsatus*. *Marine Ecology Progress Series*, **84**: 151-160.
- Lemons, J. & Westra. (1995). *Perspectives on Ecological Integrity*. Kluwer, Boston, 279 pp.

-
- Liebig, J. J. (1840). *Chemistry in its application to agriculture and physiology*. Taylor and Walton. London.
- Light, W. J. (1978). *Spionidae (polychaeta, Annelida)*. Boxwood Press, Pacific Grove, California, 211 p.
- Likens, G. E. (1983). A priority for ecological research. *Bull. Ecol. Soc. Am.*, **64**: 234-243.
- Lillebø, A. I. B. (1996). Estrutura populacional, dinâmica e produção de *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Mollusca: Prosobranchia) ao longo de um gradiente de eutrofização no estuário do Mondego (Portugal). Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 111p.
- Lillebø, A. I. B. (2000). The effect of salt marshes plants on the nutrient dynamics in the Mondego estuary (Portugal). Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 159p.
- Lillebø, A. I., Pardal, M. A. & Marques, J. C. (1999). Population structure, dynamics and production of *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Mollusca: Prosobranchia) along an eutrophication gradient in the Mondego estuary (Portugal). *Acta Oecologica*, **20** (4): 289-304.
- Lima, M. I. P. & Lima, J. L. M. P. (2002). Precipitation and hydrology of the Mondego catchment: a scale-invariant study. *In* M. A. Pardal, J. C. Marques & M. A. Graça (eds.). *Aquatic Ecology of the Mondego River Basin. Global Importance of Local Experience*. Imprensa da Universidade de Coimbra, Capítulo 1: 13- 28.
- Livingston, R.J., F.G. Lewis III, G.C. Woodsum, X. Niu, B. Galperin, W. Huang, J.D. Christensen, M. E. Monaco, T.A. Battista, C. J. Klein, R.L. Howell IV, and G.L. Ray. (2000). Use of coupled physical and biological models: response of oyster population dynamics to freshwater input. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **50**: 655-672.
- Loo, L-O. (1992). Filtration, assimilation, respiration and growth of *Mytilus edulis* L. at low temperatures. *Ophelia*, **35** (2): 123-131.

- Lopes, R. J. (1999). Impacto das aves limícolas sobre os macroinvertebrados nas áreas intertidais do estuário do Mondego (Portugal). Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 98 p.
- Lopes, R., Cabral, J. A., Múrias, T. & Marques, J. C. (1998). Contribuição para o conhecimento da dieta do Pilrito-comum *Calidris alpina* e da Tarambola-cinzenta *Pluvialis squatarola* no estuário do Mondego. *Airo*, **9** (1/2): 27-32.
- López-Figueroa, F. & Niell, F. X. (1987). Feeding behaviour of *Hydrobia ulvae* (Pennant) in microcosm. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **114**: 153-167.
- Lourenço, L. (1986). Aproveitamento hidráulico do vale do Mondego. *In* Problemas do vale do Mondego, 4º Colóquio Ibérico de Geografia, p. 45-59.
- Mageau, M. T., Constanza, R. & Ulanowicz, R. E. (1995). The development and initial testing of a quantitative assessment of ecosystem health. *Ecosystem Health*, **1** (4): 201-213.
- Mangum, C. P., Santos, S. L. & Rhodes, W. R. (1968). Distribution and feeding in the onuphid polychaete *Diopatra cuprea* (Bosc). *Marine Biology*, **2**: 33-40.
- Mann, K. H., Field, J. G & Wulff, F. (1989). Network analysis in marine ecology: an assessment. *In* F. Wulff, K. H. Mann & J. G. Field (eds.) Network analysis in marine ecology: methods and applications. Coastal and estuarine studies 32. Springer-Verlag, Heidelberg, p 259-282.
- Marques, J. C. (1989). Amphipoda (Crustacea) bentónicos da costa portuguesa: estudo taxonómico, ecológico e biogeográfico. Tese de Doutoramento em Ecologia Animal. Universidade de Coimbra, 394p.
- Marques, J.C., André, J., Girão, R., Gonçalves, F., Guilhermino, L. & Mortágua, A. (1984). Estudo bionómico dos povoamentos bentónicos do estuário

- do Mondego (Portugal). Resultados preliminares. *Actas do 4º Simpósio Ibérico de estudos de bentos Marinhos*, Lisboa, 21-25 Maio. Vol I: 147-157.
- Marques, J. C. & Guilhermino, L. (1988a). Moluscos do estuário do Mondego (zona intertidal). Inventariação faunística e análise da repartição ecológica das espécies. *Actas do Colóquio Luso-Espanhol sobre Ecologia das Bacias Hidrográficas e Recursos Zoológicos*, Porto, Portugal: 245-252.
- Marques, J. C. & Guilhermino, L. (1988b). Crustáceos Peracarídeos do estuário do Mondego (zona intertidal). Inventariação faunística e análise da repartição ecológica das espécies. *Actas do Colóquio Luso-Espanhol sobre Ecologia das Bacias Hidrográficas e Recursos Zoológicos*, Porto, Portugal: 253-260.
- Marques, J. C. & Nogueira, A. (1991). Life cycle, population dynamics, and production of *Echinogammarus marinus* (Leach) (Amphipoda) in the Mondego estuary (Portugal). *Oceanologica Acta*, **11**: 213-223.
- Marques, J. C., Maranhão, P., Pardal, M. A. (1993a). Human impact assessment on the subtidal macrobenthic community structure in the Mondego estuary (western Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **37**: 403-419.
- Marques, J. C., Rodrigues, L. B. & Nogueira, A. J. (1993b). Intertidal macrobenthic communities in the Mondego estuary (western Portugal). *Vie Milieu*, **43** (2/3): 177-187.
- Marques, J. C., Martins, I., Teles-Ferreira, C. & Cruz, S. (1994a). Population dynamics, life history and production of *Cyathura carinata* (Krøyer) (Isopoda: Anthuridae) in the Mondego estuary, Portugal. *Journal of Crustacean Biology*, **14** (2): 258-272.
- Marques, J. C., Maranhão, P., Pardal, M. A. (1994b). Influence of dredging and water circulation on the subtidal macrobenthic community structure in the Mondego estuary (Western Portugal). In F. Seabra-Santos & A.

-
- Temperville (eds.). Coastal and Estuarine Processes. A. *Proceedings of the Seminaire Portugais de Modélisation en Hydraulique Maritime*, Coimbra, Portugal: 49-58.
- Marques, J. C., Pardal, M. A., Nielsen, S. N. & Jørgensen, S. E. (1997). Analysis of the properties of exergy and biodiversity along an estuarine gradient of eutrophication. *Ecological Modelling*, **102**: 155-167.
- Marques, J. C., Pardal, M. A., Nielsen, S. N. & Jørgensen, S. E. (1998). Thermodynamic Orientors : Exergy as a holistic ecosystem indicator : A case study. In F. Müller & M. Leupelt (eds.). Ecotargets, goal functions, and orientors. Theoretical concepts and interdisciplinary fundamentals for an integrated, system based environmental management, Chapter 2.5: 87-101, *Springer- Verlag*, Berlin.
- Marques, J. C., Graça, M. A., Pardal, M. A. (2002). Introducing the Mondego river basin. In M. A. Pardal, J. C. Marques & M. A. Graça (eds.). Aquatic Ecology of the Mondego River Basin. Global Importance of Local Experience. Imprensa da Universidade de Coimbra, Capítulo 1: 7- 12.
- Martins, I. I. C. (1995). Modelling the effects of green macroalgal blooms on the population dynamics of *Cyathura carinata* (Crustacea: Isopoda) in the Mondego estuary (Portugal). Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 131p.
- Martins, I. I. C. (2000). Green macroalgae and seagrasses in a shallow eutrophic estuary, the Mondego estuary: dynamics, controlling factors and possible evolutionary scenarios. Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 140 p.
- Martins, I., Oliveira, J. M., Flindt, M. R & Marques, J. C. (1999). The effect of salinity on the growth rate of the macroalgae *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) in the Mondego estuary (west Portugal). *Acta Oecologica*, **20** (4): 259-265.
- Martins, I. I., Pardal M. A., Lillebø, A. I., Flindt, M. R. & Marques, J. C. (2001). Hydrodynamics as a major factor controlling the occurrence of green

- macroalgal blooms in a Eutrophic estuary. A case study on the influence of precipitation and river management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **52**: 165-177.
- Maurer, D. & Leathem, W. (1981). Polychaete feeding guilds from Georges Bank, USA. *Marine Biology*, **62**: 161-171.
- McDermott, J. J. (1976). Observations on the food and feeding behaviour of estuarine nemertean worms belonging to the order Hoplonemertea. *Biological Bulletin*, **150**: 57-68.
- McDermott, J. J. & Roe, P. (1985). Food, feeding behaviour and feeding ecology of nemerteans. *American Zoologist*, **25**: 113-125.
- Menesguen, A. (1992). Les problèmes d'eutrophisation littorale et leur modélisation. *Hydroécologie Appliquée*, **4** (2): 55-77.
- Mills, E. I. & Fournier, R. O. (1979). Fish production and the marine ecosystem of the Scotian Shelf, Eastern Canada. *Marine Biology*, **54**: 101-108.
- Möller, P., Pihl, L. & Rosenberg, R. (1985). Benthic faunal energy flow and biological interaction in some shallow marine soft bottom habitats. *Marine Ecology Progress Series*, **27**: 109-121.
- Monaco, M. E. & Ulanowicz, R. E. (1997). Comparative ecosystem trophic structure of three U.S. mid-Atlantic estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, **161**: 239-254.
- Moreira, F. M. R. F. (1995). A utilização das zonas entre-marés do estuário do Tejo por aves aquáticas e suas implicações para os fluxos de energia na teia trófica estuarina. Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências. Universidade de Lisboa.
- Morrisey, D. J. (1988). Differences in effects of grazing by deposit-feeders *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Gastropoda: Prosobanchia) and *Corophium arenarium* Crawford (Amphipoda) on sediment microalgal populations. I.

- Qualitative differences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **118**: 33-42.
- Morte, M. S., Redon, M. J. & Sanz-Brau, A. (1997). Trophic relationships between two gurnards *Trigla lucerna* and *Aspitrigla obscura* from the western Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **77**: 527-537.
- Múrias, T. F.A. (1998). Effect of habitat loss on waders (Aves, Charadrii) in the Mondego estuary (Portugal). Tese de Doutoramento, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 228 p.
- Múrias, T. F., Cabral, J. A., Marques, J. C. & Goss-Custard, J. D. (1996). Short-term effects of intertidal macroalgae blooms on the macrohabitat selection and feeding behaviour of Waders in the Mondego estuary (West Portugal). *Estuarine Coastal Shelf Science*, **43**: 677-688.
- Múrias, T. F., Cabral, J. A., Lopes, R. & Marques, J. C. (1997). Low-water use of the Mondego estuary (West Portugal) by waders (Charadrii). *Ardeola*, **44** (1): 79-91.
- Nicotri, M. E. (1980). Factors involved in herbivore food preference. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **42**: 13-26.
- Niell, F. X., Fernández, C., Figueroa, F. L., Figueiras, F. G., Fuentes, J. M., Pérez-Llorens, J. L., Garcia-Sánchez, M. J., Hernández, I., Fernández, J. A., Espejo, M., Buela, J., Garcia-Jiménez, M. C., Clavero, V. & Jiménez, C. (1996). Spanish Atlantic Coast. In W. Shramm, & P. H. Nienhuis (eds.). *Marine Benthic Vegetation. Recent changes and the effects of eutrophication*.
- Nielsen, A. M., Eriksen, T.N., Iversen, J. J. L. & Riisgård, H. U. (1995). Feeding, growth and respiration in the polychaetes *Nereis diversicolor* (facultative filter-feeder) and *N. virens* (omnivorous)- a comparative study. *Marine Ecology Progress Series*, **125**: 149-158.

- Nienhuis, P.H. (1980). The eelgrass (*Zostera marina* L.) subsystem in brackish Lake Grevelingen: production and decomposition of organic matter. *Ophelia*, suppl., **1**: 113-116.
- Nienhuis, P.H. & Groenendijk, A. M. (1986). Consumption of eelgrass (*Zostera marina*) by birds and invertebrates: an annual budget. *Marine Ecology Progress Series*, **29**: 29-35.
- Nixon, S. W. (1988). Comparative ecology of fresh water and marine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, **33**: 649-1025.
- Norkko, A. & Bonsdorff, E. (1996). Rapid zoobenthic community responses to accumulations of drifting algae. *Marine Ecology Progress Series*, **131**: 143-157.
- Norkko, J., Bonsdorff, E. & Norkko, A. (2000). Drifting algal mats as an alternative habitat for benthic invertebrates: species specific responses to a transient resource. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **248**: 79-104.
- Ockelmann, K. W. & Vahl, O. (1970). On the biology of the polychaete *Glycera alba*, especially its burrowing and feeding. *Ophelia*, **8**: 275-294.
- Odum, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**: 262-270.
- Odum, H. T. (1988). Self-organization, transformity, and information. *Science*, **242**: 1132-1139.
- Oliveira, I. R. & Soares, L. S. H. (1996). Alimentação da tainha *Mugil platanus* Gunther, 1980 (pisces: Mugilidae), da região estuarino-lagunar de Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, **23** (único): 95-104.
- Orth, R. J. & Montfrans, J. V. (1984). Epiphyte-seagrass relationships with an emphasis on the role of micrograzing: a review. *Aquatic Botany*, **18**: 43-69.

-
- Oyenekan, J. A. (1986). Population dynamics and secondary production in an estuarine population of *Nephtys hombergii* (Polychaeta: Nephtyidae). *Marine Biology*, **93**: 217-223.
- Pahl-Wostl., C. (1992). Information theoretical analysis of functional and spatial organization in flow networks. *Mathematical and Computer Modelling*, **16** (3): 35-52.
- Pardal, M. A. (1995). Variação espacial e temporal das populações de poliquetas no estuário do Mondego. Dinâmica e produção de *Amage adspersa* (Grube, 1863). Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 121 p.
- Pardal, M. A. (1998). Impacto da eutrofização nas comunidades macrobentónicas do braço Sul do estuário do Mondego (Portugal). Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 315 p.
- Pardal, M. A., Marques, J. C. & Bellan, G. (1993). Spatial distribution and seasonal variation of subtidal polychaete populations in the Mondego estuary (western Portugal). *Cahiers de Biologie Marine*, **34**: 497-512.
- Pardal, M. A. & Marques, J. C. (1998). Impacto das actividades humanas na qualidade ecológica do estuário do Mondego. Possíveis soluções para o futuro. *Sociedade e território*, **27**: 62-69.
- Pardal, M. A., Marques, J. C., Metelo, I., Lillebø, A. I. & Flindt, M. R. (2000). Impact of eutrophication on the life cycle, population dynamics and production of *Ampithoe valida* (Amphipoda) along an estuarine spatial gradient (Mondego estuary, Portugal). *Marine Ecology Progress Series*, **196**: 207-219.
- Parker, T., Johnson, C. & Chapman, A. R. O. (1993). Gammarid amphipods and littorinid snails have significant but different effects on algal succession in littoral fringe tidepools. *Ophelia*, **38** (2): 69-88.

- Patrício, J. M., Ulanowicz, R. E., Pardal, M. A. & Marques, J. C. Impulse eutrophication in the Mondego estuary: a quantitative natural history. (em prep.)
- Patten, B. C. (1982). Indirect causality in ecosystem: its significance for environmental protection. *In* W. T. Mason & S. Iker (eds.). Research on Fish and Wildlife Habitat. (Commemorative monograph honouring the first decade of the U.S. Environmental Protection Agency, EPA-600/8-82-022. Office of research and Development, USEPA, Washington, DC.
- Patten, B. C. (1991). Network ecology: indirect determination of the life-environment relationship in ecosystems. *In* M. Hgashi & T. P. Burns (eds.). Theoretical Studies of Ecosystems: The Network Perspective. Cambridge University Press, 288-351 p.
- Patten, B. C. & Jørgensen, S.E. (eds.). (1995). Complex Ecology: the Part-Whole Relation in Ecosystems. Prentice Hall, Englewood Cliffs. NJ.
- Pauly, D. & Christensen, V. (1995). Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, **374**: 255-257.
- Pérez-Lloréns, J. L. & Niell, F. X. (1993). Seasonal dynamics of biomass and nutrient content in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. From Palmones River estuary, Spain. *Aquatic Botany*, **46**: 49-66.
- Petch, D. A. (1986). Selective deposit-feeding by *Lumbrineris* cf. *latreilli* (Polychaeta: Lumbrineridae), with a new method for assessing selectivity by deposit-feeding organisms. *Marine Biology*, **93**: 443-448.
- Philippart, C. J. M. (1995). Effect of periphyton grazing by *Hydrobia ulvae* on the growth of *Zostera noltii* on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Marine Biology*, **122**: 431-437.
- Phillips, R. C. & Meñez, E. G. (1988). Seagrasses. *Smithsonian Contribution to the Marine Sciences*, number 34. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

-
- Pihl, L. (1985). Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Marine Ecology Progress Series*, **22**:169-179.
- Popper, K. R. (1990). A world of propensities. Bristol: Thoemmes, 51p.
- Price, R. & Warwick, R. M. (1980). Temporal variations in annual production and biomass in estuarine populations of two polychaetes, *Nephtys hombergii* and *Ampharete acutifrons*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **60**: 481-487.
- Prigogine, I. (1945). Moderation et transformations irreversibles des systemes ouverts. *Bulletin Classe Scientifique, Academie Royale Belgique*, **31**: 600-606.
- Prins, T. C. & Smaal, A. C. (1989). Carbon and nitrogen budgets of the mussel *Mytilus edulis* L. and the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in relation to food quality. Topics in Marine Biology. J. D. Ros (ed.). *Scientia Marina*, **53** (2-3): 477-482.
- Rafaelli, D., Limia, J., Hull, S. & Pont, S. (1991). Interactions between amphipod *Corophium volutator* and macroalgal mats on estuarine mudflats. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **71**: 899-908.
- Rafaelli, D., Raven, J. A. & Poole, L. J. (1998). Ecological impact of green macroalgal blooms. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **36**: 97-125.
- Ray, S., Ulanowicz, R. E., Majee, N. C. & Roy, A. B. (2000). Network analysis of a benthic food web model of a partly reclaimed island in the sundarban mangrove ecosystem, India. *Journal of Biological Systems*, **8** (3): 263-278.
- Rebelo, J. E. (1993). A ictiofauna da Ria de Aveiro e o período lagunar do ciclo de vida do robalo, *Dicentrarchus labrax* Linnaeus, 1758. Tese de Doutoramento. Universidade de Aveiro, 180 p.

- Rhyther, J. H. & Dunstan, W. M. (1971). Nitrogen, phosphorous and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, **171**: 1008-1013.
- Ribeiro, R. G. L. G. (1991). Ecologia do ictioplâncton e reprodução da Anchova *Engraulis encrasicolus* (L.) (Pisces, Engraulidae) no estuário do rio Mondego. Tese de Doutorado. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 394p.
- Riisgård, H. U., Poulsen, L. & Larsen, P. S. (1996). Phytoplankton reduction in near-bottom water caused by filter-feeding *Nereis diversicolor*-implications for worm growth and population grazing impact. *Marine Ecology Progress Series*, **141**: 47-54.
- Robertson, A. I. & Mann, K. H. (1980). The role of isopods and amphipods in the initial fragmentation of eelgrass detritus in Nova Scotia, Canada. *Marine Biology*, **59**: 63-69.
- Roe, P. (1970). The nutrition of *Paranemertes peregrina* (Rhynchocoela : Hoplonemertea). I. Studies on food and feeding behavior. *Biological Bulletin*, **139**: 80-91.
- Rosado-Salórzano, R. & Prío, S. A. G. (1998). Preliminary trophic structure model for Tampamachoco lagoon, Veracruz, Mexico. *Ecological Modelling*, **109** : 141-154.
- Rosecchi, E. (1987). L'alimentation de *Diplodus annularis*, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris* et *Sparus aurata* (Pisces, Sparidae) dans le Golfe du Lion et les lagunes littorales. *Revue des Travaux de l' Institut des Pêches Maritimes.*, **49** (3 e 4): 125-141.
- Rosen, R. (1985). Information and complexity. In R. E. Ulanowicz & T. Platt (eds.). Ecosystem theory for biological oceanography. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 213, 260 p.
- Salemaa, H. (1979). Ecology of *Idotea* spp. (Isopoda) in the northern Baltic. *Ophelia*, **18** (1): 133-150.

- Salomonsen, J. (1992). Examination of properties of exergy, power and ascendancy along a eutrophication gradient. *Ecological Modelling*, **62**: 171-181.
- Sand-Jensen, K. (1975). Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig, Denmark. *Ophelia*, **14**: 185-201.
- Schaffelke, B., Evers, D. & Walhorn, A. (1995). Selective grazing of the isopod *Idotea baltica* between *Fucus evanescens* and *F. vesiculosus* from Kiel Fjord (western Baltic). *Marine Biology*, **124**: 215-218.
- Schubert, A. & Reise, K. (1986). Predatory effects of *Nephtys hombergii* on the other polychaetes in the tidal flat sediments. *Marine Ecology Progress Series*, **34**: 117-124.
- Silveira, S., Nogueira, A., Ribeiro, R., Gonçalves, F., Marques, J. C. & Soares, A. (1993). Crescimento e reprodução de *Mesopodopsis slabberi* (Van Beneden) (Crustacea: Mysidacea) no estuário do Mondego. *Actas do 2º Encontro de Planctonologistas Portugueses, Bol. UCA. U. Algarve, UCTRA*, **1**: 444-452.
- Smith, D., Hughes, R. G. & Cox, E. J. (1996). Predation of epipellic diatoms by the amphipod *Corophium volutator* and the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series*, **145**: 53-61.
- Sola, J. C. (1996). Population dynamics, reproduction, growth, and secondary production of the mud-snail *Hydrobia ulvae* (Pennant). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **205**: 49-62.
- Sprung, M. (1993). Estimating macrobenthic secondary production from body size and biomass: a field test in a non-borialis intertidal habitat. *Marine Ecology Progress Series*, **100**: 103-109.
- Sprung, M. (1994). Macrobenthic Secondary Production in the Intertidal Zone of the Ria Formosa- a lagoon in southern Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **38**: 539-558.

- Strayer, D. L. (1991). Comparative ecology and undiscovered public knowledge. *In* J. Cole, G. Lovett & S. Findlay (eds.). *Comparative analyses of ecosystems: patterns, mechanisms and theories*. Springer-Verlag, New York, 3-6 p.
- Strickland, J. D. & Parsons, T. R. (1968). A practical hand-book of seawater analysis. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada*, **167**: 1-311.
- Summers, R. W. (1980). The diet and feeding behaviour of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan Estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **II**: 217-232.
- Szyrmer, J. & Ulanowicz, R. E. (1987). Total flows in ecosystems. *Ecological Modelling*, **35**: 123-136.
- Tenore, K. R. (1983). Organic Nitrogen and caloric content of detritus. III. Effect on growth of a deposit-feeding polychaete, *Capitella capitata*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **17**: 733-742.
- Tenore, K. R. & Chesney, E. J. (1985). The effects of interaction of rate of food supply and population density on the bionergetics of the opportunistic polychaete, *Capitella capitata* (type 1). *Limnology and Oceanography*, **30** (6): 1188-1195.
- Thayer, G. W., Bjorndal, K. A., Ogden, J. C., Williams, S. L. & Zieman, J. C. (1984). Role of large herbivores in seagrass communities. *Estuaries*, **7** (4A): 351-376.
- Thiel, M & Reise, K. (1993). Interaction of nemertines and their prey on tidal flats. *Netherlands Journal of Sea Research*, **31** (2): 163-172.
- Tribus, M. & McIrvine, E. C. (1971). Energy and information. *Scientific American*, **225**: 179-188.
- Ulanowicz, R. E. (1980). An hypothesis on the development of natural communities. *Journal of Theoretical Biology*, **85**: 223-245.

-
- Ulanowicz, R. E. (1983). Identifying the structure of cycling ecosystems. *Mathematical Bioscience*, **65**: 219-237.
- Ulanowicz, R. E. (1984). Community measures of marine food networks and their possible applications. *In* M. J. R. Fasham (ed.). Flows of energy and materials in marine ecosystems. Plenum. NY.
- Ulanowicz, R. E. (1986). A phenomenological Perspective of Ecological Development. *In* T. M. Poston & R. Purdy (eds.). Aquatic Toxicology and Environmental Fate. Vol. 9, ASTM STP 921, American Society for Testing and Materials, Philadelphia, USA, 73-81 p.
- Ulanowicz, R. E. NETWRK 4.2 a: A Package of computer algorithms to analyse ecological flow networks. Copyright 1982, 1987, 1998, 1999. Solomons, MD, USA.
- Ulanowicz, R. E. (1990). Aristotelian causalities in ecosystems development. *OIKOS*, **57**: 42-48.
- Ulanowicz, R. E. (1991). Contributory values of ecosystem resources. *In* R. Constanza (ed.). Ecological Economics: The Science and Management of sustainability. Columbia University Press, NY, EUA.
- Ulanowicz, R. E. (1995a). Ecosystem trophic foundations: Lindeman exonerata. *In* B. C. Patten & S. E. Jørgensen (eds.). Complex Ecology: The part-Whole relation in Ecosystems. Prentice Hall PTR, New Jersey, 549-567 p.
- Ulanowicz, R. E. (1995b). Ecosystem integrity: a causal necessity. *In* J. Lemons & L. Westra (eds.). Perspectives on Implementing Ecological Integrity. Kluwer, Dordrecht.
- Ulanowicz, R. E. (1996). The propensities of evolving systems. *In* E. L. Khalil. & K. E. Boulding (eds.). Evolution, Order and Complexity. Routledge, London.

-
- Ulanowicz, R. E. (1997). *Ecology, the Ascendent Perspective*. Columbia University Press, New York, 201 p.
- Ulanowicz, R. E. (1998). Network Orientors: Theoretical and philosophical considerations why ecosystems may exhibit a propensity to increase in ascendancy. *In* F. Müller & M. Leupelt (eds.). *Eco targets, Goal functions, and Orientors*. Springer-Verlag. Berlin.
- Ulanowicz, R. E. (1999). Life after Newton: an ecological metaphysic. *BioSystems*, **50**: 127-142.
- Ulanowicz, R. E. & Platt, T. (1985). Ecosystem theory for biological oceanography. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, **213**: 1-260.
- Ulanowicz, R. E. & Norden, J. S. (1990). Symmetrical overhead in flow and networks. *International Journal of Systems Science*, **21** (2): 429-437.
- Ulanowicz, R. E. & Wulff, F. (1991). Comparing ecosystem structures: The Chesapeake Bay and the Baltic Sea. *In* J. Cole, G. Lovett and S. Findlay (eds.). *Comparative Analyses of Ecosystems: Patterns, Mechanisms and Theories*. Spring Verlag. 140-166 p.
- Ulanowicz, R. E. & Abarca-Arenas, L. G. (1997). An informational synthesis of ecosystem structure and function. *Ecological Modelling*, **95**: 1-10.
- Ulanowicz, R. E. & Baird, D. (1999). Nutrient controls on ecosystem dynamics: The Chesapeake mesohaline community. *Journal of Marine Systems*, **19**: 159-172.
- Valderhaug, V. A. (1985). Population structure and production of *Lumbrineris fragilis* (Polychaeta: Lumbrineridae) in the Oslofjord (Norway) with a note on metal content of jaws. *Marine Biology*, **86**: 203-211.
- Vahl, O. (1972). Porosity of the gill, oxygen consumption and pumping rate in *Cardium edule* (L.) (Bivalvia). *Ophelia*, **10**: 109-118.

-
- Vahl, O. (1976). On the digestion of *Glycera alba* (Polychaeta). *Ophelia*, **15** (1): 49-56.
- Venier, J. M. (1997). Seasonal ecosystem models of the Looe Key NMS, FL. Master thesis. University of BC.
- von Bertalanffy, L. (1952). Problems of life. Wiley, NY.
- Yeates, J. S. (1993). Soils and fertilizer use in southwestern Australia. *Fertilizer Research*, **36**: 123-125.
- Warwick, R. M. & Price, R. (1975). Macrofauna production in an estuarine mud-flat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **55**: 1-18.
- Warren, L. M. (1977). The ecology of *Capitella capitata* in british waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **57**: 151-159.
- Watson, D. C. (1985). Dietary preferences on the common periwinkle, *Littorina littorea* (L). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **88**: 193-211.
- Welch, H. E., Bergmann, M. A., Siferd, T. D., Martin, K. A., Curtis, M. F., Crawford, R. E., Conover, R. J. & Hop, H. (1992). Energy flow through the marine ecosystem of the Lancaster Sound region, arctic Canada. *Arctic*, **45** (4): 343-357.
- Westra, L. (1994). An Environmental Proposal for Ethics: The principle of Integrity. Rowman and Littlefield, Lanham, MD, 237 p.
- Wolff, M., Hartmann, H. J. & Koch, V. (1996). A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, **44** (3): 215-231.

Wolff, M., Koch, V. & Isaac, V. (2000). A trophic flow model of the Caeté mangrove estuary (North Brazil) with considerations for the sustainable use of its resources. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **50**: 789-803.

Wulff, F. & Ulanowicz, R. E. (1989). A comparative anatomy of the Baltic Sea and Chesapeake Bay ecosystems. *In* F. Wulff, J. G. Field & K. H. Mann (eds.). *Network Analysis of Marine Ecosystems: Methods and Applications*. Coastal and Estuarine Studies Series. Springer-Verlag, Heidelberg.

Zajac, R.M. (1986). The effects of intra-specific density and food supply on growth and reproduction in an infaunal polychaete, *Polydora ligni* Webster. *Journal of Marine Research*, **44**: 339-359.

Zwarts, L., Ens, B. J., Kersten, M., Piersma, T. (1990). Molt, mass and flight range of waders ready to take off for long-distance migration. *Ardea*, **78** (2): 339-364.

<http://www.fishbase.org>

<http://www.cbl.umces.edu/~atlss>

Anexos

Anexo I

Parâmetros e resultados obtidos para a área não eutrofizada utilizando o programa Ecopath with Ecosim (versão Beta).

TABELA 1.1. Parâmetros básicos inseridos e estimados (assinalados com *) pelo programa Ecopath with Ecosim (versão Beta) para a área não eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego.

	Group name	Trophic level	Habitat area	Biomass in habitat area (AFDW/m2)	Biomass (AFDW/m2)	Prod./ biom. (year)	Cons./ biom. (year)	Ecotrophic efficiency	Production / consumption
1	Phytoplankton	1,0	1,000	0,336	0,336	185,000	-	0,772	-
2	Enteromorpha sp	1,0	1,000	1,800	1,800	3,400	-	0,996	-
3	Ulva lactuca	1,0	1,000	0,373	0,373	3,000	-	0,957	-
4	Zostera noltii	1,0	1,000	204,837	204,837	2,500	-	0,000	-
5	Epiphytes	1,0	1,000	7,695	7,695	180,000	-	0,149	-
6	Gracilaria	1,0	1,000	16,081	16,081	3,000	-	* 0,033	-
7	Zooplankton	2,1	1,000	0,348	* 0,348	22,000	* 73,333	0,980	0,300
8	Hydrobia ulvae	2,0	1,000	54,750	54,750	1,300	* 6,500	* 0,209	0,200
9	Melita palmata	2,0	1,000	0,109	* 0,109	7,200	* 36,000	0,950	0,200
10	Ampithoe ferox	2,0	1,000	0,236	* 0,236	5,800	* 29,000	0,950	0,200
11	Gibulla umbilicallis	2,0	1,000	0,072	0,072	1,760	* 8,800	* 0,730	0,200
12	Littorina sp.	2,0	1,000	2,489	2,489	3,000	* 15,000	* 0,082	0,200
13	Cyathura carinata	2,0	1,000	0,056	0,056	2,030	* 10,150	* 0,982	0,200
14	Scrobicularia plana	2,0	1,000	3,260	3,260	1,800	* 9,000	* 0,834	0,200
15	Cerastoderma edule	2,0	1,000	5,221	5,221	4,800	* 24,000	* 0,305	0,200
16	Modiolus barbatus	2,0	1,000	0,022	0,022	2,000	* 10,000	* 0,446	0,200
17	Amage adpersa	2,0	1,000	0,008	0,008	2,300	* 11,500	* 0,443	0,200
18	Capitella capitata	2,0	1,000	0,006	0,006	2,400	* 12,000	* 0,818	0,200
19	Heteromastus filiformis	2,0	1,000	0,610	0,610	2,400	* 12,000	* 0,930	0,200
20	Oligochaeta	2,0	1,000	0,127	0,127	2,600	* 13,000	* 0,948	0,200
21	Other detritivors	2,0	1,000	0,600	0,600	2,900	* 14,500	* 0,983	0,200
22	Nephtys hombergii	2,8	1,000	0,052	0,052	4,600	* 23,000	* 0,931	0,200
23	Other predatory invertet	2,9	1,000	0,355	0,355	3,430	* 17,150	* 0,835	0,200
24	Idotea chelipes	2,0	1,000	0,040	0,040	3,800	* 19,000	* 0,953	0,200
25	Sphaeroma hookeri	2,0	1,000	0,002	0,002	3,800	* 19,000	* 0,960	0,200
26	Nereis diversicolor	2,5	1,000	0,866	* 0,866	5,600	* 28,000	0,950	0,200
27	Carcinus maenas	2,7	1,000	1,090	1,090	6,400	* 32,000	* 0,384	0,200
28	Crangon crangon	2,8	1,000	0,132	* 0,132	6,000	* 30,000	0,950	0,200
29	Lumbrineris impatiens	2,1	1,000	0,130	0,130	2,400	* 12,000	* 0,734	0,200
30	Diopatra neapolitana	2,2	1,000	0,019	0,019	6,520	* 32,600	* 0,914	0,200
31	Microalgae and detritus	2,1	1,000	1,685	1,685	0,510	10,500	* 0,719	* 0,049
32	Zooplankton consumers	3,1	1,000	0,335	* 0,335	1,300	7,440	0,950	* 0,175
33	Endofauna consumers	3,3	1,000	0,060	0,060	0,800	3,100	* 0,790	* 0,258
34	Macrofauna predators	3,4	1,000	0,314	0,314	0,540	9,660	* 0,347	* 0,056
35	Trigla lucerna	3,8	1,000	0,020	0,020	1,400	* 7,000	0,950	0,200
36	Pomatoschistus minutus	3,1	1,000	0,031	* 0,031	1,700	* 8,500	0,950	0,200
37	Larus ridibundus	3,0	1,000	0,006	0,006	0,020	0,240	* 0,000	* 0,083
38	Larus fuscus	3,5	1,000	0,005	0,005	0,020	0,240	* 0,000	* 0,083
39	Kentish Plover	3,1	1,000	0,001	0,001	0,020	0,240	* 0,000	* 0,083
40	Ringed Plover	3,2	1,000	0,001	0,001	0,020	0,240	* 0,000	* 0,083
41	Grey Plover	3,1	1,000	0,001	0,001	0,020	0,240	* 0,000	* 0,083
42	Dunlin	3,1	1,000	0,001	0,001	0,020	0,240	* 0,000	* 0,083
43	Detritus	1,0	1,000	527,306	527,306	-	-	* 0,184	-

TABELA 1.4. Valores estimados de respiração para as espécies/grupos da área não eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego

	Group name	Respiration (AFDW/m ² /year)	Assimilation (AFDW/m ² /year)	Respiration/Assimilation	Production/respiration	Respiration/biomass (year)
1	Phytoplankton	62,160	-	-	1,000	185,000
2	Enteromorpha sp	6,100	-	-	1,003	3,389
3	Ulva lactuca	1,118	-	-	1,000	3,000
4	Zostera noltii	512,091	-	-	1,000	2,500
5	Epiphytes	1385,100	-	-	1,000	180,000
6	Gracilaria	48,243	-	-	1,000	3,000
7	Zooplankton	7,657	15,314	0,500	1,000	22,000
8	Hydrobia ulvae	142,350	213,525	0,667	0,500	2,600
9	Melita palmata	1,573	2,359	0,667	0,500	14,400
10	Ampithoe ferox	2,739	4,109	0,667	0,500	11,600
11	Gibulla umbilicallis	0,253	0,379	0,667	0,500	3,520
12	Littorina sp.	22,398	29,864	0,750	0,333	9,000
13	Cyathura carinata	0,227	0,341	0,667	0,500	4,060
14	Scrobicularia plana	11,734	17,601	0,667	0,500	3,600
15	Cerastoderma edule	50,121	75,182	0,667	0,500	9,600
16	Modiolus barbatus	0,088	0,132	0,667	0,500	4,000
17	Amage adspersa	0,037	0,055	0,667	0,500	4,600
18	Capitella capitata	0,029	0,043	0,667	0,500	4,800
19	Heteromastus filiformis	2,928	4,392	0,667	0,500	4,800
20	Oligochaeta	0,662	0,994	0,667	0,500	5,200
21	Other detritors	3,480	5,220	0,667	0,500	5,800
22	Nephtys hombergii	0,718	0,957	0,750	0,333	13,800
23	Other predatory invertet	3,649	4,865	0,750	0,333	10,290
24	Idotea chelipes	0,456	0,608	0,750	0,333	11,400
25	Sphaeroma hookeri	0,029	0,038	0,750	0,333	11,400
26	Nereis diversicolor	14,545	19,393	0,750	0,333	16,800
27	Carcinus maenas	20,924	27,898	0,750	0,333	19,200
28	Crangon crangon	2,380	3,173	0,750	0,333	18,000
29	Lumbrineris impatiens	0,936	1,248	0,750	0,333	7,200
30	Diopatra neapolitana	0,377	0,503	0,750	0,333	19,560
31	Microalgae and detritus	13,293	14,152	0,939	0,065	7,890
32	Zooplankton consumers	1,559	1,995	0,782	0,279	4,652
33	Endofauna consumers	0,101	0,149	0,677	0,476	1,680
34	Macrofauna predators	2,257	2,427	0,930	0,075	7,188
35	Trigla lucerna	0,084	0,112	0,750	0,333	4,200
36	Pomatoschistus minutus	0,156	0,208	0,750	0,333	5,100
37	Larus ridibundus	0,001	0,001	0,896	0,116	0,172
38	Larus fuscus	0,001	0,001	0,896	0,116	0,172
39	Kentish Plover	0,000	0,000	0,896	0,116	0,172
40	Ringed Plover	0,000	0,000	0,896	0,116	0,172
41	Grey Plover	0,000	0,000	0,896	0,116	0,172
42	Dunlin	0,000	0,000	0,896	0,116	0,172
43	Detritus	0,000	-	-	-	-

Anexo II

Parâmetros e resultados obtidos para a área intermédia utilizando o programa Ecopath with Ecosim (versão Beta).

TABELA 2.1. Parâmetros básicos inseridos e estimados (assinalados com *) pelo programa Ecopath with Ecosim (versão Beta) para a área intermédia do braço Sul do estuário do Mondego.

	Group name	Trophic level	Habitat area	Biomass in habitat area (AFDW/m ²)	Biomass (AFDW/m ²)	Prod./ biom. (year)	Cons./ biom. (year)	Ecotrophic efficiency	Production / consumption
1	Phytoplankton	1,0	1,000	0,324	0,324	185,000	-	* 0,572	-
2	Enteromorpha sp	1,0	1,000	26,975	26,975	3,400	-	* 0,691	-
3	Ulva lactuca	1,0	1,000	2,504	2,504	3,000	-	* 0,883	-
4	Fucus	1,0	1,000	0,084	0,084	3,000	-	* 0,810	-
5	Gracilaria	1,0	1,000	2,054	2,054	3,000	-	* 0,084	-
6	Zooplankton	2,1	1,000	0,278	* 0,278	18,000	* 90,000	0,950	0,200
7	Hydrobia ulvae	2,0	1,000	4,666	4,666	4,500	* 22,500	* 0,224	0,200
8	Littorina sp	2,0	1,000	0,525	0,525	3,000	* 15,000	* 0,468	0,200
9	Melita palmata	2,0	1,000	0,181	* 0,181	8,376	* 41,880	0,950	0,200
10	Ampithoe ferox	2,0	1,000	0,179	* 0,179	4,800	* 24,000	0,950	0,200
11	Corophium multisetosur	2,0	1,000	0,002	0,002	10,000	* 50,000	* 0,635	0,200
12	Cyathura carinata	2,0	1,000	0,343	0,343	3,169	* 15,845	* 0,331	0,200
13	Scrobicularia plana	2,0	1,000	7,762	7,762	1,800	* 9,000	* 0,619	0,200
14	Cerastoderma edule	2,0	1,000	0,088	0,088	4,800	* 24,000	* 0,859	0,200
15	Amage adspersa	2,0	1,000	0,022	0,022	2,300	* 11,500	* 0,690	0,200
16	Capitella capitata	2,0	1,000	0,062	0,062	1,600	* 8,000	* 0,913	0,200
17	Heteromastus filiformis	2,0	1,000	0,186	0,186	2,200	* 11,000	* 0,974	0,200
18	Oligochaeta	2,0	1,000	0,031	0,031	2,600	* 13,000	* 0,884	0,200
19	Other detrivors	2,0	1,000	0,893	0,893	2,400	* 12,000	* 0,784	0,200
20	Nephtys hombergii	2,8	1,000	0,055	0,055	4,600	* 23,000	* 0,346	0,200
21	Other predatory invertet	3,1	1,000	0,052	0,052	3,430	* 17,150	* 0,822	0,200
22	Idotea chelipes	2,0	1,000	0,027	0,027	3,800	* 19,000	* 0,494	0,200
23	Nereis diversicolor	2,5	1,000	0,505	* 0,505	5,400	* 27,000	0,980	0,200
24	Carcinus maenas	2,7	1,000	0,580	0,580	6,400	* 32,000	* 0,431	0,200
25	Crangon crangon	2,8	1,000	0,317	* 0,317	6,000	* 30,000	0,950	0,200
26	Microalgae and detritus	2,1	1,000	0,894	0,894	0,490	10,500	* 0,687	* 0,047
27	Zooplankton consumers	3,1	1,000	0,102	* 0,102	1,000	7,440	0,950	* 0,134
28	Endofauna consumers	3,2	1,000	0,060	0,060	0,770	3,100	* 0,617	* 0,248
29	Macrofauna predators	3,3	1,000	0,140	0,140	0,900	9,660	* 0,771	* 0,093
30	Larus ridibundus	3,0	1,000	0,006	0,006	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
31	Larus fuscus	3,5	1,000	0,006	0,006	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
32	Kentish Plover	3,1	1,000	0,001	0,001	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
33	Ringed Plover	3,2	1,000	0,001	0,001	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
34	Grey Plover	3,1	1,000	0,002	0,002	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
35	Dunlin	3,1	1,000	0,005	0,005	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
36	Detritus	1,0	1,000	518,761	518,761	-	-	* 0,826	-

TABELA 2.3. Matriz predador-presa da área intermediária do braço Sul do estuário do Mondego (%).

Prey \ Predator	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
1 Phytoplankton	22,539	-	-	-	-	-	-	10,479	0,317	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,939	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25,666
2 Euteromorpha sp	-	47,240	5,513	5,961	3,388	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,115	-	0,540	0,608	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	28,350
3 Ulva lactuca	-	5,249	0,394	0,553	0,314	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,013	-	0,056	0,057	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,876
4 Fucus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,026	-	0,093	0,066	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,048
5 Gracilaria	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,153	-	0,279	0,066	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,644
6 Zooplankton	2,504	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,056	0,447	0,939	0,761	0,000	0,051	-	-	-	-	-	-	10,268
7 Hydrobia ulvae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,036	-	2,227	2,419	0,019	-	-	0,004	0,005	0,000	-	0,000	0,000	0,000	0,000	56,275
8 Littorina sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,009	-	0,251	0,465	0,010	-	-	0,001	0,001	-	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	3,988
9 Melita palmata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,005	0,080	-	0,005	0,540	0,760	-	-	0,001	0,047	-	0,000	0,000	0,000	0,000	3,106	
10 Amphithoe ferox	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,003	0,036	-	0,005	0,279	0,475	-	-	0,001	0,019	-	0,000	0,000	0,000	0,000	1,785	
11 Corophium mulise	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,002	-	-	0,007	-	-	-	-	0,001	0,003	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,047	
12 Cyathura carinata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,057	-	-	0,019	0,247	-	-	0,002	0,035	-	-	-	-	-	-	2,902	
13 Scrobicularia plana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,025	0,063	-	3,710	3,759	1,007	-	-	0,008	0,073	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	33,271
14 Cerastoderma edul	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,001	-	0,041	0,149	0,171	-	-	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	-	-	-	0,905
15 Amaga adspersa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,006	0,006	0,001	0,014	-	0,004	-	-	0,002	0,001	0,000	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,115
16 Capitella capitata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,006	0,017	0,001	0,027	0,019	0,010	-	-	0,005	0,005	0,000	-	0,000	0,000	0,000	0,206	
17 Heteromastus filifol	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,125	0,053	0,001	0,095	0,056	0,038	-	-	0,015	0,016	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,831	
18 Oligochaeta	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,054	0,001	0,014	-	0,002	-	-	0,000	-	-	-	-	-	-	0,169	
19 Other detritors	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,506	0,179	0,001	0,423	0,261	0,162	-	-	0,070	0,080	-	0,000	0,000	0,000	0,000	4,750	
20 Nephthys hombergii	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,006	0,015	-	0,037	0,019	-	-	0,004	0,005	0,000	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,418	
21 Other predatory /inv	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,025	0,085	0,000	-	0,019	0,010	-	-	0,004	0,004	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,211	
22 Ictea chelipes	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,004	0,005	-	0,019	0,019	-	-	0,001	0,003	-	-	-	-	-	0,154	
23 Nereis diversicolor	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,202	0,097	-	-	0,744	1,549	-	-	0,048	0,031	0,000	-	0,000	0,000	0,000	2,781	
24 Carcinus maenas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,968	0,352	-	-	0,010	0,270	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	5,824	
25 Crangon crangon	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,117	0,475	-	-	0,006	0,207	0,000	-	-	-	-	-	1,995	
26 Microalgae and det	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,186	-	-	-	0,115	0,000	-	-	-	-	-	2,014	
27 Zooplankton consu	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,019	0,038	-	-	0,041	0,000	-	-	-	-	-	0,157	
28 Endofauna consu	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,056	-	-	-	0,001	0,041	-	-	-	-	-	0,056	
29 Macrofauna predat	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,299	
30 Larus ridibundus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
31 Larus fuscus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
32 Kentish Plover	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
33 Ringed Plover	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
34 Grey Plover	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
35 Dunlin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
36 Detritus	-	52,489	1,969	1,060	0,603	0,100	5,436	59,393	1,797	0,246	0,494	2,052	0,399	10,718	0,354	0,100	0,194	6,820	6,401	2,822	7,510	-	0,001	0,127	-	0,000	-	-	-	-	-
37 Import	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
38 Sum	25,043	104,978	7,875	7,575	4,304	0,100	5,436	69,862	2,114	0,248	0,494	2,051	0,399	10,718	1,265	0,894	0,511	13,633	18,560	9,468	9,387	0,761	1,186	1,352	0,001	0,001	0,000	0,000	0,001	195,093	

TABELA 2.4. Valores estimados de respiração para as espécies/grupos da área intermédia do braço Sul do estuário do Mondego

	Group name	Respiration (AFDW/m ² /year)	Assimilation (AFDW/m ² /year)	Respiration/Assimilation	Production/respiration	Respiration/biomass (/year)
1	Phytoplankton	59,940	-	-	1,000	185,000
2	Enteromorpha sp	91,714	-	-	1,000	3,400
3	Ulva lactuca	7,511	-	-	1,000	3,000
4	Fucus	0,252	-	-	1,000	3,000
5	Gracilaria	6,162	-	-	1,000	3,000
6	Zooplankton	10,017	15,026	0,667	0,500	36,000
7	Hydrobia ulvae	41,991	62,987	0,667	0,500	9,000
8	Littorina sp	3,150	4,725	0,667	0,500	6,000
9	Melita palmata	3,030	4,545	0,667	0,500	16,752
10	Ampithoe ferox	1,722	2,583	0,667	0,500	9,600
11	Corophium multisetosum	0,040	0,060	0,667	0,500	20,000
12	Cyathura carinata	2,175	3,262	0,667	0,500	6,338
13	Scrobicularia plana	27,945	41,918	0,667	0,500	3,600
14	Cerastoderma edule	0,846	1,269	0,667	0,500	9,600
15	Amage adspersa	0,099	0,149	0,667	0,500	4,600
16	Capitella capitata	0,197	0,296	0,667	0,500	3,200
17	Heteromastus filiformis	0,821	1,231	0,667	0,500	4,400
18	Oligochaeta	0,160	0,239	0,667	0,500	5,200
19	Other detritivores	4,287	6,431	0,667	0,500	4,800
20	Nephtys hombergii	0,759	1,012	0,750	0,333	13,800
21	Other predatory invertebrates	0,536	0,715	0,750	0,333	10,290
22	Idotea chelipes	0,307	0,409	0,750	0,333	11,400
23	Nereis diversicolor	8,180	10,907	0,750	0,333	16,200
24	Carcinus maenas	11,136	14,848	0,750	0,333	19,200
25	Crangon crangon	5,699	7,599	0,750	0,333	18,000
26	Microalgae and detritus	7,072	7,510	0,942	0,062	7,910
27	Zooplankton consumers	0,507	0,609	0,832	0,202	4,952
28	Endofauna consumers	0,103	0,149	0,690	0,450	1,710
29	Macrofauna predators	0,956	1,082	0,884	0,132	6,828
30	Larus ridibundus	0,001	0,001	0,922	0,085	0,177
31	Larus fuscus	0,001	0,001	0,922	0,085	0,177
32	Kentish Plover	0,000	0,000	0,922	0,085	0,177
33	Ringed Plover	0,000	0,000	0,922	0,085	0,177
34	Grey Plover	0,000	0,000	0,922	0,085	0,177
35	Dunlin	0,001	0,001	0,922	0,085	0,177
36	Detritus	0,000	-	-	-	-

Anexo III

Parâmetros e resultados obtidos para a área eutrofizada utilizando o programa Ecopath with Ecosim (versão Beta).

TABELA 3.1. Parâmetros básicos inseridos e estimados (assinalados com *) pelo programa Ecopath with Ecosim (versão Beta) para a área eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego.

	Group name	Trophic level	Habitat area	Biomass in habitat area (AFDW/m ²)	Biomass (AFDW/m ²)	Prod. / biom. (/year)	Cons. / biom. (/year)	Ecotrophic efficiency	Production / consumption
1	Phytoplankton	1,0	1,000	0,170	0,170	185,000	-	* 0,960	-
2	Enteromorpha sp	1,0	1,000	96,784	96,784	3,400	-	* 0,288	-
3	Ulva lactuca	1,0	1,000	7,658	7,658	3,000	-	* 0,984	-
4	Fucus	1,0	1,000	0,203	0,203	3,000	-	* 0,533	-
5	Gracilaria	1,0	1,000	2,322	2,322	3,000	-	* 0,044	-
6	Zooplankton	2,1	1,000	0,234	* 0,234	20,000	* 100,000	0,950	0,200
7	Hydrobia ulvae	2,0	1,000	9,745	9,745	4,500	* 22,500	* 0,092	0,200
8	Melita palmata	2,0	1,000	0,099	0,099	8,500	* 42,500	* 0,973	0,200
9	Ampithoe ferox	2,0	1,000	0,145	0,145	4,900	* 24,500	* 0,870	0,200
10	Echinogammarus marini	2,0	1,000	0,002	0,002	6,300	* 31,500	* 0,844	0,200
11	Cyathura carinata	2,0	1,000	7,268	7,268	3,169	* 15,845	* 0,012	0,200
12	Scrobicularia plana	2,0	1,000	11,347	11,347	1,800	* 9,000	* 0,319	0,200
13	Cerastoderma edule	2,0	1,000	0,216	0,216	4,800	* 24,000	* 0,956	0,200
14	Amage adspersa	2,0	1,000	0,114	0,114	2,300	* 11,500	* 0,804	0,200
15	Capitella capitata	2,0	1,000	0,038	0,038	1,600	* 8,000	* 0,943	0,200
16	Heteromastus filiformis	2,0	1,000	0,192	0,192	2,200	* 11,000	* 0,778	0,200
17	Oligochaeta	2,0	1,000	0,005	0,005	2,600	* 13,000	* 0,483	0,200
18	Other detritivores	2,0	1,000	0,160	0,160	2,400	* 12,000	* 0,919	0,200
19	Other predatory invertet	3,1	1,000	0,010	0,010	3,430	* 17,150	* 0,900	0,200
20	Idotea chelipes	2,0	1,000	0,020	0,020	3,800	* 19,000	* 0,410	0,200
21	Nereis diversicolor	2,5	1,000	0,428	0,428	5,200	* 26,000	* 0,981	0,200
22	Carcinus maenas	2,8	1,000	0,419	0,419	6,400	* 32,000	* 0,511	0,200
23	Crangon crangon	2,8	1,000	0,280	0,280	6,000	* 30,000	* 0,964	0,200
24	Microalgae and detritus	2,1	1,000	1,100	1,100	0,510	10,500	* 0,821	* 0,049
25	Zooplankton consumers	3,1	1,000	0,063	* 0,063	1,000	7,400	0,950	* 0,135
26	Endofauna consumers	3,2	1,000	0,060	0,060	0,770	3,100	* 0,870	* 0,248
27	Macrofauna predators	3,4	1,000	0,136	0,136	0,900	9,660	* 0,789	* 0,093
28	Larus ridibundus	3,0	1,000	0,006	0,006	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
29	Larus fuscus	3,6	1,000	0,006	0,006	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
30	Kentish Plover	3,1	1,000	0,001	0,001	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
31	Ringed Plover	3,2	1,000	0,001	0,001	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
32	Grey Plover	3,1	1,000	0,002	0,002	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
33	Dunlin	3,1	1,000	0,005	0,005	0,015	0,240	* 0,000	* 0,063
34	Detritus	1,0	1,000	309,800	309,800	-	-	* 0,675	-

TABELA 3.2. Dieta das espécies/grupos de espécies da área eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego (%).

	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33								
1 Prey \ Predator	0,900																																			
1 Phytoplankton							0,070	0,150																												
2 Euteromorpha sp		0,400	0,787	0,787																																
3 Ulva lactuca		0,100	0,073	0,073																																
4 Fucus																																				
5 Gracilaria																																				
6 Zooplankton	0,100																																			
7 Hydrobia ulvae														0,048																						
8 Melita palmata														0,061																						
9 Amphithoe ferox														0,087																						
10 Echinogammarus ma														0,001																						
11 Cyathura carinata														0,019																						
12 Scrobicularia plana														0,056																						
13 Cerastoderma edule														0,001																						
14 Anagae adpersa														0,088	0,002	0,003	0,006	0,006																		
15 Capiteila capitata														0,023	0,002	0,001	0,001	0,002																		
16 Heteromastus filiform														0,115	0,002	0,004	0,009	0,010																		
17 Oligochaeta														0,090	0,002																					
18 Other detritors														0,086	0,002	0,004	0,009	0,013																		
19 Other predatory inver														0,085	0,000		0,001	0,000																		
20 Idotea chelipes														0,001	0,010																					
21 Nereis diversicolor														0,256																						
22 Carcinus maenas																																				
23 Crangon crangon																																				
24 Microgalea and leirith																																				
25 Zooplankton consum																																				
26 Endofauna consumer																																				
27 Macrofauna predator																																				
28 Larus ridibundus																																				
29 Larus fuscus																																				
30 Kentish Plover																																				
31 Ringed Plover																																				
32 Grey Plover																																				
33 Dunlin																																				
34 Detritus		0,500	0,140	0,140	1,000	1,000	0,690	0,660	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,079	0,180	0,500	0,321	0,299	0,800		0,008	0,039	0,004	0,004												
35 limport																																				
36 Sum	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,999	1,000	1,000	1,000	1,000	1,001	1,000	0,998	1,000	0,998	1,000	1,002	1,002	1,002	1,002	1,002			

TABELA 3.3. Matriz predador-presa da área eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego (%).

Prey \ Predator	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	
1 Phytoplankton	21,098	-	-	-	-	-	7,149	0,778	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,155	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,271
2 Enteromorpha sp	-	87,707	3,311	2,796	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,047	-	0,391	0,546	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	234,267
3 Ulva lactuca	-	21,927	0,307	0,259	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,047	-	0,027	0,042	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,364
4 Fucus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,114	-	0,135	0,076	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,285
5 Gracilaria	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,095	-	0,135	0,076	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6,661
6 Zooplankton	2,344	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,040	0,395	1,155	0,469	0,000	0,050	-	-	-	-	-	-	-	9,611
7 Hydrobia ulvae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,008	-	2,459	1,536	0,017	-	-	0,005	0,005	0,000	-	0,000	0,000	0,000	0,000	127,529	
8 Melita palmata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,010	-	0,022	0,243	0,504	-	-	0,001	0,038	-	-	0,000	0,000	0,000	0,000	1,706	
9 Amphioxe terox	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,015	-	0,033	0,270	0,244	-	-	0,001	0,055	-	-	0,000	0,000	0,000	0,000	1,514	
10 Echinogammarus n	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	-	-	-	0,008	-	-	0,001	0,001	-	-	-	-	-	-	0,027	
11 Cyathura canina	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,003	-	-	0,013	0,235	-	-	0,002	0,024	-	-	-	-	-	-	68,819	
12 Scrobicularia plana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,010	-	2,860	2,614	0,950	-	-	0,006	0,078	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	54,756	
13 Cerastoderma eduli	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	-	0,056	0,552	0,361	-	-	0,000	0,021	0,000	0,000	0,000	0,000	-	-	2,119	
14 Armege adspersa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,012	0,001	0,033	0,081	0,050	-	-	0,023	0,011	0,000	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,576	
15 Capitella capitata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,004	0,001	0,011	0,013	0,017	-	-	0,007	0,004	0,000	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,125	
16 Heteromastus filifor	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,020	0,001	0,045	0,121	0,084	-	-	0,035	0,024	-	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,939	
17 Oligochaeta	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,005	0,001	-	-	-	-	-	0,000	-	-	-	-	-	-	-	0,033	
18 Other detritors	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,016	0,001	0,045	0,121	0,109	-	-	0,031	0,030	-	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,799	
19 Other predatory inv	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,011	0,000	-	0,013	0,003	-	-	0,000	0,003	-	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,038	
20 Idotea chelipes	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	0,004	-	0,013	-	-	-	0,001	0,013	-	-	-	-	-	-	0,121	
21 Nereis diversicolor	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,044	-	-	0,674	1,345	-	-	0,049	0,071	0,000	-	0,000	0,000	0,000	0,000	2,269	
22 Carcinus maenas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,647	0,311	-	-	0,010	0,403	0,000	0,000	0,000	-	-	-	3,992	
23 Crangon crangon	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,011	0,420	-	-	0,013	0,175	0,000	-	-	-	-	-	1,741	
24 Microalgae and det	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,404	-	-	-	-	0,056	0,000	-	-	-	-	-	2,410	
25 Zooplankton consu	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,013	0,034	-	-	-	0,013	0,000	-	-	-	-	-	0,097	
26 Endofauna consum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,034	-	-	-	-	0,007	-	-	-	-	-	-	0,043	
27 Macrofauna predat	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,040	0,025	-	-	0,001	0,030	-	-	-	-	-	-	0,289	
28 Larus ridibundus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
29 Larus fuscus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
30 Kentish Plover	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
31 Ringed Plover	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
32 Grey Plover	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
33 Dunlin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,000	
34 Detritus	-	109,634	0,589	0,497	0,063	115,162	94,974	4,406	1,311	0,304	2,112	0,065	1,920	0,013	0,068	5,564	4,299	2,513	9,240	-	0,001	0,051	-	0,000	-	-	-	-	-	
35 Import	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,151	0,001	0,001	-	-	-	-	-	
36 Sum	23,442	219,267	4,207	3,552	0,063	115,161	102,123	5,184	1,311	0,304	2,112	0,065	1,920	0,171	0,380	11,128	13,408	8,400	11,550	0,469	0,186	1,314	0,001	0,001	0,000	0,000	0,000	0,001	522,401	

TABELA 3.4. Valores estimados de respiração para as espécies/grupos da área eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego.

	Group name	Respiration (AFDW/m ² /year)	Assimilation (AFDW/m ² /year)	Respiration/Assimilation	Production/respiration	Respiration/biomass (year)
1	Phytoplankton	31,450	-	-	1,000	185,000
2	Enteromorpha sp	329,066	-	-	1,000	3,400
3	Ulva lactuca	22,974	-	-	1,000	3,000
4	Fucus	0,609	-	-	1,000	3,000
5	Gracilaria	6,966	-	-	1,000	3,000
6	Zooplankton	9,377	14,065	0,667	0,500	40,000
7	Hydrobia ulvae	87,707	131,560	0,667	0,500	9,000
8	Melita palmata	1,683	2,525	0,667	0,500	17,000
9	Ampithoe ferox	1,421	2,132	0,667	0,500	9,800
10	Echinogammarus marinus	0,025	0,038	0,667	0,500	12,600
11	Cyathura carinata	46,065	69,097	0,667	0,500	6,338
12	Scrobicularia plana	40,849	61,274	0,667	0,500	3,600
13	Cerastoderma edule	2,074	3,110	0,667	0,500	9,600
14	Amage adspersa	0,524	0,787	0,667	0,500	4,600
15	Capitella capitata	0,122	0,182	0,667	0,500	3,200
16	Heteromastus filiformis	0,845	1,267	0,667	0,500	4,400
17	Oligochaeta	0,026	0,039	0,667	0,500	5,200
18	Other detritivores	0,768	1,152	0,667	0,500	4,800
19	Other predatory invertebrates	0,103	0,137	0,750	0,333	10,290
20	Idotea chelipes	0,228	0,304	0,750	0,333	11,400
21	Nereis diversicolor	6,677	8,902	0,750	0,333	15,600
22	Carcinus maenas	8,045	10,726	0,750	0,333	19,200
23	Crangon crangon	5,040	6,720	0,750	0,333	18,000
24	Microalgae and detritus	8,679	9,240	0,939	0,065	7,890
25	Zooplankton consumers	0,312	0,375	0,331	0,203	4,920
26	Endofauna consumers	0,103	0,149	0,690	0,450	1,710
27	Macrofauna predators	0,929	1,051	0,884	0,132	6,828
28	Larus ridibundus	0,001	0,001	0,922	0,085	0,177
29	Larus fuscus	0,001	0,001	0,922	0,085	0,177
30	Kentish Plover	0,000	0,000	0,922	0,085	0,177
31	Ringed Plover	0,000	0,000	0,922	0,085	0,177
32	Grey Plover	0,000	0,000	0,922	0,085	0,177
33	Dunlin	0,001	0,001	0,922	0,085	0,177
34	Detritus	0,000	-	-	-	-