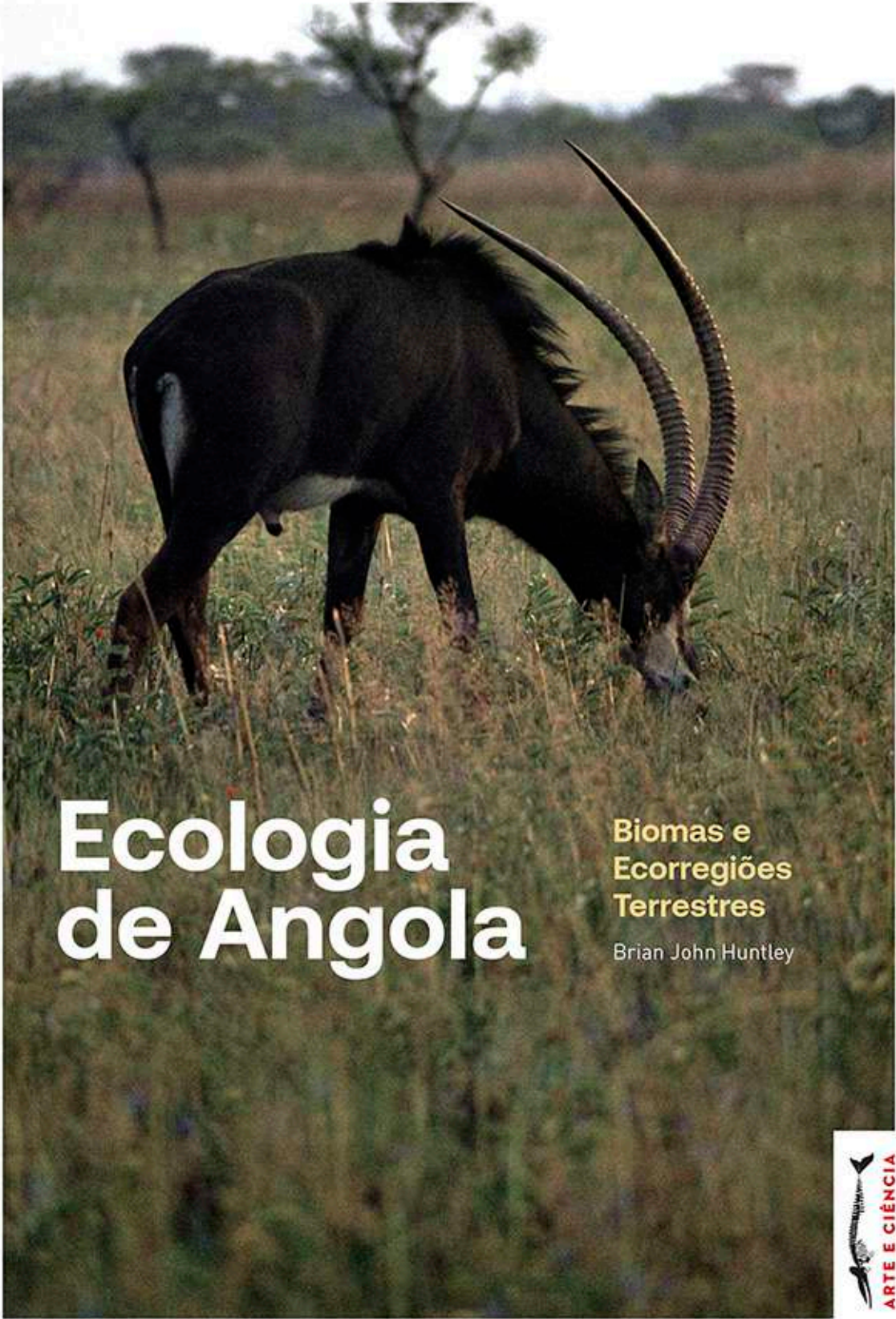




Ecologia de Angola

**Biomass e
Ecorregiões
Terrestres**

Brian John Huntley

ECOLOGIA DE ANGOLA

ONDE A CIÊNCIA É ARTE



ECOLOGIA DE ANGOLA BIOMAS E ECORREGIÕES TERRESTRES

Autor

Brian John Huntley
Centro de Investigação em Biodiversidade
e Recursos Genéticos (CIBIO)
Associação BIOPOLIS

Prefácios

Rosário Bragança Sambo,
Manuel Frederico Heitor

Tradução

Carla Morais Pires

Revisão

Mário Azevedo

Paginação

Fábrica Mutante

Capa

António Pedro sobre fotografia de
Brian Huntley, Quimbango, Luando,
setembro de 1971.

Impressão

Gráfica Jorge Fernandes

1.ª Edição

Maio de 2024

ISBN

978-989-53516-5-7

Depósito Legal

531624/24

Direcção editorial

Nuno Ferrand de Almeida
Pedro Beja

Consultoria editorial

Jorge Reis-Sá

Coordenação editorial

Carla Morais Pires

BIOPOLIS – Programa em Genómica,
Biodiversidade e Ordenamento do Território
CIBIO
Campus de Vairão
4485-661 Vairão
Tel. [+351] 252 660 400

Direcção editorial

Nuno Ferrand de Almeida

Consultoria editorial

Jorge Reis-Sá

Coordenação editorial

Carla Morais Pires
Helena Gonçalves
Maria João Fonseca

Museu de História Natural e da Ciência
Universidade do Porto
Praça Gomes Teixeira
4099-002 Porto
Tel. [+351] 220 408 050



Trabalho apoiado pelo programa-quadro de
investigação e inovação Horizonte 2020, da
União Europeia, Grant Agreement ID: 857251



Trabalho apoiado por fundos nacionais através da
FCT — Fundação para a Ciência e a Tecnologia —,
no âmbito do projecto UIDB/50027/20200

ECOLOGIA DE ANGOLA

BIOMAS E ECORREGIÕES TERRESTRES

Brian John Huntley

Prefácio
Rosário Bragança Sambo
Manuel Frederico Heitor

Tradução de Carla Morais Pires

ÍNDICE

15	Prefácio
19	Prólogo
21	Agradecimentos
23	Notas Editoriais
25	PARTE I
	INTRODUÇÃO AOS BIOMAS E ECORREGIÕES DE ANGOLA
33	Capítulo 1.1
	Oportunidades e abordagens ao estudo da ecologia angolana
34	1.1.1 A ciência e a prática da ecologia
41	1.1.2 Estrutura da presente introdução à ecologia terrestre
44	1.1.3 Como utilizar este livro: inter-relações e mensagens recorrentes
47	Capítulo 1.2
	Biomass: conceitos, características e terminologia
49	1.2.1 Biodiversidade, biogeografia e centros de endemismo
52	1.2.2 Definição e caracterização de bioma e de ecorregião
55	1.2.3 Os biomas de África em linhas gerais
62	1.2.4 Classificação dos biomas e ecorregiões de Angola
79	Capítulo 1.3
	Perfis dos biomas e ecorregiões de Angola
79	1.3.1 Bioma de floresta húmida guinéu-congolesa e o mosaico de floresta/savana
83	1.3.2 Bioma de florestas e prados afromontanos
86	1.3.3 Bioma de savana mészica
93	1.3.4 Bioma de savana árida
96	1.3.5 Bioma do deserto do Namibe
98	1.3.6 Bioma do mangal
99	1.3.7 Zona de Escarpa de Angola

101 **PARTE II**

**DETERMINANTES DE PADRÃO:
CONDIÇÕES, RECURSOS E PERTURBAÇÃO**

107 **Capítulo 2.1**

Paisagens: geologia, geomorfologia e hidrologia

- 113 2.1.1 Geologia: uma breve história da Terra e de Angola
- 119 2.1.2 Paisagens, ecologia da paisagem e geomorfologia
- 125 2.1.3 Hidrologia: zonas húmidas, reservas de água, rios, planícies aluviais e estuários

133 **Capítulo 2.2**

Energia solar, temperatura e precipitação

- 134 2.2.1 Onde começa a vida: radiação solar e fotossíntese
- 136 2.2.2 Sazonalidade da duração do dia e temperatura
- 138 2.2.3 Factores climáticos de grande escala: circulação oceânica e atmosférica
- 144 2.2.4 Influências locais: marítimas, continentais, altitude e aspecto
- 145 2.2.5 Processos dos ciclos da água: precipitação e evapotranspiração
- 146 2.2.6 Climas regionais de Angola
- 152 2.2.7 O clima como determinante dos padrões de vegetação
- 158 2.2.8 *El Niño* e *La Niña*: secas e inundações

167 **Capítulo 2.3**

Solos, água e nutrientes

- 168 2.3.1 Estrutura do solo
- 171 2.3.2 Desenvolvimento do solo: meteorização e pedogénese
- 174 2.3.3 Relação solo/água
- 178 2.3.4 Composição química do solo e níveis de nutrientes
- 182 2.3.5 Solos e crescimento das árvores
- 185 2.3.6 Classificação dos solos
- 186 2.3.7 Grupos-chave dos solos de Angola

195 **Capítulo 2.4**

O papel ecológico dos fogos

- 196 2.4.1 A antiga história dos fogos em África

198	2.4.2	Regime dos fogos e piromas
202	2.4.3	Intensidade dos fogos
203	2.4.4	Época dos fogos
205	2.4.5	Frequência dos fogos
205	2.4.6	Impacto dos fogos nos solos
207	2.4.7	Reacção das plantas aos fogos
209	2.4.8	Reacção dos animais aos fogos
217		Capítulo 2.5
		Herbivoria: mamíferos pastadores e ramejadores
219	2.5.1	A evolução dos mamíferos herbívoros africanos e as savanas áridas/eutróficas
225	2.5.2	Os herbivomas de África
229	2.5.3	Padrões de impacto de pastadores e ramejadores
237		PARTE III
		CONCEITOS ECOLÓGICOS E PROCESSOS DO ECOSISTEMA
241		Capítulo 3.1
		Conceitos gerais em ecologia
252	3.1.1	A base evolutiva da ecologia
256	3.1.2	Riqueza, equabilidade e diversidade das espécies
262	3.1.3	Endemismo, espécies ameaçadas e <i>hotspots</i>
265	3.1.4	Padrões de história de vida: estratégias de selecção <i>r</i> e <i>K</i>
267	3.1.5	Os conceitos de nicho ecológico e de guilda
269	3.1.6	Herbivoria, predação, parasitismo e mutualismo
275	3.1.7	Teorias da biogeografia insular e de metapopulações
283		Capítulo 3.2
		Processos de ecossistema e dinâmicas em savanas mésicas
288	3.2.1	Cadeias alimentares, teias alimentares e níveis tróficos
290	3.2.2	As vias fotossintéticas das plantas angolanas
293	3.2.3	Produção primária em savanas mésicas
297	3.2.4	Biomassa vegetal e coberto arbóreo nas savanas mésicas
298	3.2.5	Herbivoria e consumo primário nas savanas africanas
303	3.2.6	Decomposição e ciclo de nutrientes

- 310 3.2.7 Dinâmica savana/floresta: o fogo como impulsionador de estados alternativos estáveis

325 **Capítulo 3.3**

Adaptações à vida no deserto do Namibe

- 326 3.3.1 Água: a moeda de troca da vida em ambientes desérticos
- 334 3.3.2 Adaptações ao calor do deserto
- 338 3.3.3 Competição por alimentos num ambiente de baixa produtividade
- 340 3.3.4 Mecanismos de defesa: camuflagem, engano, mimetismo, espinhos, venenos e comportamento social
- 346 3.3.5 Reprodução e sobrevivência em ambientes do deserto

357 **PARTE IV**

CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS DOS BIOMAS E ECORREGIÕES DE ANGOLA

363 **Capítulo 4.1**

O bioma de floresta húmida guinéu-congolesa

- 370 *As florestas húmidas guinéu-congolesas de Angola (Ecorregiões 1, 2 e 3)*
- 371 4.1.1 Definição e distribuição
- 373 4.1.2 Clima e microclima: o papel do nevoeiro (*cacimbo*) e da sombra
- 376 4.1.3 Estrutura fisionómica
- 378 4.1.4 Ciclos de crescimento da canópis florestal
- 381 4.1.5 Composição florística
- 386 4.1.6 Composição faunística
- 387 4.1.7 Mamíferos da floresta húmida
- 391 4.1.8 Interconexões entre plantas e animais

395 **Capítulo 4.2**

O bioma de floresta afromontana e do prado montano

- 397 *As florestas e os prados afromontanos de Angola (Ecorregiões 4 e 5)*
- 397 4.2.1 Florestas afromontanas (Ecorregião 4)
- 400 4.2.2 Prados afromontanos (Ecorregião 5)
- 402 4.2.3 Composição faunística das florestas e dos prados afromontanos

405 **Capítulo 4.3**

O bioma de savana mésica

407 *As savanas mésicas de Angola (Ecorregiões 6-11)*

407 4.3.1 Definição e distribuição

409 4.3.2 Paisagens, solos, o conceito de catena, termiteira e florestas subterrâneas

421 4.3.3 Clima e sazonalidade

422 4.3.4 Composição florística, estrutura fisionómica e fenologia

425 4.3.5 Composição faunística das savanas mésicas

426 4.3.6 Mamíferos das savanas mésicas angolanas

429 **Capítulo 4.4**

O bioma de savana árida

431 *As savanas áridas/eutróficas de Angola (Ecorregiões 12-14)*

431 4.4.1 As matas de mutiati de Angola (Ecorregião 12)

439 4.4.2 Matas da savana do Namibe (Ecorregião 13)

442 4.4.3 As savanas áridas costeiras (Ecorregião 14)

448 4.4.4 Composição faunística das savanas áridas

451 **Capítulo 4.5**

O bioma do deserto do Namibe

452 *O deserto do Namibe de Angola (Ecorregião 15)*

452 4.5.1 A idade e a evolução do deserto do Namibe

456 4.5.2 Paisagens e solos

459 4.5.3 Clima: o anticiclone do Atlântico Sul, a corrente de Benguela e o vento

463 4.5.4 Composição florística e fisionomia da ecorregião do deserto do Namibe angolano

467 4.5.5 Composição faunística do deserto do Namibe

475 **Capítulo 4.6**

O bioma do mangal

476 *Os mangais e os prados marinhos de Angola (Ecorregião 16)*

476 4.6.1 Definição e distribuição

477 4.6.2 Composição florística e fisionomia

479 4.6.3 Adaptações dos mangais aos solos alagados

480	4.6.4 Adaptações a alterações na salinidade
481	4.6.5 Adaptações reprodutivas
482	4.6.6 Prados de ervas marinhas
483	4.6.7 Composição faunística dos ecossistemas de mangais e dos prados de ervas marinhas
487	Capítulo 4.7
	A Zona de Escarpa de Angola
489	4.7.1 Sectores da Zona de Escarpa de Angola
493	4.7.2 Fauna de vertebrados da Zona de Escarpa
501	PARTE V
	SINOPSE E CONCLUSÃO
503	Capítulo 5.1
	Elementos-chave da ecologia terrestre angolana
504	5.1.1 Panorama geral: as forças tectónicas e climáticas globais que moldaram os biomas e a biota de Angola
507	5.1.2 Determinantes contemporâneos da estrutura e função dos ecossistemas em Angola
513	5.1.3 Padrões ecológicos à escala africana e angolana
515	5.1.4 Padrões à escala da paisagem em Angola
518	5.1.5 Teorias e conceitos ecológicos relevantes para a conservação das espécies angolanas
521	5.1.6 Conclusão: porquê a ecologia? Uma oportunidade para os jovens estudantes angolanos
523	Anexo – Nomes das espécies de vertebrados mencionadas neste livro
533	Glossário de termos ecológicos

ESTE LIVRO É DEDICADO À MEMÓRIA DE
JOÃO MANUEL SERÔDIO DE FIGUEIREDO FERREIRA DE ALMEIDA
09 DE OUTUBRO 1943 — 04 DE ABRIL 2024

João Manuel Serôdio foi o meu primeiro, e mais próximo, amigo e colega dos primeiros anos de uma iniciativa conjunta para promover o estudo e a protecção da biodiversidade única de Angola. O Dr. Serôdio provou ser uma pessoa da maior seriedade, lealdade e compromisso, contribuindo com a sua extraordinária paixão e energia para a causa da conservação da sua tão amada Angola. A inegável influência de que gozava junto dos seus muitos estudantes e pares serão o maior testemunho do seu trabalho.

PREFÁCIO

Angola é globalmente reconhecida e invejada pela riqueza dos seus biomas, ecorregiões, fauna e flora. Com *habitats* que vão das florestas húmidas de Cabinda ao ultradeserto do Namibe, Angola possui maior diversidade de ecossistemas do que qualquer outro país africano. Contudo, ao contrário de muitas outras nações africanas, dispõe de muito poucos recursos académicos (manuais escolares, manuais de formação) para apoiar os estudantes e os jovens investigadores que estudam os recursos biológicos do país – a sua “vida na terra”. Além disso, a maior parte dos livros publicados sobre a biodiversidade de Angola não está disponível em português. Um desafio crítico para estudantes e investigadores em Angola tem sido o facto de o inglês ser a língua internacional da Ciência.

Esta barreira ao desenvolvimento de uma nova geração de investigadores e técnicos motivados e qualificados, nas áreas da biodiversidade, conservação e desenvolvimento sustentável foi reconhecida por académicos tanto em Angola como em Portugal. Foram recentemente lançadas várias iniciativas ambiciosas com o intuito de resolver este obstáculo linguístico, encorajadas e apoiadas pelos Ministérios da Ciência, Tecnologia e Ensino Superior de ambos os países. A este respeito, o CIBIO (Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos da Universidade do Porto) deu um importante contributo.

O CIBIO tem como missão desenvolver investigação de nível internacional na área da biodiversidade, aumentar o conhecimento sobre as origens e a preservação da biodiversidade, e aplicar esse conhecimento na resolução de desafios sociais relacionados com as alterações climáticas e do uso da terra, a degradação ambiental, a perda e o uso sustentável da biodiversidade e da agrobiodiversidade, e a gestão, recuperação e utilização sustentável dos ecossistemas e dos seus serviços.

Ao longo da última década, as iniciativas do CIBIO em África foram aumentando rapidamente através de vários projectos colaborativos. Estes projectos incluem o Programa TwinLabs, a Cátedra da UNESCO “Vida na Terra”, e a transformação do CIBIO num Centro de Excelência – a Associação

BIOPOLIS – apoiado pela Comissão Europeia, pelo Ministério da Ciência português, através de entidades de financiamento nacional e regional, pelas Universidades do Porto e de Montpellier, e por múltiplos investidores do sector privado. Ao longo desta fase de crescimento, o CIBIO tem trabalhado em estreita colaboração com os seus parceiros angolanos de forma a garantir uma aposta forte nas necessidades prioritárias do país na Ciência, Tecnologia e Ensino Superior.

O primeiro TwinLab foi criado em Outubro de 2012, em Angola, no Instituto Superior de Ciências da Educação (ISCED) do Lubango, Huíla. Desde então, a rede TwinLabs expandiu-se através de acordos formais com instituições de ensino superior em Moçambique, Namíbia, África do Sul, Zimbabué e Botsuana. Estão em curso trabalhos preparatórios para a implementação, entre outros, de TwinLabs em São Tomé e Príncipe e na Guiné-Bissau. A Cátedra da UNESCO “Vida na Terra” foi criada em 2017, e a Associação BIOPOLIS em 2021.

Os resultados destas iniciativas incluem um número encorajador de novas publicações, tanto generalistas como técnicas, capazes de inspirar estudantes e de incentivar o público em geral a interessar-se e a apoiar a conservação da biodiversidade de Angola. Estas incluem *Biodiversidade de Angola – Ciência e Conservação: Uma Síntese Moderna*; *Sudoeste de Angola: Um Retrato da Terra e da Vida*; *50 Aves de Angola: Raridade e Endemismo*; e o livro actual, *Ecologia de Angola: Biomas e Ecorregiões Terrestres*. Cada um destes livros, publicados pelo CIBIO, está disponível em formato *e-book* de acesso livre, tornando-os facilmente acessíveis aos estudantes angolanos. Além disso, através da Cátedra “Vida na Terra” foram traduzidos para português, e publicados pelo CIBIO, dois livros – *Kits Pedagógicos sobre Biodiversidade*, da UNESCO –, tanto em capa dura como no formato *e-book*. Estes livros, ricamente ilustrados, são de elevadíssima qualidade técnica e facilitam introduções essenciais às ciências biológicas a estudantes do ensino secundário e superior.

A estreita colaboração entre os Ministérios da Ciência, Tecnologia e Ensino Superior de Angola e Portugal tem sido fundamental para o sucesso destas iniciativas conjuntas. Com a passagem do CIBIO para a nova Associação BIOPOLIS é nossa firme expectativa de que os nossos dois países venham a beneficiar de uma nova geração de cientistas da biodiversidade, preparados para enfrentar as necessidades de desenvolvimento dos nossos

países. Congratulamo-nos, pois, com a publicação do presente livro, que servirá de base a cursos avançados em Ecologia, Biodiversidade e Conservação nas universidades angolanas. Agradecemos e felicitamos o CIBIO/BIOPOLIS por mais um excelente contributo para a Ciência e Educação da biodiversidade angolana.

Setembro de 2021

Dra. Rosário Bragança Sambo,
Ministra do Ensino Superior, Ciência, Tecnologia e Inovação, Angola

Prof. Manuel Frederico Heitor,
Ministro da Ciência, Tecnologia e Ensino Superior, Portugal

PRÓLOGO

Há muitos anos que a necessidade de um manual escolar em língua portuguesa sobre os ecossistemas de Angola é reconhecida pelos académicos e profissionais da conservação do país. O presente livro resulta de conversas tidas com Vladimir Russo, Amândio Gomes, Fernanda Lages, Serôdio d’Almeida e Brian Huntley por ocasião do lançamento da obra *Biodiversidade de Angola*, em Luanda, em Abril de 2019. O evento marcou o lançamento de dois importantes livros sobre a biodiversidade angolana e as paisagens regionais, produtos das iniciativas dos TwinLabs CIBIO e da Cátedra “Vida na Terra”, da UNESCO. Um objectivo essencial destes projectos, concebidos e organizados pelo CIBIO, tem sido apoiar o desenvolvimento de instalações e ferramentas para a investigação e ensino da biodiversidade em Angola e noutros países lusófonos. Como director do CIBIO, solicitei ao coordenador do projecto *Biodiversidade de Angola*, Professor Brian Huntley, que preparasse uma síntese dos ecossistemas terrestres do país para ser usado como “manual do estudante”. Este livro ainda mais abrangente sobre a ecologia de Angola é uma consequência das nossas conversas.

Ecologia de Angola: Biomas e Ecorregiões Terrestres apresenta um relato detalhado da distribuição, estrutura e funcionamento dos biomas, ecorregiões e ecossistemas angolanos e das interacções de espécies vegetais e animais com o seu ambiente. Servirá como um recurso de aprendizagem para uso dos estudantes angolanos, desde a licenciatura aos níveis de pós-graduação. Pela primeira vez em África, um livro escolar sobre ecologia visou um só país, na sua língua. Os temas são abordados numa perspectiva fortemente africana, recorrendo a exemplos de conceitos, princípios e fenómenos ecológicos retirados das paisagens, ecossistemas e espécies angolanas. Além disso, o livro pretende desenvolver o conhecimento sobre os mecanismos que determinam as dinâmicas dos ecossistemas em resposta a alterações naturais ou causadas pelo homem. Este conhecimento revela-se essencial para o uso sustentável e conservação dos recursos naturais de Angola. O livro destina-se, assim, a ajudar não apenas os estudantes e o público

interessado, mas também os principais líderes responsáveis pelas políticas de planeamento e gestão do território.

O autor, o Professor Brian Huntley, tem estado activamente envolvido na investigação e conservação dos ecossistemas de Angola desde 1971. Ao longo dos últimos 50 anos, foi regularmente consultado pelas autoridades angolanas, por académicos e por agências de desenvolvimento internacional para aconselhamento e orientação. Desenvolveu e liderou várias expedições de jovens ecologistas angolanos e, mais recentemente, coordenou a compilação e publicação de uma abrangente síntese do conhecimento sobre a biodiversidade do país.

Professor Nuno Ferrand de Almeida
*Coordenador da Cátedra UNESCO “Vida na Terra”
e Director do CIBIO/Associação BIOPOLIS
Porto, Portugal*

AGRADECIMENTOS

Na preparação de um trabalho destinado aos actuais e futuros ecologistas angolanos, ficou desde logo claro que seriam necessárias orientações de colegas de toda a África Austral, especialmente de Angola. Os meus amigos de longa data – Serôdio d’Almeida, Vladimir Russo, Amândio Gomes, Pedro Vaz Pinto, Francisco Gonçalves e Martim Melo – foram generosos nos seus conselhos. No desenvolvimento da estrutura do livro, os ecologistas Pedro Beja, William Bond, Chris Hines, John Mendelsohn, Bob Scholes e Thomas Smith contribuíram com sugestões de grande valor.

A rápida expansão da literatura sobre a ecologia terrestre da África Austral facultou um recurso rico em conceitos desafiantes e evidências fascinantes, demasiadamente extenso para ficar reduzido a um único livro. Em contrapartida, a investigação publicada sobre os ecossistemas angolanos continua a ser embrionária, exigindo a utilização de exemplos de processos ecológicos e fenómenos dos países vizinhos. O apoio entusiástico de colegas de todo o continente, e além-fronteiras, foi, como tal, uma fonte de grande encorajamento. À medida que o conteúdo técnico dos capítulos foi evoluindo, foram contribuindo com materiais específicos, e as apresentações foram sendo enriquecidas por especialistas, líderes em áreas-chave da investigação. Agradece-se, em particular, o apoio dos seguintes cientistas:

- Francois Engelbrecht, Jasper Knight, Eckhart Freyer, António Martins, John Mendelsohn, Roger Swart, John Ward, Mike de Wit (geologia, geomorfologia, solos);
- Tristan Charles-Dominique, Gareth Hempson, Marc Stalmans, Brian van Wilgen (fogos e herbívoros);
- William Bond, Chris Hines, Bob Scholes (processos ecossistémicos);
- Richard Dean, Rogério Ferreira, Tertius Gous, Olivier Hardy, Thea Lautenschlaeger, Jean Maley, Martim Melo, Michael Mills, Ricardo Lopes (florestas guinéu-congolesas e afromontanas);

- Sally Archibald, Amândio Gomes, Francisco Gonçalves, André De Kesel, Pedro Vaz Pinto, Rasmus Revermann, François Malaisse, Bryan Shorrocks, Izak Smit, Nicola Stevens, Luís Veríssimo, Paulina Zigelski (savanas méticas e áridas);
- Patricia Craven, Joh Henschel, Norbert Juergens, Gert Kruger, Barry Lovegrove, Ernst van Jaarsveld (deserto do Namibe);
- Michel Morais, Carmen van Dunem, Kostadin Luchansky, Kellie Pendoley (mangais);
- Sonnel Grobbelaar, Hugo Fernandes (preparação de gráficos).

Estes colegas não apenas contribuíram com artigos científicos, imagens e fotografias originais, como reviram igualmente muitos dos capítulos. Em caso de lapsos ou interpretações incorrectas, a responsabilidade é somente minha. Agradeço a Carla Morais Pires a atenção ao detalhe e a sua paciência na tradução deste livro desafiante, e a Jorge Reis-Sá e à equipa da Arte e Ciência pelo produto elegante resultante das nossas energias conjuntas. Os meus agradecimentos especiais vão para Nuno Ferrand, por ter iniciado o projecto, e para Christopher Hines e John Mendelsohn, pelas discussões regulares. O conhecimento excepcional de Kenneth L. Tinley acerca das paisagens africanas influenciou a minha abordagem à ecologia dos ecossistemas ao longo da minha carreira. Agradeço à minha mulher, Merle, pelo apoio editorial crítico, e por partilhar, apoiar, desfrutar e resistir a meio século de *Angolaphilia*.

Brian John Huntley
CIBIO/Associação BIOPOLIS
Porto, Portugal

NOTAS EDITORIAIS

Definição de termos: os termos e conceitos importantes são indicados a negrito na primeira vez em que surgem, seguindo-se-lhes uma breve definição. Está também disponível, no final do livro, um Glossário de termos ecológicos. Os *termos vernaculares*: (*cacimbo, anhara, etc.*) são indicados através do recurso a itálico.

Nomes comuns: os nomes comuns de mamíferos seguem Beja *et al.* (2019), os das aves seguem Mills & Melo (2013), os dos répteis e os dos anfíbios seguem Marques *et al.* (2018). Quando os nomes comuns de animais e de plantas são usados genericamente (elefantes, acácias), não são grafados com inicial maiúscula.

Nomes científicos: o nome científico, em português e em inglês, de espécies vertebradas pode ser encontrado nas referências supracitadas e no Anexo. Os nomes das espécies de plantas seguem Barbosa (1970) e Figueiredo & Smith (2008). É usada a taxinomia tradicional de *Acacia* em detrimento da de *Vachellia* (para espécies com inflorescências capitadas e estípulas espinescentes) e *Senegalia* (para espécies com inflorescências tipo espiga e estípulas não-espinescentes) (Kyalangalilwa *et al.*, 2013).

Terminologia portuguesa: os tipos de vegetação seguem a terminologia de Barbosa (1970), mas com o uso de *bioma de florestas húmidas guinéu-congolesas*, *bioma de florestas e prados afromontanos*, *bioma de savanas méxicas* e *bioma de savanas áridas* para os principais biomas, e os termos *prados*, *savanas*, *matas*, *bosques* e *florestas* para os principais tipos fisionómicos.

Abreviaturas: as abreviaturas frequentemente usadas incluem Ma para milhões de anos; C₃, C₄ e CAM para vias fotossintéticas; PMA para precipitação média anual; TMA para temperatura média anual; e ZCIT para Zona de Convergência Intertropical.

Fotografias: os créditos de autoria são mencionados nas legendas das mesmas. As fotografias que não estiverem identificadas pertencem ao autor.

Gráficos: o autor dos gráficos é citado nas legendas.

A tradutora agradece a preciosa ajuda de Iúri Frias (MHNC-UP), José Manuel Grosso-Silva (MHNC-UP), Cristiana Vieira (MHNC-UP), Ricardo Lopes (CIBIO-inBIO, MHNC-UP), Francisco Álvares (CIBIO-inBIO, MHNC-UP), Rui Morgado (CIBIO-inBIO) e, claro, do autor, que se mostrou sempre disponível.

Referências: Notas editoriais

- Barbosa, L. A. G. (1970). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda.
- Beja, P., Vaz Pinto, P., Veríssimo, L., et al. (2019). The Mammals of Angola. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 357-444.
- Figueiredo, E., & Smith, G. F. (2012). *Common Names of Angolan Plants*. Inhlamba Books, Pretoria.
- Kyalangalilwa, B., Boatwright, J. S., Daru, B. H., et al. (2013). Phylogenetic position and revised classification of *Acacia* s.l. (Fabaceae; Mimosoideae) in Africa, including new combinations in *Vachellia* and *Senegalia*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 172: 500-523.
- Marques, M. P., Ceríaco, L. M. P., Blackburn, D. C., et al. (2018). *Diversity and Distribution of the Amphibians and Reptiles of Angola*. California Academy of Sciences. San Francisco, 501 pp.
- Mills, M.S.L. & Melo, M. (2013). *The Checklist of the Birds of Angola*. Associação Angolana para Aves e Natureza (Aves Angola), Luanda, 75 pp.

PARTE I
INTRODUÇÃO AOS BIOMAS
E ECORRÉGIÕES DE ANGOLA

PARTE I

INTRODUÇÃO AOS BIOMAS E ECORREGIÕES DE ANGOLA

Contexto: Angola – um continente num só país

“Angola ocupa apenas 4% da superfície terrestre do continente africano, embora seja o país africano que possui o maior número de biomas. É o segundo país em termos do número de ecorregiões representadas dentro das suas fronteiras. Tem ecossistemas tão diversos que vão das florestas húmidas do Maiombe de Cabinda às dunas desérticas do Namibe, passando tanto pelas infindáveis savanas e matas do Cuando Cubango como pelos minúsculos fragmentos de florestas de montanha dos vales mais elevados do morro do Moco, no Huambo. A palanca-negra-gigante, um dos mamíferos mais magníficos do mundo, existe somente em Angola.”

Sua Excelência João Manuel Gonçalves Lourenço,
Presidente da República de Angola

No parágrafo de abertura do seu Prefácio ao livro *Biodiversidade de Angola* (2019), o Presidente João Lourenço sintetiza a magia das riquezas biológicas e ecológicas de Angola. Para os ecologistas, Angola representa verdadeiramente “um continente num só país”. É o laboratório vivo perfeito para a investigação da estrutura e do funcionamento dos ecossistemas africanos, sejam eles florestas húmidas, desertos, savanas, prados montanos ou os mangais que revestem as fozes dos rios Cuanza e Congo. Em parte alguma do continente se encontra uma tal diversidade ecológica.

Esta introdução apresenta um breve esboço do que espera o estudante com o espírito mais curioso. É um retrato da biodiversidade e dos ecossistemas de Angola suficiente para estimular o interesse, mas sem tentar responder à multitude de questões que surgem quando se observa a paisagem em permanente mudança. Um primeiro passo é reconhecer a variedade de biomas revelados à medida que nos deslocamos de Cabinda ao Cuando Cubango, ou desde as altitudes do morro do Moco ao deserto costeiro do Iona.

Dada a importância fulcral neste livro dos conceitos de bioma e ecorregião, torna-se necessário definir desde logo estes termos.

- Um bioma é uma grande unidade de *habitats* estrutural e funcionalmente semelhantes, os quais partilham clima, solo e factores de perturbação.
- Biomas como florestas húmidas equatoriais, savanas tropicais, prados temperados e desertos, ocorrem em muitos continentes, mas frequentemente com composições florais e faunísticas muito diferentes. São as unidades ecológicas que reconhecemos nas imagens satélites.
- Uma ecorregião é uma grande unidade de terra ou de água que contém um conjunto distinto de espécies, *habitats* e processos, e cujos limites tentam representar a extensão original das comunidades naturais antes de alterações significativas no uso do solo.
- Biomas e ecorregiões, por sua vez, são conjuntos de muitos ecossistemas, contendo, eles próprios, múltiplas espécies.

A bacia do Congo detém a segunda maior área de floresta tropical húmida do planeta, ficando apenas atrás da Amazónia. Na margem sudoeste da bacia do Congo encontram-se as florestas do Maiombe de Cabinda, do Gabão e da República do Congo. O Maiombe angolano tem, pelo menos, 14 espécies de primatas, desde gorilas e chimpanzés até ao pequeno talapoin. Ocorrem igualmente várias centenas de espécies de aves e mais de duas mil espécies de plantas. Os antílopes incluem cinco espécies de cabras-do-mato – para além do mais pequeno, o cabrito-do-rio, parecido com os cervídeos –, búfalos-de-floresta e elefantes-de-floresta. Os seus anfíbios e répteis aguardam por um levantamento detalhado, tal como as suas ricas faunas de borboletas e libélulas. Sobre a sua ecologia, ainda não foi levado a cabo qualquer estudo. Em termos de levantamentos biológicos, é a *terra incógnita* de Angola.

A sul do Maiombe, de Cabinda ao Cunene, situa-se a escarpa angolana. Este importante pilar topográfico entre as planícies costeiras, a Cadeia Marginal de Montanhas e o alto planalto é de especial importância ecológica. Proporcionando um declive íngreme de paisagens e *habitats* entre a costa árida e o planalto húmido, a Zona de Escarpa tem sido há muito reconhecida como um centro de evolução e especiação. Com um mosaico

denso de florestas, matas, bosques, savanas e prados, a escarpa forneceu um refúgio para espécies das planícies áridas e do planalto húmido durante as alterações climáticas do Pleistocénico – as “Idades do Gelo” do hemisfério norte que atingiram a África tropical, alternando com períodos ora mais húmidos ora mais secos.

Acima da escarpa estão os picos altos de Angola – Moco, Mepo e Namba. Aqui o clima mais frio e húmido proporciona condições para manchas remanescentes de floresta afromontana. Esta distinta divisão fitogeográfica estende-se como um arquipélago de manchas florestais dos planaltos da Etiópia, descendo as montanhas do Arco Oriental do Quénia e da Tanzânia, ao longo das escarpas do Malawi, de Moçambique e da África do Sul até à Cidade do Cabo. Após uma distância de 2000 km através da Namíbia, as florestas afromontanas voltam a aparecer nas terras altas das províncias da Huíla, Huambo, Benguela e Bié. Estes fragmentos florestais remotos e altamente ameaçados são o *habitat* de muitas espécies de aves, répteis, anfíbios, invertebrados e plantas endémicas de Angola, ou têm parentes próximos noutros ecossistemas afromontanos na África Oriental, Austral e Ocidental. Representam florestas muito mais extensas durante os períodos mais húmidos do Pleistocénico, devidamente descritos como fornecendo “impressões digitais do passado”.

A proporção maior de Angola, mais de dois terços da sua área de superfície, é ocupada por savanas méxicas, conhecidas internacionalmente como “matas de miombo”. Este bioma cobre a maior parte do planalto e as grandes peneplanícies do Congo e Zambeze – paisagens ligeiramente ondulantes que se estendem dos planaltos de Malange, Huambo, Benguela e Bié até à Lunda, Moxico e Cuando Cubango. A precipitação, que vai desde os 650 aos 1400 mm por ano, é sazonal, caindo no pico do Verão. Bosques altos de árvores de folha caducifólia, geralmente espécies de *Brachystegia* e *Julbernardia*, alternam com vales de gramíneas (*mulolas*) juntamente com linhas de drenagem, com galerias florestais ocasionais (*muxitos*) que ocupam solos húmidos, mas bem drenados. O *miombo* tem a sua fauna característica, que incluiu espécies de antílopes como a palanca-negra-gigante, a palanca-ruana, o puco, o oribi e o tchicolocossi. Os solos são pobres em nutrientes, e as gramíneas são de fraca qualidade para os herbívoros, por isso estas savanas méxicas suportam baixa biomassa de mamíferos.

São moldadas pelas queimadas regulares, sendo o fogo o grande consumidor das savanas africanas.

A sudoeste, e para norte ao longo da faixa costeira quente, dominam as savanas áridas, as matas e os balcedos. Aqui a precipitação é altamente errática, variando entre os 250 e os 650 mm por ano. Uma comunidade típica é a da árvore *Colophospermum mopane* (*mutiati*) que existe nos solos ricos das províncias do Cunene, Namibe e Benguela. Ao longo da costa, vêem-se muitas espécies lenhosas, robustas, secas, resistentes de *Acacia*, *Combretum*, *Commiphora*, *Euphorbia* e *Sterculia*. Por todas as savanas áridas, do Cunene a Cabinda, a árvore mais proeminente é o imbondeiro *Adansonia digitata*. Os arbustos e as gramíneas das savanas áridas, existentes nos solos ricos, são altamente nutritivos e, nos últimos séculos, sustentaram grandes manadas de herbívoros como bois-cavalos, búfalos, zebras, olongos, gungas, impalas, elefantes e rinocerontes-negros. Estas manadas foram severamente reduzidas e o nicho herbívoro encontra-se agora preenchido por gado e cabras.

É no deserto do Namibe que se encontra o extremo das condições ambientais mais severas. Da fronteira namibiana da foz do Cunene, a componente angolana deste antigo deserto estende-se para norte como uma faixa estreita, não apresentando nunca mais de 80 km de largura, até ao rio Carunjamba, a sul de Lucira. Enquanto os geógrafos definem um deserto como uma área que recebe menos de 250 mm de precipitação por ano, o Namibe recebe, geralmente, menos de 150 mm. Caracteriza-se melhor pelas espécies vegetais e animais e pelas suas adaptações para a vida em condições hiperáridas do que pela precipitação que recebe. As planícies de cascalho, os solos de calcreto e os morros rupícolas do Namibe são o *habitat* da *Welwitschia mirabilis*, penetrando pelo interior em lugares com um nível de precipitação ligeiramente mais elevada. As bacias intermontanas, com prados e savanas áridas, são ocupadas por órix, cabras-de-leque e zebras-de-montanha-de-hartmann, caxines, olongos e, raramente, elefantes-da-savana e rinocerontes-negros (agora extintos) nas colinas arborizadas por baixa da escarpa. Os antílopes movimentam-se de uma zona para a outra de acordo com os padrões de precipitação, muitas vezes deslocando-se mais para o interior à medida que os recursos alimentares se vão esgotando durante os períodos secos. O deserto também abriga muitos répteis e invertebrados especializados. Todas as espécies de animais e plantas fazem um bom uso

do nevoeiro que se desloca para o interior da corrente fria de Benguela, em locais onde acresce mais de cinco vezes a humidade recebida de precipitação, frequentemente inferior a 30 mm por ano.

Num cenário de diversidade de biomas e de ecossistemas, pode esperar-se uma grande riqueza de espécies. O inventário angolano de plantas vasculares é agora superior a 6850 espécies. Os mamíferos somam 291 espécies, as aves 940, os répteis 278 e os anfíbios 111. Dos grupos invertebrados, apenas as borboletas (792 espécies) e as libélulas (260 espécies) foram inventariadas. Ainda há muito a aprender sobre a diversidade de alguns táxones, especialmente invertebrados, mas mesmo os répteis e anfíbios contribuem, todos os anos, para a ciência com novas espécies descritas.

Embora se tenham feito bons progressos no inventário da biodiversidade de Angola, muito poucos estudos, para além dos existentes sobre a palanca-negra-gigante e dos levantamentos da vegetação, foram iniciados acerca da ecologia das espécies ou dos ecossistemas individuais, nada havendo sobre processos de ecossistemas como a produção primária, o consumo e a decomposição, ou sobre transferência de energia, água e nutrientes. As oportunidades de investigação são diversas, entusiasmantes e prontas para a acção. É na nova geração de ecologistas angolanos que se depositam agora todas as expectativas.

Referências: Parte I Introdução aos biomas e ecorregiões de Angola

Lourenço, J. (2019). Foreword. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.) (2019). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature, 549 pp.

CAPÍTULO 1.1

OPORTUNIDADES E ABORDAGENS AO ESTUDO DA ECOLOGIA ANGOLANA

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *O papel crítico de um conhecimento ecológico na obtenção de uma utilização sustentável da biosfera;*
- *O que entendemos pelo termo ecologia, o seu âmbito interdisciplinar e a necessidade de uma perspectiva africana;*
- *Por que razão precisam de ser estudadas as escalas espaciais e temporais e a integração de sucessivos níveis de organização biológica;*
- *A importância de compreender os processos de evolução e adaptação na formação da composição das comunidades;*
- *Porque o todo ecológico é maior do que a soma das suas partes;*
- *A base da investigação – o método científico – e a sua aplicação em estudos ecológicos;*
- *A estrutura deste livro em etapas faseadas de um processo de aprendizagem;*
- *Como usar este livro no desenvolvimento de conhecimento, compreensão e uma carreira em ecologia.*

Contexto: Porquê a Ecologia? Interacções homem/ambiente

Este livro tem um propósito pragmático. Foi escrito para estudantes angolanos, jovens e menos jovens, para os ajudar a conhecerem, entenderem e valorizarem a admirável vida natural e as paisagens do país. Este livro visa introduzir o aluno na ciência e na prática da ecologia, ao descrever exemplos de características e conceitos fundamentais que se relacionam com os ecossistemas terrestres de Angola, com a sua estrutura e funcionamento. O objectivo está em proporcionar um conhecimento duradouro daquilo que é especial nos ecossistemas angolanos, em capítulos sucintos e ilustrados com exemplos acessíveis.

Por que razão a compreensão da ecologia é crítica para o desenvolvimento sustentável de Angola? A resposta é fácil de prever se tivermos em conta que a sua população humana aumentou de 6,5 milhões na altura

da independência, em 1975, para 32,8 milhões, em 2022. Ao ritmo actual de crescimento, a população ultrapassará os 50 milhões por volta de 2035. Por ocasião da independência, mais de 80% da população humana era constituída por comunidades rurais de agricultores de subsistência, mas, actualmente, 67% da população vive em cidades e vilas e apenas 33% nas zonas rurais. Estas mudanças demográficas acentuadas tiveram um impacto significativo, e muitas vezes negativo, no meio ambiente. Em situações urbanas, a poluição, através da eliminação imprudente de resíduos sólidos, e a erosão, devido a uma má gestão das águas, resulta em problemas graves. Nas zonas rurais, a perda de florestas e de coberto arbóreo (para fornecer o carvão como principal recurso energético nacional para as famílias urbanas), a extinção das populações de mamíferos (através do comércio de carne de caça), a aceleração da erosão dos solos (através de operações mineiras e de práticas agrícolas insustentáveis) e a transformação das comunidades vegetais devido à sua eliminação pela agricultura ou por queimadas florestais repetidas, extensas e descontroladas, para além do impacto das plantas invasoras, respondem pela perda severa do potencial produtivo das paisagens. A estes impactos há que acrescentar o das dinâmicas globais, sobretudo os impactos das alterações climáticas. Estas interacções homem-ambiente são descritas numa série de Caixas no final dos capítulos, demonstrando por que razão a compreensão ecológica da estrutura, funcionamento e vulnerabilidades dos ecossistemas do país é tão decisiva para alcançar o bem-estar sustentado do povo angolano.

1.1.1 A ciência e a prática da ecologia

Um ecologista é uma pessoa imbuída de uma curiosidade insaciável sobre o funcionamento de todos os seres vivos. Os grandes exploradores naturalistas europeus do século XIX – Alexander von Humboldt (1769-1859), Charles Darwin (1809-1882) e Alfred Russel Wallace (1823-1913) – eram apaixonados pela busca do conhecimento, mas, em particular, pelo motivo de certas espécies terem sido encontradas em regiões específicas do globo e não noutras. Foram os pioneiros da ecologia. O termo “ecologia” foi descrito, pela primeira vez, como o estudo da “economia da natureza” (Haeckel, 1866) e **ecologia** é hoje definida como “o estudo científico da

distribuição e abundância de organismos, e as interacções que determinam essa distribuição e abundância”.

UMA CIÊNCIA INTERDISCIPLINAR

Nos dois séculos da sua gestação e desenvolvimento, a ecologia tornou-se uma **ciência** multi e **interdisciplinar**, levada a cabo por investigadores em campos tão diversos como as reacções bioquímicas dentro das bactérias que fixam azoto – para os hábitos alimentares dos elefantes – e a influência do eixo inclinado de rotação da Terra na passagem das estações do ano. Tanto os interesses orientados para a curiosidade como os interesses aplicados estimulam os estudos ecológicos. O trabalho dos insectos polinizadores na fertilização das orquídeas tropicais revela-se tão fascinante para um ecologista, como a resiliência dos sistemas socioeconómicos, face aos impactos das alterações climáticas globais, é para outro.

A ecologia tem as suas raízes no início do século XIX nos trópicos – através do pensamento revolucionário de Humboldt, Darwin e Wallace. A teoria da evolução através de selecção natural é uma pedra angular da ecologia. Humboldt procurou explicações para a distribuição de formações de vegetação na altitude e no clima; Darwin procurou entendimento, estudando peças cada vez mais pequenas do *puzzle* da vida, num mundo impelido pela competição e selecção ao nível das espécies; Wallace explorou a vida à escala planetária, em que o mundo é uma teia de interdependências (Flannery, 2010).

APRESENTAÇÃO DE UMA PERSPECTIVA AFRICANA

Estas perspectivas gerais foram evoluindo para conceitos ecológicos ainda mais específicos, nas latitudes temperadas do Norte, por Andreas Schimper (1856-1901), Arthur Tansley (1871-1945), Frederick Clements (1874-1945) e outros no início do século XX. A partir da década de 1950, a ciência acelerou rapidamente na América do Norte e na Europa, de onde surgiam grande parte dos conceitos e exemplos citados nos manuais escolares sobre ecologia. Alguns conceitos desenvolvidos em latitudes temperadas são de relevância limitada para os ecossistemas africanos tropicais, e por isso este livro apresenta uma **perspectiva** deliberadamente **africana**. Nas últimas décadas tem-se assistido ao desabrochar da investigação ecológica na América do Sul e Central, na Australásia e na África Austral. Em Angola, os pioneiros da investigação em biodiversidade angolana

deram importantes contributos – Welwitsch (Swinscow, 1972), Anchieta (Andrade, 1985), Gossweiler (Gossweiler & Mendonça, 1939), Jessen (1936), Barbosa (1970), Monteiro (1970) e Machado (1995). Uma vez que cientistas e governos reconhecem a importante relação entre biodiversidade, saúde ambiental e desenvolvimento socioeconómico e sustentabilidade, verifica-se, actualmente, um investimento cada vez maior na investigação ecológica em todo o continente africano.

ESCALAS NO ESPAÇO E NO TEMPO

A ecologia é uma ciência integrativa que trabalha em **escalas espaciais e temporais múltiplas**, desde o organismo individual à biosfera. Os ecologistas examinam, ao nível de cada planta ou animal, como as características relativas à morfologia, fisiologia e comportamento determinam a capacidade de um indivíduo **sobreviver, crescer e reproduzir-se**. Níveis sucessivos de organização – indivíduo, população, comunidade, ecossistema, paisagem, ecorregião, bioma, biosfera – funcionam em escalas espaciais e temporais diferentes, porém encontram-se intimamente ligados através de interacções, positivas e negativas, que determinam a sua dinâmica.

UMA BASE EVOLUTIVA

Porque a ecologia é fundamentalmente sobre as consequências da **selecção natural** na evolução das **adaptações** ao ambiente, que se baseiam na transferência diferencial do material genético de uma geração para outra, a unidade básica da ecologia é frequentemente considerada como o indivíduo. Esta ideia segue o pensamento do geneticista russo/americano Teodósio Dobzhansky (1900-1975), que afirmou: “Nada na biologia faz sentido, excepto à luz da evolução” (Dobzhansky, 1973). Townsend, Begon & Harper (2008), no seu vasto livro sobre ecologia, acrescentou uma nota de advertência: “Mas igualmente muito pouco na evolução faz sentido excepto à luz da ecologia: a ecologia fornece a indicação cénica através da qual a ‘peça evolutiva’ é realizada. Ecologistas e biólogos evolucionistas precisam da total compreensão das disciplinas uns dos outros para que padrões e processos fundamentais façam sentido.” Uma outra perspectiva interessante sobre ecologia é a do ecologista da floresta tropical T. C. Whitmore (1998): “A ecologia como ciência está sempre à procura de generalizações para que a desconcertante diversidade da Natureza faça sentido.”

PROPRIEDADES INDIVIDUAIS E EMERGENTES

Muitos estudos de campo e laboratoriais focam-se ao nível das espécies – de que modo uma única espécie interage com o ambiente –, o que é conhecido como **autoecologia**. O estudo do modo como as espécies interagem entre si ao nível do ecossistema e a níveis mais elevados de integração – populações e comunidades – é referido como **sinecologia** – que será o foco da atenção neste livro. Cada nível sucessivo da hierarquia coloca diferentes exigências na abordagem da investigação – escalas tanto do tempo como do espaço são considerações fundamentais para o planeamento da investigação ecológica. Um conceito importante na ecologia é o das **propriedades emergentes** que podem ser observadas, medidas e previstas, operando em diferentes escalas espaciais e temporais. As propriedades emergentes são geralmente definidas como um **resultado** derivado de um conjunto de variáveis em interacção que têm uma propriedade, não do indivíduo, mas que emergem das interacções colectivas de muitos indivíduos diferentes dentro do sistema. Está em jogo o conceito de **o todo ser maior do que a soma das partes**. Exemplos incluem o **microclima** criado por uma comunidade de árvores florestais frondosas, o desenvolvimento de **material combustível** por gramíneas em ecossistemas de savana, ou a influência no solo da física e da química e de vegetais e de comunidades de animais pelas actividades das colónias de térmitas. Em resumo, uma propriedade emergente é uma propriedade que um sistema complexo – não membros individuais – apresenta, como resultado de múltiplas interacções.

PROCESSOS FUNCIONAIS

Reconhecer a importância da **escala** é um requisito fundamental para o desenvolvimento de um conhecimento ecológico. Dentro de um **ecossistema** (componentes vivos e não vivos de um sistema ecológico funcional) **processos de ecossistema** específicos como a fotossíntese, os fluxos energéticos, a água e o ciclo de nutrientes, o crescimento, a reprodução, a sobrevivência, a adaptação e a evolução – operam em escalas de tempo de segundos a milhões de anos. Todos os ecossistemas estão, em última análise, interligados através das suas **interacções** – como a troca de materiais e energia – através de escalas da biosfera, da atmosfera, da hidrosfera e da geosfera. Para compreender estas escalas múltiplas e ligações íntimas,

os ecologistas terrestres têm de colaborar com especialistas da Terra, das ciências oceânicas e atmosféricas, e das ciências sociais e económicas.

CIÊNCIAS DA TERRA E DA BIODIVERSIDADE

O mundo da investigação ecológica vai, assim, desde a “**ciência da biodiversidade**”, ao nível dos indivíduos e das populações, em que a competição é enfatizada, à escala planetária, “**a ciência do sistema da Terra**”, em que a teia de interdependências é o foco. Embora muitos estudos se relacionem com características razoavelmente estáticas – como os padrões e a composição dos solos e da vegetação –, outros factores como taxas fotossintéticas, padrões de pastoreio, frequência e intensidade do fogo, e relações predador/presa estão em constante mudança. Os estudos ecofisiológicos podem ser realizados em laboratórios com interações e cronogramas de hora em hora ou diários, enquanto os fenómenos ao nível do ecossistema, como os impactos das queimadas na estrutura do ecossistema, precisam de **estudos de campo a longo prazo** durante muitas décadas. Tanto as **experiências** laboratoriais como as de campo são necessárias na procura de **mecanismos** – a **causa** – dos padrões observados.

ESTABILIDADE E HETEROGENEIDADE

A importância da escala está também ligada ao padrão e a irregularidades nas comunidades e nos ecossistemas, e ao papel de **heterogeneidade**, a última fonte de riqueza da biodiversidade e da resiliência dos ecossistemas. Uma irregularidade espacial (heterogeneidade) em escalas diferentes permite que um sistema absorva perturbações repentinas. Conceitos de escala, irregularidades, heterogeneidade, redundância e resiliência são fundamentais para a compreensão e gestão eficaz dos ecossistemas, como demonstrado no século de investigação sobre sistemas complexos, como o Parque Nacional Kruger, na África do Sul, os estudos de longo prazo do Serengeti, da Tanzânia e o programa de investigação de savana, de 40 anos, em Lamto, na Costa do Marfim.

O MÉTODO CIENTÍFICO

Na base da investigação ecológica está o **método científico**. Desde o tempo de Humboldt que significa a observação e a medição feita de forma cuidadosa e repetida, a definição de perguntas, a recolha de provas, a formulação

de **hipóteses** que procuram dar respostas às perguntas e prever os resultados dos fenómenos e, posteriormente, a testagem repetida de tais hipóteses. Quando as sucessivas tentativas de refutar uma hipótese falham, pode tornar-se um princípio. Uma vez aceite pela comunidade científica, pode ser adoptada como uma teoria ou, em última instância, uma **lei**. Uma **teoria** é um conjunto integrado de hipóteses que, no seu todo, explicam um grupo cada vez mais alargado de observações em vez de uma única hipótese. Contudo, é necessária uma palavra de cautela. Na ecologia, a maior parte das hipóteses são vistas como desafios que estimulam a mente, que dão estrutura aos debates, que servem de desafios a novas investigações. Não devem tornar-se fins em si mesmo. A figura 1.1.1 apresenta uma representação simples do método científico.

MODELOS E SIMULAÇÕES

Devido à complexidade das escalas e dos processos, os ecologistas usam **modelos** – representações simplificadas de sistemas reais. Um modelo começa com uma declaração descritiva acompanhada por múltiplas observações, como a teoria da evolução de Darwin. Pode ser um gráfico intuitivo e conceptual, com “caixas e setas”, indicando um conjunto plausível de ligações entre os componentes de um ecossistema, como as simples redes alimentares. Os modelos mais sofisticados incorporam informação quantitativa e produzem simulações matemáticas preditivas. Os modelos são mais eficazes quando o objectivo do modelo é explícito. Não se deve esperar que substituam o pensamento focado. Todos os modelos devem ajudar a estruturar o pensamento e a elucidação. Como exemplos citados em muitos capítulos deste livro demonstram, a ecologia é ainda um **trabalho em curso**. No essencial, a ecologia é um processo iterativo de **aproximação sucessiva** à verdade, procurando eliminar, de forma constante e rigorosa, interpretações incorrectas de padrões naturais e de fenómenos, e encontrar conclusões em que possamos confiar.

A prática da ecologia evoluiu desde a sua origem, assente na curiosidade sobre a história natural, para as inúmeras disciplinas com importância directa para o desenvolvimento socioeconómico. Percorrendo os abrangentes domínios das ciências ambientais – desde a análise do impacto ao ordenamento do território e à gestão das áreas de conservação – a teoria ecológica ajuda a identificar respostas a questões complexas. O desenvolvimento

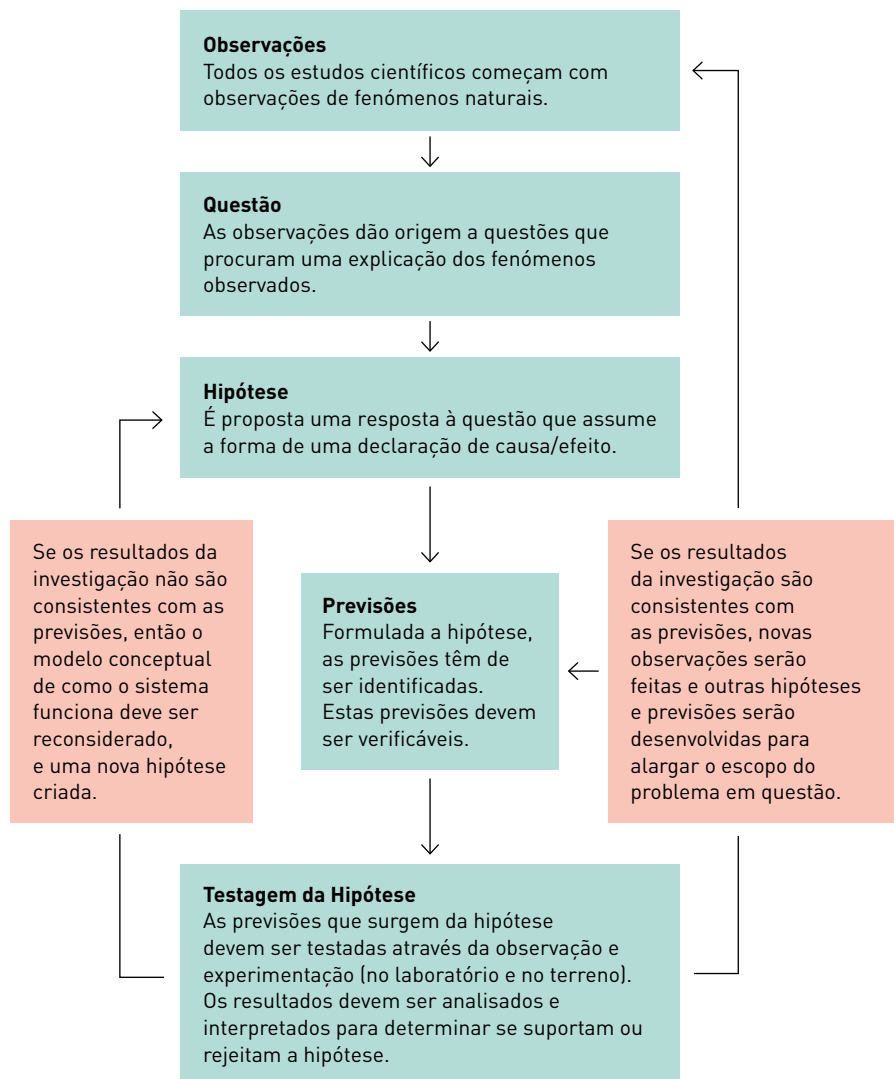


Figura 1.1.1 Modelo de método científico. A partir de Smith & Smith (2015). *Elements of Ecology*. (9th Edition). Pearson, Boston.

de sistemas socioeconómicos resilientes, a quantificação do valor económico dos serviços dos ecossistemas e a melhoria da utilização sustentável de recursos e da governação assenta numa boa compreensão ecológica. A ecologia é um campo que emprega milhares de profissionais na África

Austral – na gestão de áreas de conservação, na agricultura, na silvicultura, na gestão de recursos marinhos e na política ambiental.

ECOLOGIA COMO CARREIRA

A ecologia é uma **oportunidade de carreira** que requer empenho, paixão e compreensão pelas características, factos e conceitos essenciais apresentados neste livro. Angola ferve de oportunidades para o jovem ecologista: é um país com horizontes ilimitados para a mente curiosa.

1.1.2 Estrutura da presente introdução à ecologia terrestre

Neste livro, são abordados vários tópicos e questões inter-relacionadas:

- Quais são as principais características dos biomas e ecorregiões de Angola?
- Quais as forças físicas e biológicas que determinam a distribuição e abundância das espécies?
- Por que razão os ecossistemas e as suas espécies constituintes ocorrem onde ocorrem?
- Como é que as plantas e os animais se adaptaram a condições ambientais específicas?
- Como funcionam os ecossistemas angolanos enquanto sistemas integrados e dinâmicos?
- Por que razão a compreensão da ecologia é crítica para o desenvolvimento sustentável de Angola?

Ao abordar estas questões, a estrutura deste livro não segue a dos manuais tradicionais de ecologia, que proporcionam uma cobertura por etapas da organização do sistema, desde indivíduos a populações até comunidades e ecossistemas, e interações desde o nascimento, a morte, competição e predação, e processos como fluxos de energia e matéria através dos ecossistemas. A ênfase está no meio ambiente de Angola, que o estudante pode encontrar no terreno, idealmente nos parques nacionais do país, onde exemplos da estrutura e dinâmica dos ecossistemas podem ser experimentados *in situ*.

Cada capítulo apresenta um cabeçalho com uma série de afirmações que se prendem com as lições a aprender no decurso do capítulo. Uma introdução a cada capítulo proporciona contexto ao tema e, em alguns casos, faz-se referência aos fundadores dos conceitos ecológicos de modo a proporcionar um fundo histórico ao desenvolvimento da ciência da ecologia. Conceitos complexos ou fenómenos únicos são apresentados em destaques (**Caixas**). O objectivo das Caixas é dar profundidade a temas que são de aprendizagem fundamental, sem interromper o fluxo da estrutura do capítulo.

De um modo mais genérico, este livro segue uma série de questões-chave, como as que se abordam seguidamente, questões que acabam por ser reunidas nos biomas e ecorregiões do país. A cobertura de tópicos não abrange especificamente a importante disciplina da biologia da conservação, que encontra uma excelente referência em Wilson & Primack (2019).

O QUÊ E ONDE?

Saber “o quê” e “onde” é o primeiro passo. A introdução aos biomas, ecorregiões e à biodiversidade de Angola na Parte I serve para demonstrar a sua riqueza e as oportunidades para um estudo mais aprofundado. Uma tabela de biomas africanos faculta um ponto de entrada para o leitor desenvolver uma **perspectiva continental**. Compreender a estrutura, a composição e a distribuição dos ecossistemas requer conhecimento de muitos **termos e conceitos ecológicos**, um passo que, no início, pode parecer desafiante. Como tal, a Parte I introduz termos básicos que serão usados repetidamente ao longo do livro. Os termos ecológicos são meramente ferramentas que servem para comunicar mensagens consistentes. Ao longo do texto, os termos-chave são destacados em negrito, associados a uma definição sucinta do termo fornecido no Glossário.

PORQUÊ?

Seguindo um esboço dos biomas e das ecorregiões de Angola, o passo seguinte é levar à percepção dos factores e processos que determinam a estrutura e distribuição destes sistemas complexos. Isto surge na Parte II ao ser feita uma revisão das **forças** – clima, geologia, hidrologia, solos, fogo e herbivoria – que determinam por que razão as espécies vivem onde vivem e porque é que as suas distribuições estão limitadas a condições específicas

de sobrevivência, crescimento e reprodução. Estes elementos são os instrumentos fundamentais que um ecologista precisa de compreender antes de se aproximar da paisagem viva – o local do trabalho final de um ecologista.

COMO?

Com um conhecimento básico do “quê”, do “onde” e do “porquê” das espécies e da distribuição de ecossistemas e da abundância podemos olhar para o “como”. A Parte III explora o modo como as plantas e os animais interagem dentro das espécies, entre espécies e com os seus ambientes, de modo a formar os **padrões** que vemos na natureza. Em suma, que **adaptações** morfológicas, fisiológicas e comportamentais evoluíram de forma a sobreviverem e a prosperarem nas diversas paisagens de Angola? Conceitos gerais na estrutura, função e dinâmica do ecossistema são discutidos com base em **princípios ecológicos**, e ilustrados com exemplos de Angola e de outros países africanos. Com base neste conhecimento, podemos passar para os **mecanismos** que operam ao nível do ecossistema. Vamos analisar, por exemplo, os processos de energia, água e via de nutrientes, os ecossistemas de savana, a adaptação à aridez dentro do bioma do deserto e as questões de especiação no âmbito do bioma florestal. Todos os processos são determinados por princípios básicos da física e da química, e moldados por interações biológicas.

CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS DOS BIOMAS E ECORREGIÕES DE ANGOLA

A Parte IV proporciona uma análise mais detalhada dos biomas e das ecorregiões de Angola, olhando de perto não apenas para as suas características, distribuição e estrutura, mas também para a evolução de **padrões e processos**. Características invulgares, únicas nas paisagens angolanas ou regionais, são usadas para demonstrar a importância tanto da investigação aplicada como daquela que é impelida pela curiosidade. Estas incluem o padrão de catenas da vegetação e do solo, de termiteiras como *hotspots* de nutrientes, as possíveis explicações para os “círculos de fadas” no Namibe e das “florestas subterrâneas” no miombo.

SINOPSE: ELEMENTOS-CHAVE DA ECOLOGIA TERRESTRE ANGOLANA

A Parte V apresenta uma breve síntese das principais mensagens que o estudante deve compreender e adotar à medida que explora e estuda as

diferentes paisagens de Angola. Estes elementos da ecologia são os pilares do processo de aprendizagem. A evolução das paisagens de Angola, as forças contemporâneas da estrutura do ecossistema, função e padrões, bem como as teorias gerais relevantes para a conservação da fauna, flora, ecossistemas e sistemas de suporte de vida humana de Angola são aqui delineadas.

1.1.3 Como utilizar este livro: inter-relações e mensagens recorrentes

Não se pretende que toda a amplitude da ciência da ecologia seja abordada nesta breve síntese dos biomas e das ecorregiões de Angola, e de conceitos ecológicos seleccionados. Para um estudo mais abrangente da ecologia, os inúmeros manuais escolares prontamente disponíveis são excelentes e devem ser consultados para um maior aprofundamento. (Du Toit *et al.*, 2003; Levin *et al.*, 2012; Owen-Smith, 2021; Shorrocks & Bates, 2015; Smith & Smith, 2015; Townsend *et al.*, 2008; Whitmore, 1998; Wilson & Primack, 2019.) Encontram-se referenciados no final de cada capítulo, facultando-se uma pré-selecção de manuais escolares seleccionados e trabalhos de investigação. Devido à interligação de conceitos e processos ecológicos, serão indicadas referências cruzadas ao longo do livro. Um grande desafio para os estudantes é a multiplicidade de termos que precisam de ser entendidos e, por esta razão, os que se encontram indicados a negrito são definidos sucintamente à primeira menção e colectivamente no Anexo.

Por fim, tornar-se-ão evidentes neste livro quatro temas, ou *leitmotifs*, que sustentarão o seu objecto de aprendizagem:

- A ecologia consiste em reconhecer padrões e processos que operam em escalas de tempo e espaço muito diferentes;
- Nada na biologia faz sentido a não ser à luz da evolução. Mas igualmente muito pouco na evolução faz sentido excepto à luz da ecologia;
- A ecologia tem que ver com os mecanismos de sobrevivência, crescimento e produção reprodutiva dos organismos em relação ao seu ambiente;
- O todo é maior do que a soma das partes. Interações e teias de interdependência entre indivíduos, espécies e populações e ambientes criam propriedades emergentes que definem a estrutura e a função do ecossistema.

Referências: Capítulo 1.1. Oportunidades e abordagens ao estudo da ecologia angolana

- Andrade, A. A. B. (1985). *O Naturalista José de Anchieta*. Instituto de Investigação Científica Tropical, Lisboa, 187 pp.
- Barbosa, L. A. G. (1970). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda.
- Dobzhansky, T. (1973). Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution, *American Biology Teacher*, 35 (3): 125-129.
- Du Toit, J. T., Rogers, K. H., & Biggs, H. C. (Eds.) (2003). *The Kruger Experience: Ecology and Management of Savanna Heterogeneity*. Island Press, Washington DC. 519 pp.
- Flannery, T. (2010). *Here on Earth: A Natural History of the Planet*. Grove/Atlantic. New York.
- Gossweiler, J., & Mendonça, F. A. (1939). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Ministério das Colónias, Lisboa, 242 pp.
- Haeckel, E. (1866). *Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*. George Reimer, Berlin.
- Jessen, O. (1936). *Reisen und Forschungen in Angola*. Dietrich Reimer Verlag, Berlin.
- Levin, S., Carpenter, S. R., Godfrey, H. C. J., et al. (Eds.) (2012). *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press.
- Machado, A. B. (1995). Notícia Sumária sobre a Acção Cultural da Companhia de Diamantes de Angola. *Publicações do Centro de Estudos Africanos*, 15: Universidade de Coimbra, 11-24.
- Owen-Smith, N. (2021). *Only in Africa. The Ecology of Human Evolution*. Cambridge, University Press. 350 pp.
- Selsam, M. E. (Ed.) (1959). *The Voyage of the Beagle by Charles Darwin*. The World' Work, Surrey. 325 pp.
- Shorrocks, B., & Bates, W. (2015). *The Biology of African Savannas*. Oxford University Press, Oxford.
- Smith, T. M., & Smith, R. L. (2015). *Elements of Ecology*. (9th Edition). Pearson, Boston. 621 pp.
- Swinscow, T. D. V. (1972). Friedrich Welwitsch, 1806-72: a centennial memoir. *Biological Journal of the Linnean Society*, 4: 269-289.
- Townsend, C. R., Begon, M., & Harper, J. L. (2008). *Essentials of Ecology*. Blackwell, Oxford. 510 pp.
- Wallace, A. R. (1881). *Island Life*. Harper, London. 560 pp.
- Whitmore, T. C. (1998). *An Introduction to Tropical Rain forests*. Oxford University Press, Oxford. 282 pp.
- Wilson, J. W., & Primack, R. B. (2019). *Conservation Biology in Sub-Saharan Africa*. OpenBook Publishers, Cambridge. 660 pp.
- Wulf, A. (2015). *The invention of nature: Alexander von Humbolt's New World*. Knopf. 496 pp.

CAPÍTULO 1.2

BIOMAS: CONCEITOS, CARACTERÍSTICAS E TERMINOLOGIA

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *Como se relacionam os conceitos de biomas, reinos biogeográficos e centros de endemismo;*
- *Como estão distribuídos e caracterizados os biomas africanos;*
- *Que ligações têm os biomas de Angola com os centros africanos de diversidade vegetal e endemismo;*
- *Que conceitos e termos-chave são usados para descrever as formas de vida e as características ecológicas das plantas e das comunidades que desenvolvem;*
- *Como é que as características ecológicas distinguem as savanas das florestas;*
- *Como é que os nutrientes disponíveis nas plantas e as pressões de água e perturbações disponíveis nas plantas (queimadas e herbivoria) influenciam a distribuição das savanas méxicas, áridas e mistas, e de florestas fechadas.*

Contexto: A classificação da diversidade biogeográfica e ecológica

“Para ser significativa, uma classificação tem de ter em conta características florais, ecológicas e fisionómicas difíceis de integrar num único sistema e ainda mais difíceis de retratar num mapa.”

Adams (1996)

Compreender padrões na distribuição e abundância das espécies e nos processos de funcionamento do ecossistema são as pedras angulares da ecologia. Num país tão grande e diverso como Angola, desenvolver esse conhecimento é um objectivo desafiante. Pode ser alcançado mais facilmente passando do geral para o específico, de padrões e processos globais para regionais e locais. Muitos padrões na natureza são hierárquicos, funcionando em escalas espaciais e temporais incorporadas. Em Angola podem ser reconhecidos seis níveis de organização biótica e de *habitat*.

- No nível conceptual mais alto de padrão encontram-se os **reinos biogeográficos**. Os reinos reflectem escalas globais de relações evolutivas partilhadas (**linhagens**) de floras e faunas. São oito os reinos biogeográficos reconhecidos em todo o mundo, dos quais dois – o paleártico e o afrotropical – encontram-se em África. Angola, juntamente com o resto da África subsariana, insere-se inteiramente no **reino afrotropical**.
- Seguidamente, e visíveis do espaço sideral, estão os principais grupos de *habitat* ou formações ecológicas (biomas). Cada **bioma** tem características ecológicas, estruturais e funcionais únicas. Globalmente, reconhecem-se os biomas através da sua **estrutura**, não das suas faunas e floras, que diferem de um continente para o outro (Olson *et al.*, 2001). Em Angola existem seis biomas. No caso de coexistência de dois ou mais biomas, encontram-se frequentemente **mosaicos transitórios**, como no amplo interface entre a floresta húmida e os biomas de savana mélica no norte de Angola.
- À escala continental, e dentro do reino afrotropical, reconhecem-se nove **centros de endemismo** regionais (White, 1971, 1983). Estes centros indicam ligações **florais** evolutivas. A composição florística de um centro de endemismo é muitas vezes alheia à estrutura ecológica de vegetação, que pode incluir prados, savanas e florestas. Quatro dos centros regionais africanos de endemismo estão representados em Angola.
- Seguem-se as **ecorregiões**, grandes unidades de terra com conjuntos distintos de espécies, *habitats* e processos, que servem como unidades úteis para fins de mapeamento de ecossistemas relacionados à escala regional e não nacional (Burgess *et al.*, 2004). As intervenções no desenvolvimento e gestão do uso do solo são muitas vezes feitas a este nível. Angola tem 16 ecorregiões, que vão desde as florestas húmidas de Cabinda até ao hiperárido deserto do Namibe.
- As ecorregiões são reunidas a partir dos **tipos de vegetação** mapeados que representam grandes agrupamentos de comunidades vegetais. Barbosa (1970) descreveu 32 tipos de vegetação em Angola e esta sua soma reflecte ainda o estado actual do conhecimento da vegetação de Angola como um todo.
- Por fim, e fundamental para caracterizar todos os níveis de hierarquia acima descritos, estão as **espécies** de animais e plantas que representam

a riqueza de espécies de um local, constituindo, com os seus ecossistemas e diversidade genética, a **biodiversidade** de um país.

Neste livro, o enfoque estará nos biomias e nas ecorregiões que representam a grande diversidade biológica e ecológica em Angola e que demonstram os impactos das condições ambientais (clima), recursos (radiação, paisagens, solos) e perturbações (queimadas e herbivoria) nos padrões de distribuição e abundância de animais e plantas.

1.2.1 Biodiversidade, biogeografia e centros de endemismo

Um primeiro passo importante para o desenvolvimento de um conhecimento ecológico do ambiente começa ao nível das espécies. Conhecer as características e, idealmente, os nomes científicos reconhecidos das espécies de plantas e animais que formam uma determinada comunidade ou ecossistema é um objectivo fundamental de aprendizagem. As espécies são as unidades fundamentais da diversidade biológica, colectivamente referidas como a biodiversidade de uma área. A **biodiversidade** foi definida pela Convenção das Nações Unidas como: “A variabilidade entre os organismos vivos e os complexos ecológicos de que fazem parte. Isso inclui a diversidade entre espécies, dentro de espécies e entre ecossistemas.” O termo colectivo **biota** inclui animais, plantas e microorganismos.

As análises à distribuição de espécies de Angola e aos padrões emergentes de biodiversidade têm sido limitadas pela falta de dados georreferenciados exactos e abrangentes no que diz respeito à distribuição, numa escala fina, da sua rica biodiversidade. Contudo, uma síntese da biodiversidade de Angola foi recentemente preparada por equipas de especialistas nos grandes grupos taxonómicos (Huntley *et al.*, 2019), Tabela 1.2.1. A síntese fornece contornos da biodiversidade de todos os vertebrados e de vários grupos de invertebrados, relacionando-os com padrões biogeográficos em toda a África. Sinopses da composição de espécies de vertebrados e dos tipos de vegetação encontram-se na descrição de biomias e ecorregiões deste capítulo, enquanto breves notas sobre adaptações comportamentais, fisiológicas e ecológicas de grupos animais seleccionados são incluídas ao longo deste livro. Os principais conceitos ecológicos relativos à riqueza

das espécies, ao endemismo e à estrutura comunitária dos grupos animais estão incluídos na Parte III.

Tabela 1.2.1. Riqueza e endemismo das espécies em grupos de vegetais e animais de Angola (Huntley *et al.*, 2019).

Grupo	Total de espécies	Número de espécies endémicas	% Endemismo
Plantas	6850	997	14,6
Borboletas diurnas	792	57	7,2
Libélulas e libelinhas	260	16	6,1
Peixes	358	78	21,8
Anfíbios	111	21	19,3
Répteis	278	36	12,9
Aves	940	29	3,1
Mamíferos	291	12	4,1

Há mais de um século que **biogeógrafos** têm vindo a estudar padrões na distribuição de espécies vegetais e animais em toda a África e a propor diversos sistemas de classificação **fitogeográficos** (vegetais) e **zoo-geográficos** (animais). Termos como **fitocoria** e **zoocoria** são usados por alguns investigadores para as unidades de classificação biogeográfica. Estes basearam-se em conhecimentos de campo alargados e intuitivos (por exemplo, Chapin, 1932; White, 1971, 1983), ou em análises estatísticas avançadas de registos de distribuição de plantas e animais com base em espécimes mantidos em herbários e museus (por exemplo, Linder, 2012, 2014; Rodrigues *et al.*, 2015), ou em informação relativa a inquéritos de campo (Fayolle *et al.*, 2018; Osborne *et al.*, 2018).

Como já descrito, existem sucessivos níveis de *habitat*, de classificação florística e faunística de importância para a compreensão da ecologia terrestre de Angola. Em larga escala, os centros de endemismo e biomas são mais comumente utilizados como estruturas básicas. Existe um consenso sobre os principais padrões de distribuição de plantas em África, com base nos centros de endemismo descritos no trabalho do botânico britânico Frank White (1971, 1983). White (1971) definiu um **centro regional de endemismo** como uma área com mais de 50% da sua espécie circunscrita

a ela, e um total superior a mil espécies endémicas. Angola tem representantes de quatro dos centros regionais de endemismo de White:

- Centro regional de endemismo **guinéu-congolês**: mosaicos de florestas, balcedos e savanas de capim alto;
- Centro regional de endemismo **zambezião**: florestas áridas e mésicas, savanas, prados e balcedos;
- Centro regional de endemismo do **Karoo-Namibe**: deserto, savanas arbustivas e savanas áridas;
- Centro regional de endemismo **afromontano** tipo “arquipélago”: florestas, savanas e prados.

Os centros de endemismo e zonas de transição de White (1971) refletem a composição florística e as relações que constituem a base do Mapa da Vegetação da UNESCO, em África. A produção do mapa (White, 1983) contou com a experiência de mais de 100 especialistas na flora e vegetação de África, e continua a ser uma referência de grande importância sobre o assunto.

Linder (2014) tem usado vastas bases de dados do herbário para definir ainda mais as **floras** africanas, com centros geográficos distintos, eras de radiação e taxas de especiação. Quatro destas floras estão representadas em Angola e correspondem aos centros regionais de endemismo de White. Linder faculta uma cronologia da evolução das floras, relevante para a compreensão da história florística e vegetativa de Angola. Descreve um acréscimo sequencial de famílias vegetais, géneros e espécies à diversidade florística de África:

- A primeira **flora tropical de angiospérmicas** das florestas das terras baixas (guinéu-congolesas) foi estabelecida por volta do início do Cenozóico, durante o Paleoceno (66-56 Ma);
- Uma **flora árida** (do Karoo-Namibe) surgiu do Eoceno (55-34 Ma);
- Uma **flora montanhosa** tropical (afromontana) desenvolveu-se com os episódios vulcânicos e as formações montanhosas do Neogeno (23-2,6 Ma).

- Finalmente, uma **flora de savana** (zambeziana) foi introduzida com o desenvolvimento de prados abertos e de savanas, que substituíram floras anteriores à medida que a incidência e o impacto das queimadas no Mioceno (23-5 Ma) iam aumentando.

Os períodos geológicos e a sua importância ecológica são descritos no Capítulo 2.1.

1.2.2 Definição e caracterização de bioma e de ecorregião

Embora unidades biogeográficas como os centros de endemismo sejam de grande valor para explicar as **relações evolutivas** das principais comunidades vegetais e animais, uma ferramenta mais útil para a compreensão das **relações ecológicas** é o conceito de bioma. Introduzido há um século pelo ecologista americano Frederick Clements (1916), o **bioma** tornou-se amplamente utilizado para identificar a **maior categoria de habitat** e as formas de vida vegetais e animais que lhe estão associadas. Os biomas são as unidades de grande escala que podem ser identificadas em dados de detecção remota, como imagens de satélite ou fotografias aéreas – florestas, savanas, prados e desertos. Plantas e animais de biomas individuais têm processos fisiológicos adaptados a regimes macroclimáticos, solos, água e perturbações semelhantes, e possuem aparência, complexidade e características funcionais semelhantes. Os biomas são mais facilmente reconhecidos pela sua **fisionomia** (estrutura das formas de vida vegetal) e **fenologia** (crescimento sazonal, floração e padrões frutíferos). As definições dos principais atributos estruturais e funcionais são fornecidas na Caixa 1.2.1.

Tanto os biomas como os centros de endemismo reflectem a longa história das suas floras, faunas e formas de vida constituintes, e têm sido descritos como “teatros da evolução”. No decurso da longa história geológica do planeta, o tamanho e distribuição de biomas fluíram e refluíram. Enquanto alguns se extinguíram, outros sobrevivem até aos dias de hoje. Os prados sazonalmente alagados que originavam o carvão no período geológico Carbonífero (359-299 Ma) há muito que deixaram de existir, enquanto as florestas pantanosas, que remontam ao Mioceno (23 Ma), ainda sobrevivem no Bornéu. Muitas famílias de animais e plantas de biomas do

hemisfério sul têm as suas origens no supercontinente Gondwana. A separação do Gondwana para formar a América do Sul, África, Índia e Austrália resultou na fragmentação ou **disjunção** florística e faunística, isolamento e especiação (conhecidos como fenômenos de **vicariância**). Os elementos “Gondwana” da biota africana apresentam, assim, ligações que remontam ao Cretácico (145-66 Ma). Além disso, as floras modernas incluem muitos grupos taxonômicos que chegaram através da dispersão transoceânica de longa distância após a separação do Gondwana (Pennington *et al.*, 2004). No entanto, grande parte da fauna e flora que encontramos hoje evoluiu mais recentemente *in situ*. Modelos paleoecológicos globais recentes (Allen *et al.*, 2020) sugerem que grande parte da superfície terrestre sofreu, pelo menos, uma mudança de bioma nos últimos 140 mil anos. Em resumo, a biota e os biomas de África têm estado em constante fluxo nas escalas geológicas e evolutivas do tempo.

Os principais determinantes da distribuição do bioma, como será discutido na Parte II, são as condições ambientais (clima), os recursos (radiação solar, paisagens e solos) e a perturbação (queimadas e herbivoria). É importante notar que os biomas não são classificados pelas **espécies** de plantas (**flora**) ou animais (**fauna**) que neles se encontram. Os biomas caracterizam-se pelos seus atributos **estruturais e funcionais** refletidos na sua **vegetação**. A vegetação, por sua vez, reflete o *habitat* e as suas condições ambientais. Assim, o termo “bioma de savana” é usado no Brasil (*cerrado*), em Angola (*miombo*) e na Austrália (*mulga*), apesar de estas savanas não terem espécies vegetais em comum. O que têm em comum, no entanto, são os **traços funcionais** ecológico-evolutivos. Um traço é uma adaptação morfológica, bioquímica, fisiológica, estrutural e fenológica para sobreviver, crescer e reproduzir-se. Traços (como a casca grossa das árvores das savanas) evoluíram em resposta a climas, solos e regimes de perturbação semelhantes. O conceito de bioma define-se pela semelhança dos papéis estruturais e ecológicos das plantas em diferentes ambientes.

Factores ambientais e processos evolutivos seleccionam com vista à melhor **forma de vida** vegetal adaptada (capim, arbusto, árvore) e **fisionomia** da vegetação (a camada vertical e espaçamento horizontal dos componentes da vegetação). A forma de vida vegetal e a fisionomia caracterizam as diferentes aparências da vegetação (prado, savana, balcedo, bosque, floresta) para um determinado local (Caixa 1.2.2). O clima determina se a forma de

vida dominante de florestas, bosques ou savanas (árvores) são **perenifólias** (mantendo as folhas durante vários anos em climas não sazonais, como a floresta húmida equatorial) ou **caducifólias** (em climas sazonais como as savanas tropicais, onde as folhas caem e são substituídas todos os anos). Os impactos de perturbação das queimadas e da herbivoria são também factores que influenciam a natureza dos biomas, especialmente em Angola, onde os **fogos** e os grandes mamíferos **herbívoros** têm contribuído para dar forma aos biomas ao longo do tempo evolutivo. Finalmente, os factores **paisagísticos** (geomorfológicos) e **edáficos** (drenagem do solo, textura, nível dos nutrientes) influenciam as características do bioma a nível local e regional.

Enquanto o conceito de bioma é usado para classificar grandes unidades de *habitats*, como as savanas tropicais e as florestas abertas que cobrem cerca de 50% de África, alguns biomas, como os prados montanos e as florestas de Angola, são representados por manchas muito pequenas, dispersas e isoladas, num arquipélago de “reliquias insulares”, como as florestas afromontanas dos morros do Moco e da Namba. Atributos biológicos, não de tamanho, determinam assim o que é reconhecido como bioma.

Dentro de cada bioma, **comunidades** vegetais e animais distintas ocupam as diferentes condições ecológicas e *habitats* encontrados numa paisagem. As comunidades podem variar em escala de grupos de animais ou plantas numa pequena poça, numa pequena área de prado ou numa floresta vasta. Um **ecossistema** foi definido pelo ecologista britânico Arthur Tansley (1935) como uma comunidade de organismos que coexistem com componentes não vivos do seu ambiente, interagindo e funcionando como um sistema.

À escala continental e regional, os ecossistemas são demasiado numerosos e diversos tanto para fins de mapeamento como descritivos, portanto uma categoria mais pragmática, a ecorregião, tem sido utilizada para aportar um nível intermédio de detalhes dentro dos biomas. Uma **ecorre-gião** é definida como: “Uma grande unidade de terra ou água que contém um conjunto distinto de espécies, *habitats* e processos, e cujas fronteiras tentam retratar a extensão original das comunidades naturais antes da grande mudança do uso do solo.” (Dinerstein *et al.*, 1995). Ao longo deste livro, a utilização do termo ecorregião seguirá esta definição. Burgess *et al.* (2004) definiram um total de 119 ecorregiões terrestres para África e para

as suas ilhas. É impressionante notar que Angola tem não apenas a maior diversidade de biomas, mas também a segunda maior representação de diversidade ecorregional encontrada em qualquer país africano.

1.2.3 Os biomas de África em linhas gerais

Antes de examinar os biomas de Angola é importante considerar a distribuição e as características dos biomas de África como um todo para obter uma perspectiva da diversidade das paisagens, ecossistemas e biodiversidade do continente.

Alguns investigadores (Olson *et al.*, 2001; Burgess *et al.*, 2004; Mucina & Rutherford, 2006) seguem uma classificação estritamente estrutural dos biomas africanos. Uma abordagem puramente estrutural pode mascarar relações ecológicas importantes (como a distinção entre savanas áridas e méxicas), enquanto exagera outros (reconhecendo ecossistemas edáficos, como os prados sazonalmente alagados, como um bioma). É importante referir que alguns botânicos europeus tradicionais usam o termo “**florestas tropicais secas**” para os biomas de savana. Os ecologistas modernos empregam o termo **savanas tropicais** para as savanas de *Acacia*, *Brachystegia*, *Baikiaea*, *Colophospermum*, *Combretum*, e para biomas semelhantes na América do Sul e Austrália. A estas “florestas tropicais secas” faltam muitas características fisionómicas-chave de floresta e traços ecológicos, como copas cerradas e a ausência de uma cobertura de gramíneas. Para além disso, algumas unidades de classificação são compromissos entre a realidade ecológica e os constrangimentos de escalas de mapeamento. Tendo em conta estes factores, são assim reconhecidos sete biomas africanos e dois mosaicos transicionais (Figura 1.2.1; Tabela 1.2.2)

Para simplificar, os biomas de África podem ser descritos, e estão mapeados (Figura 1.2.1), como uma sucessão de vastas bandas de **biomas** ligando **mosaicos** transicionais. A estes podem ser adicionados os mangais mais restritos dos estuários costeiros tropicais e as florestas montanas e os prados dos planaltos. Dentro das savanas méxicas e áridas, ocorrem localmente extensos prados sazonalmente alagados e bacias **halófitas**. A partir do equador, as bandas sucessivas e os mosaicos transicionais, ilustrados na Figura 1.2.1, compreendem:

- O **bioma de floresta húmida** guinéu-congolesa da bacia do Congo e das terras baixas de África Ocidental;
- A norte e a sul das florestas húmidas encontram-se duas cinturas de **mosaicos de floresta/savana** – o guineense e o norte-congolês, e os mosaicos transicionais do sul e do oeste da floresta/savana congolesa.
- Para além destes mosaicos transicionais mistos, a norte está o sudanês, e a sul o **bioma de savana méxico** zambeziano do sul e leste de África. Dentro deste bioma encontram-se vastos prados sazonalmente alagados em algumas bacias fluviais.
- Em seguida, a norte e a sul das savanas méxicas estão representantes do **bioma de savana árido** – as savanas de *Acacia* do Sahel, e as savanas de *Acacia/Adansonia/Commiphora* do sul e leste de África. Algumas bacias de drenagem interna dentro deste bioma têm grandes prados halófitos e savanas áridas.
- Além das savanas áridas estão representantes do **bioma do deserto** – o Saara a norte e o Namibe/Karoo a sul.
- Nas costas tropicais de África, o **bioma dos mangais** ocupa os estuários dos grandes rios.
- Ao longo da costa de África Oriental, um mosaico de prados, savanas e florestas formam o **mosaico de floresta/savana** costeira do oceano Índico.
- Nas pontas norte e sul do continente, encontram-se exemplos do **bioma de tipo mediterrânico** – o maqui do norte de África e o *fynbos* da África do Sul.
- Finalmente, erguendo-se acima das planícies de África estão as terras altas e as montanhas, transportando consigo as florestas e prados do **bioma afromontano**.

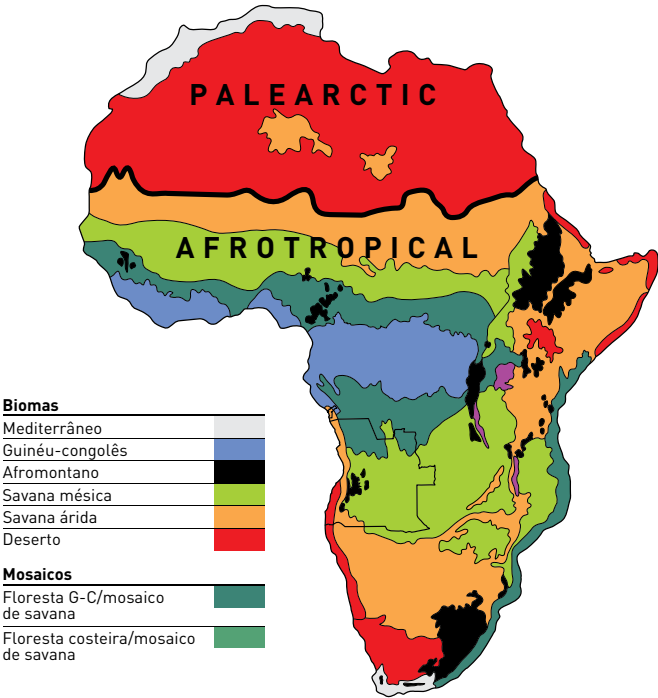


Figura 1.2.1 Reinos biogeográficos, biomas e mosaicos transicionais de África, simplificados segundo White (1983). Os mangais não estão mapeados.

Tabela 1.2.2 Área estimada de biomas e mosaicos africanos. Com base em dados ecorregionais de Burgess *et al.* (2004). *Terrestrial Ecoregions of Africa and Madagascar – a conservation assessment*. Island Press, Washington DC.

Biomass	Área, 1000 km ²	% Área de África
Mediterrânico	858	2,9
Floresta húmida guinéu-congolesa	2343	8,0
Floresta afromontana e prados	1271	4,3
Savana mésica	6177	21,2
Savana árida	7376	25,3
Deserto	8290	28,4
Mangal	71	0,2
Mosaicos		
Floresta G-C/mosaico de savana	2536	8,7
Floresta costeira/mosaico de savana	344	1,1

SINOPSE DOS BIOMAS E MOSAICOS AFRICANOS

Bioma Mediterrânico: (Área 858 000 km², 2,9% de África). O bioma mediterrânico do norte de África, incluindo o *maqui* e o *garrigue*, é 10 vezes maior do que o *fynbos* sul-africano (779 000 v. 79 000 km²). No entanto, a flora *fynbos*, com mais de 6000 espécies e com 70% de espécies endémicas, é muito mais rica do que a do *maqui*, com cerca de 2000 espécies e poucas endémicas. Os géneros característicos nas savanas áridas e florestas mediterrânicas do norte de África incluem *Quercus*, *Juniperus*, *Olea* e *Ceratonia*; e nas savanas áridas esclerófitas sul-africanas, bem como nas charnecas, os géneros característicos incluem *Protea*, *Erica* e *Restio*. Os determinantes ecológicos-chave dos ecossistemas climáticos mediterrânicos são Invernos frescos e húmidos e Verões quentes e secos. Verifica-se uma grande diversidade climática e fisiográfica neste bioma florístico e ecologicamente diverso.

Bioma de floresta húmida guinéu-congolesa: (2 343 000 km², 8,0%). O bioma de floresta húmida guinéu-congolesa ocorre abaixo dos 1200 m na África Ocidental e Central. A precipitação varia entre 1000 e 2500 mm por ano, com estações secas curtas de 1 a 3 meses. As áreas de superfície dos principais blocos diferem consideravelmente uma da outra. O bloco guineense cobre 559 000 km², sendo a maior parte composta por restos fragmentados de floresta em paisagens altamente transformadas. O bloco congolês central cobre 1 794 000 km². Grande parte é floresta contínua, mas com níveis significativos de transformação. Os géneros característicos de árvore da floresta húmida incluem *Entandrophragma*, *Gilbertiodendron*, *Lophira* e *Pentaclethra*.

Bioma de savana mésica: (6 177 000 km², 21,2%). Os blocos de savana mésica situam-se a norte (2 885 000 km²), e a sul (3 292 000 km²) dos blocos de floresta húmida equatorial, dominados respectivamente por elementos florais sudaneses e zambezianos. Estas formações são frequentemente referidas por botânicos europeus como “florestas tropicais secas”. Dentro do bioma de savana mésica, encontram-se extensas planícies aluviais (Sudd, zambezianas, lago Chade), alimentadas pelas bacias das savanas mésicas.

As savanas mésicas sudanesas do norte de África são floristicamente depauperadas em comparação com as savanas mésicas zambezianas

da África Austral. Além disso, as savanas méxicas sudanesas partilham poucas espécies com as savanas méxicas zambezianas, mas os géneros de árvores como *Burkea*, *Isobertlinia*, *Combretum*, *Terminalia*, e gramíneas como *Andropogon*, *Hyparrhenia*, *Loudetia* e *Pennisetum* são comuns a ambas. *Anogeissus* e *Boswellia* dominam muitas savanas sudanesas, mas não ocorrem nas savanas zambezianas. As savanas méxicas sudanesas situam-se a 200-1000 m, recebendo 600-1600 mm de precipitação por ano. A transição das savanas méxicas sudanesas para as savanas áridas de *Acacia* do Sahel é gradual e mal definida, mas, regra geral, segue a isoietal de 650 mm. As espécies *Combretum* são importantes nas transições entre biomassas de savana méxica e árida.

As savanas méxicas do sul, centro e leste de África Oriental situam-se entre os 1000 e os 1600 m nos solos lixiviados dos planaltos mais frescos, recebendo em regra 650-1200 mm de precipitação por ano. Os ecossistemas de miombo dominam as savanas méxicas do sul, que cobrem 3 000 000 km². Árvores dos géneros *Brachystegia*, *Burkea*, *Julbernardia* e *Isobertlinia* caracterizam o miombo. Os solos da savana méxica são caracteristicamente pobres em nutrientes e as árvores não possuem espinhos, no entanto estão protegidas contra os herbívoros por defesas químicas. As gramíneas produzem biomassa, porém apresentam baixo valor nutricional, com a consequência de a biomassa dos mamíferos herbívoros ser baixa. Após prolongadas estações secas, os fogos naturais (e cada vez mais mediados pelo homem) são regulares e generalizados. Árvores, arbustos e gramíneas têm características múltiplas que toleram o fogo. Estas savanas são ecologicamente caracterizadas como savanas méxicas/distróficas. As savanas méxicas alimentam grandes planícies aluviais nos rios Nilo, Níger, Cubango e Zambeze.

Bioma de savana árida: (7 376 000 km², 25,3%). As savanas áridas ocorrem em três blocos principais. A norte das savanas méxicas do Sudão, as savanas áridas de *Acacia* do Sahel cobrem 3 108 000 km². Zonas semiáridas de matas espinhosas e de savanas nas terras altas dentro ou adjacentes ao deserto do Saara cobrem mais 469 000 km². Os géneros lenhosos espinhosos encontrados em todo o Sahel incluem *Acacia*, *Balanites*, *Boscia*, *Commiphora* e *Zizyphus* – todos géneros comuns nas savanas áridas da África Oriental e Austral. Dentro do bioma árido de savana, grandes bacias de drenagem

interna resultam em extensas salinas com vegetação halófitas, como em Etosha e Makgadikgadi.

Na África Oriental, as savanas áridas de *Acacia-Commiphora* cobrem 1 633 000 km², que incluem os ricos solos vulcânicos de paisagens icónicas como o Serengeti.

Na África Austral, as savanas áridas cobrem 2 193 000 km². Desta área, 1 326 000 km² são dominados por savanas de *Acacia*, *Adansonia*, *Commiphora* e *Sterculia*. Além disso, o *Colophospermum* domina ou é uma característica conspícua de savanas, bosques e savanas áridas, cobrindo 607 000 km² da região.

As savanas áridas ocorrem entre o nível do mar e os 1200 m, em solos comparativamente ricos em nutrientes de vales quentes e planaltos baixos, recebendo 250-650 mm de precipitação por ano, com estações secas a atingir os oito meses. Os solos ricos sustentam espécies de árvores espinhosas e pasto nutritivo. As savanas áridas apresentam assim uma elevada diversidade e biomassa de herbívoros ungulados, cujas actividades de pastoreio influenciam as gramíneas e a demografia das árvores e a dinâmica. Os fogos são menos frequentes do que nas savanas húmidas. Ecologicamente, as savanas áridas são referidas como savanas áridas/eutróficas como forma de as diferenciar das savanas húmidas/distróficas.

Bioma do deserto: (8 290 000 km², 28,4%). Os desertos formam o maior bioma de África, com o Saara a ocupar 7 458 000 km² do norte de África e o Karoo/Namibe 580 000 km² do sudoeste de África. A precipitação é errática e geralmente inferior a 50 mm no Saara, 150 mm no Namibe e 250 mm por ano no Karoo. Os géneros característicos para o Namibe incluem *Acanthosicyos*, *Stipagrostis* e *Welwitschia* e com membros da Mesembryanthemaceae e da Asteraceae a particularizarem o Karoo. O Karoo tem mais de 3000 espécies de suculentas e é reconhecido como um *hotspot* florístico global. O substrato geológico é altamente variável sobre as vastas áreas cobertas pelo deserto, com solos superficiais, areias ou exposições rochosas simples.

Bioma do mangal: (71 000 km², 0,2%). Exemplos deste bioma estão restritos à foz, delta e planícies dos grandes rios nas costas dos oceanos Atlântico e Índico. Na interface das águas frescas e salinas, um número limitado de géneros lenhosos e herbáceos adaptou-se ao desafiante ambiente aquático,

incluindo os géneros dos mangais *Avicennia*, *Bruguiera*, *Ceriops*, *Laguncularia*, *Rhizophora* e *Sonneratia* e as ervas marinhas *Halodule* e *Cymodocea*.

Bioma afro-montano: (1 271 000 km², 4,3%). A maior parte do bioma afro-montano ocorre a altitudes de 1200-2200 m, com florestas importantes nas terras altas dos Camarões, Angola, África do Sul, Etiópia e África Oriental, onde o pico mais alto (o Kilimanjaro) atinge os 5895 m. Os prados afro-montanos, as savanas áridas e os bosques cobrem 80% do bioma, com florestas e comunidades alpinas em zonas mais húmidas e elevadas. A precipitação varia entre 1000 e 2500 mm por ano. As florestas afro-montanas têm uma composição florística distinta, incluindo géneros característicos como *Podocarpus*, *Olea*, *Juniperus*, *Apodytes* e *Philippia*, partilhados ao longo da cadeia de florestas semelhante a um arquipélago que segue as escarpas e as terras altas de África Oriental e Austral e as montanhas isoladas de África Ocidental.

Floresta guinéu-congolesa/mosaicos de savana: (2 536 000 km², 8,7%). Situada entre as florestas húmidas guinéu-congolesas e as savanas méxicas sudano-zambezianas fica uma extensa cintura de savana transicional/mosaicos de floresta. Grande parte da floresta/mosaico de savana de África Ocidental tem sido altamente transformado pela agricultura em prados secundários e zonas agrícolas. As savanas de capins altos adaptadas aos fogos dominam estes mosaicos, com florestas húmidas a constituírem menos de 10% da área.

Floresta costeira da África Oriental/mosaicos de savana (344 km², 1,1%). Ao longo das terras baixas e das zonas de escarpa interiores da costa da África Oriental, e estendendo-se da Somália em direcção a sul, para a África do Sul, existe uma faixa de prados, savanas e fragmentos de florestas húmidas, hoje em dia amplamente transformados pelas actividades humanas, porém com uma fauna e flora ricas. As florestas apresentam elementos guinéu-congoleses e afro-montanos, enquanto as savanas compreendem uma mistura de elementos florais áridos e méxicos zambezianos.

1.2.4 Classificação dos biomas e ecorregiões de Angola

Representantes de seis dos sete biomas africanos e um dos mosaicos acima descritos encontram-se em Angola. Os fundadores dos sistemas de classificação e mapeamento de vegetação de Angola, Gossweiler & Mendonça (1939) e Barbosa (1970), descreveram e mapearam, respectivamente, 19 e 32 principais tipos de vegetação, cada um com muitos subtipos. Não tentaremos aqui iniciar o processo de aprendizagem, descrevendo todos os tipos de vegetação. Em vez disso, concentrar-nos-emos nos biomas e ecorregiões, seguindo o padrão dos biomas africanos acima descritos. Compreender a distribuição da vegetação assenta em mapas, pertencendo a Barbosa (1970) a mais recente cobertura da vegetação de Angola. Mais recentemente, o World Wildlife Fund (WWF) elaborou um mapa das ecorregiões de África (Burgess *et al.*, 2004); actualizado por Dinerstein *et al.* (2017), está disponível em <https://ecoregions2017.appspot.com>.

Com o intuito de delinear as ecorregiões de Angola, o mapa da WWF de biomas e ecorregiões africanos foi adaptado, reconhecendo ainda a distinção dos biomas das savanas áridas e méxicas, na Figura 1.2.2. Além disso, a ecorregião angolana 12 – savanas áridas costeiras – é reconhecida como uma ecorregião distinta. As linhas definidas de mapeamento que separam as ecorregiões são artificiais. Na verdade, a vegetação de Angola é um contínuo em constante mudança de abundâncias, densidades e fisionomias de espécies, com poucos limites definidos. Os biomas e ecorregiões não terminam num dado ponto; fundem-se num complexo padrão de mosaico através das suas interfaces.

Os biomas de Angola e as 16 ecorregiões que os constituem serão descritos em detalhe na Parte IV. Estes agrupamentos (com números das ecorregiões), além das áreas de conservação ou locais onde exemplos típicos podem ser estudados no terreno, são listados abaixo. A classificação e distribuição dos biomas de Angola (Figura 1.2.2) segue o dos biomas africanos e corresponde em larga medida aos centros regionais de endemismo de White (1971, 1983), reflectindo as suas estreitas relações evolutivas e ecológicas. Um perfil simplificado da estrutura de bioma é apresentado na Figura 1.2.3.

Os biomas de Angola, os mosaicos transicionais e a Zona de Escarpa, mapeados na Figura 1.2.2, e com exemplos de onde podem ser estudados, compreendem:

- **I Bioma de Floresta Húmida Guinéu-Congolesa e Mosaico de Floresta/Savana Transicional:** (Ecorregiões 1-3) Maiombe, Pingano, Cumbira, Lagoa Carumbo
- **II Bioma de Florestas e Prados Afromontanos:** (Ecorregiões 4 e 5) Moco, Namba
- **III Bioma de Savana Mésica:** (Ecorregiões 6-11) Cangandala, Luando, Bicular, Cameia
- **IV Bioma de Savana Árida:** (Ecorregiões 12-14) Iona, Namibe, Chimalavera, Quiçama
- **V Bioma do Deserto do Namibe:** (Ecorregião 15) Iona
- **VI Bioma dos Mangais:** (Ecorregião 16) Quiçama, Ilha dos Pássaros

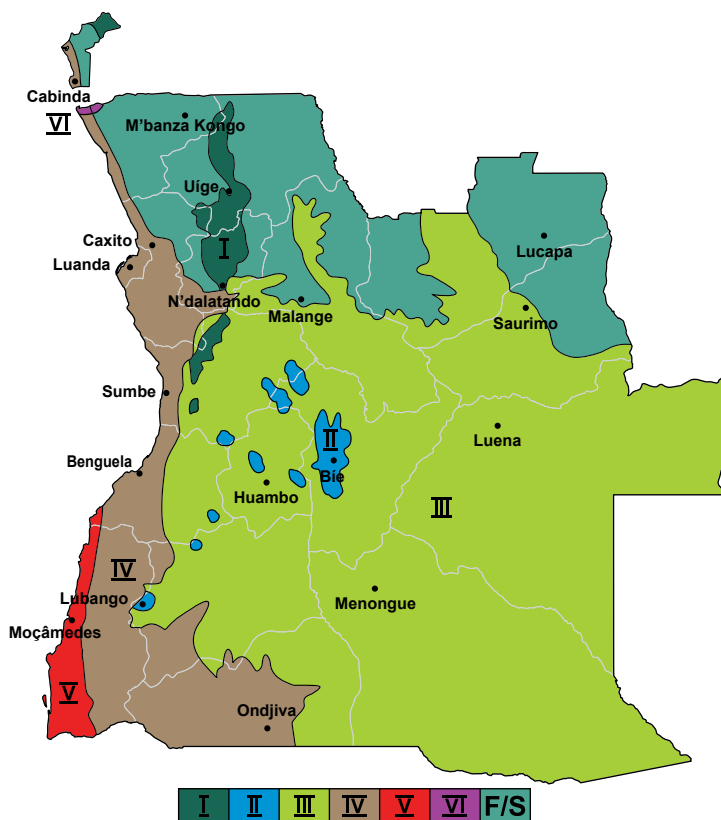


Figura 1.2.2 Biomas e mosaicos de Angola

I Floresta húmida guinéu-congolesa (a verde-escuro); II Florestas e prados afromontanos (azul); III Savanas mészicas (verde-claro); IV Savanas áridas (castanho); V Deserto (vermelho); VI Mangais (roxo); F/S Floresta húmida guinéu-congolesa/savana mészica de mosaico transicional (turquesa).

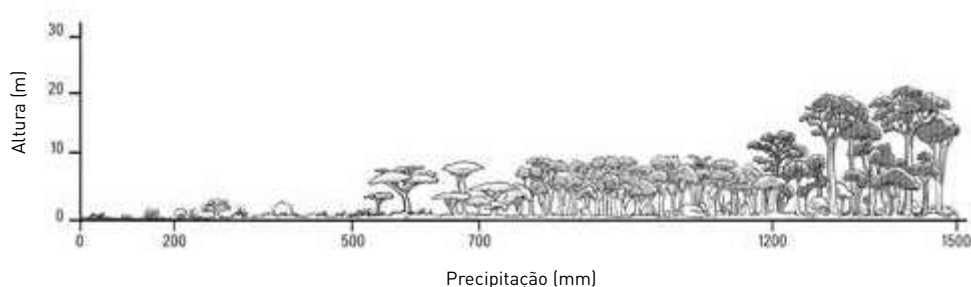


Figura 1.2.3 Perfil da fisionomia da vegetação com precipitação crescente, do deserto às savanas áridas do semideserto, às savanas áridas e místicas e matas, e às florestas húmidas cerradas. Redesenhado segundo Shorrocks (2007). *The Biology of African Savannahs*. Oxford University Press, Oxford.

Na Figura 1.2.3 é apresentado um perfil idealizado da fisionomia da vegetação ao longo de um gradiente de precipitação, enquanto a Figura 1.2.4 demarca a distribuição de biomas e ecorregiões angolanas, utilizando como modelo o mapa de vegetação de Barbosa (1970). As ecorregiões mapeadas seguem de perto os conceitos de ecorregiões como definidas em Burgess *et al.* (2004), e desenvolveram-se ainda mais durante os inquéritos feitos no terreno em Angola. A Tabela 1.2.3 apresenta características resumidas de cada ecorregião, acrescidas de estimativas da superfície ocupada por cada uma em percentagem da área terrestre de Angola. Os principais géneros vegetais encontrados dentro das unidades de vegetação de Barbosa, incluídas em cada ecorregião, dão uma ideia da sua composição florística. O Capítulo 1.3 apresenta as linhas gerais dos principais tipos de vegetação e *habitats* geralmente encontrados em cada ecorregião, dando contexto às descrições pormenorizadas dos determinantes ambientais dos padrões, referidos na Parte II.

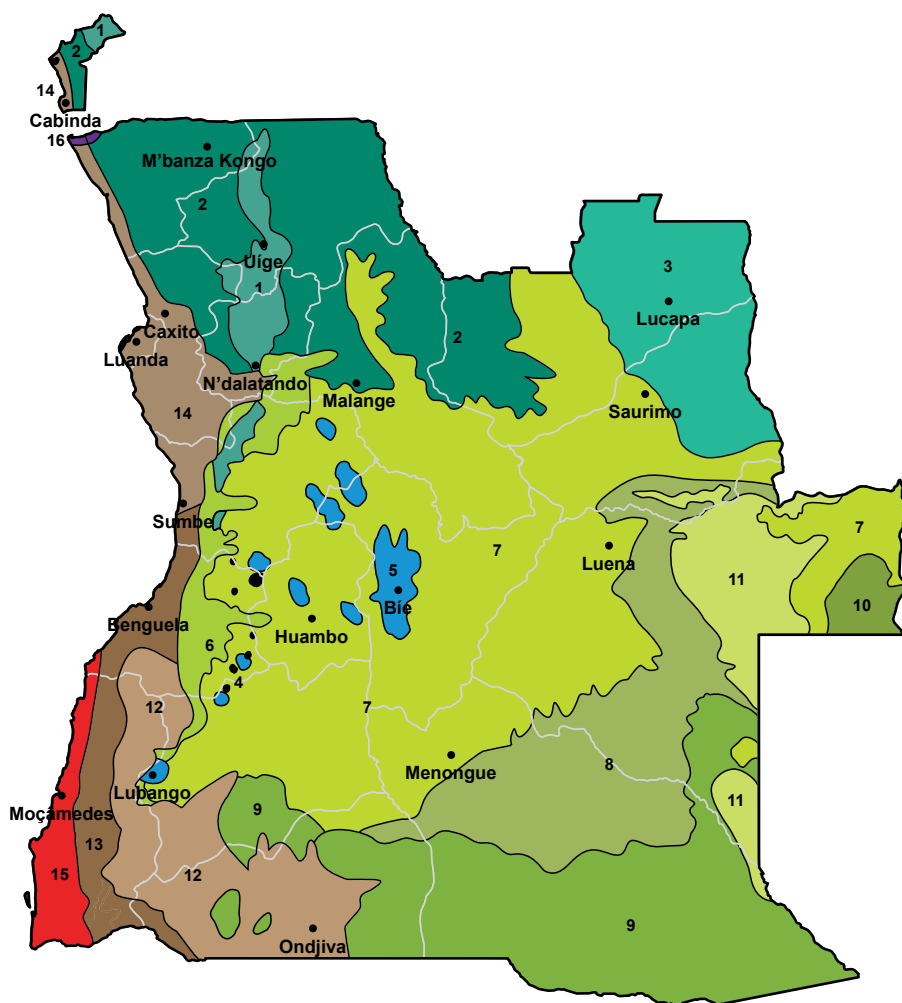


Figura 1.2.4 Ecorregiões de Angola, modificadas a partir de Burgess *et al.* (2004). As fronteiras das ecorregiões baseiam-se na delimitação dos tipos de vegetação enunciados por Barbosa (1970). Os números da ecorregião seguem a Tabela 1.2.3. As fronteiras entre províncias encontram-se indicadas a branco.

Tabela 1.2.3 Biomas e ecorregiões de Angola. (PMA – Precipitação média anual)

Nota: Em termos gerais, as florestas húmidas fechadas (dentro das Ecorregiões 1-3) cobrem menos de 1% de Angola, enquanto as savanas húmidas de capins altos (formando um mosaico transicional com florestas fechadas em Ecorregiões 1-3) cobrem 16%. As savanas mésicas (na sua maioria miombo, mas incluindo prados sazonalmente alagados) cobrem 68%, e a savana árida 13%. O total colectivo de savanas mésicas (miombo), savanas húmidas (capins altos) e savanas áridas totalizam, assim, cerca de 97% do país.

Mapa N.º	WWF N.º	Bioma/ecorregião	Barbosa (1970) Tipo de vegetação	Alt. Área de distribuição (m)	Estação e PMA (mm)	% Cobertura estimada e área km ²
I Bioma de floresta húmida guinéu-congolesa e mosaicos de floresta/savana						16,5%
1	5	Floresta húmida congolesa	Floresta cerrada/mosaico de savana – 1, 2, 3 <i>Gilbertiodendron, Tetraberlinia, Librevillea</i>	50-2000	Belize 1612	0,3% 3771
2	63	Floresta congolesa ocidental/mosaico de savana	Mosaico de floresta e savana – 7-10, 13, 14, 26 <i>Entandrophragma, Erythrina, Annona</i>	0-1400	Tomboco 893	11,6% 136 183
3	58	Floresta congolesa meridional/mosaico de savana	Mosaico de floresta e savana – 8, 12 <i>Marquesia, Daniellia, Erythrophleum</i>	800-1000	Dundo 1669	4,6% 54 508
II Bioma das florestas e prados afromontanos						1,1%
4	77	Floresta afromontana	Floresta-reliquia – 6 <i>Podocarpus, Apodytes, Pittosporum, Protea</i>	1600-2600	Ebo 1177	0,01% 200
5	77	Prado montano	Prados de altitude – 32 <i>Protea, Monocymbium, Themeda</i>	1400-2600	Humpata 805	1,1% 12 802
III Bioma dos bosques e savanas mésicas						68,2%
6	35	Savanas dos escarpados de Angola	Savana-bosque, mosaico de balcedos e floresta – 5, 18B, 22 <i>Cochlospermum, Albizia, Celtis, Brachystegia</i>	500-1200	Gabela 833	5,2% 61 614
7	36	Matas húmidas de miombo de Angola	Bosques – 16, 17A, 17B, 18A, 19 <i>Brachystegia, Julbernardia, Burkea, Guibourtia, Cryptosepalum</i>	1100-2000	Huambo 1390	34,8% 408 457
8	42	Matas secas de miombo de Angola	Bosques de savana – 24 <i>Brachystegia, Burkea, Guibourtia, Julbernardia, Cryptosepalum</i>	1100-1200	Mavinga 815	10,3% 121 222
9	64	Matas de <i>Baikiaea</i> do Zambeze	Savanas arborizadas e áridas – 15, 25 <i>Baikiaea, Guibouria, Pterocarpus, Combretum, Erythrophleum, Burkea</i>	1000-1300	Mucusso 774	13,5% 158 390

10	33,39	Florestas secas perenifólias do Zambeze	Floresta cerrada – 4 <i>Cryptosepalum</i> , <i>Brachystegia</i> , <i>Guibourtia</i> , <i>Burkea</i>	1100-1200	Cazombo 1441	0,05% 646
11	76	Prados sazonalmente alagados do Zambeze	Prados – 31 <i>Loudetia</i> , <i>Monocymbium</i> , <i>Tristachya</i> , <i>Parinari</i>	1000-1100	Luau 1276	4,3% 51 093
IV Bioma dos bosques, balcedos e savanas áridas						12,8
12	34	Matas de mutiati de Angola	Bosques – 20, 21 <i>Colophospermum</i> , <i>Croton</i> , <i>Combretum</i> , <i>Acacia</i> ,	500-1200	Chitado 405	6,6% 77 212
13	104	Matas e savanas do Namibe	Savanas áridas – 27 <i>Acacia</i> , <i>Commiphora</i> , <i>Colophospermum</i> , <i>Rhigosum</i> , <i>Sesamothamnus</i>	0-800	Bruco 466	3% 35 417
14	104/35	Savanas áridas costeiras	Bosques – 11, 23 <i>Acacia</i> , <i>Adansonia</i> , <i>Sterculia</i> , <i>Euphobia</i>	0-500	Luanda 405	3,2% 37 200
V Bioma do deserto						1,2%
15	98	Deserto do Namibe	Deserto, zonas arbustivas – 28, 29 <i>Welwitschia</i> , <i>Zygophyllum</i> , <i>Stipagrostis</i> , <i>Odysea</i>	0-600	Tômbua 15	1,2% 14 479
VI Bioma dos mangais						0,1%
16	111	Mangais da África Central	14A Mangais – 14 <i>Avicennia</i> , <i>Rhizophora</i> , <i>Raphia</i> , <i>Elaeis</i>	0-5	Soyo 590	0,1% 1 878

CAIXA 1.2.1: TERMINOLOGIA DE ATRIBUTOS ESTRUTURAIS, COMPOSICIONAIS E FUNCIONAIS

A terminologia utilizada na classificação e descrição dos biomas e ecorregiões de Angola pode ser desafiante, já que os termos utilizados para conceitos biogeográficos e estruturais, e até os termos usados nas línguas locais, encontram-se frequentemente misturados na literatura. Alguns termos, como savana, são usados tanto num sentido estritamente estrutural como num sentido amplo de bioma, como referido mais tarde (Caixa 1.2.2). Para melhor compreender a identidade (estrutura, composição e fisionomia) dos componentes-chave da vegetação encontrados em Angola, são essenciais algumas definições de termos estruturais:

- Uma **floresta** (*forest*) é uma comunidade vegetal com uma **canópia** cerrada de coroas que se tocam ou entrelaçam (50% ou mais, regra geral acima de 75% da cobertura vertical) em duas ou mais camadas (**estratos**) e geralmente com uma camada de arbustos e de árvores jovens, e uma camada descontínua de herbáceas. Podem ocorrer igualmente trepadeiras e epífitas.
- Um **balcedo**, ou **brenha** (*thicket*), é uma comunidade vegetal muito densa, frequentemente impenetrável, com arbustos e árvores grandes com caules múltiplos. As trepadeiras podem ser abundantes, mas as gramíneas são escassas. Os balcedos podem ser sempre-verdes ou caducos, espinhosos ou não espinhosos.
- Um **bosque**, ou **mata** (*woodland*), é uma comunidade vegetal estratificada com uma camada arborizada aberta (menos de 50% de cobertura de copas projectadas), com coroas com menos de um diâmetro de distância ou a tocarem-se, mas geralmente não sobrepostas. Espécies lenhosas podem ser árvores ou arbustos, geralmente de caule único, mas ocasionalmente com múltiplos caules.
- Uma **savana** (*savanna*) é uma comunidade vegetal com uma camada descontínua de espécies lenhosas (árvores ou arbustos), cujos indivíduos se encontram espaçados e afastados em mais de um diâmetro da coroa e com uma camada de terra geralmente densa de espécies não lenhosas de gramíneas e herbáceas floríferas. As savanas podem ser dominadas por árvores (savanas arborizadas), arbustos (savanas áridas), ou aglomerados de espécies lenhosas, geralmente associadas a termiteiras (bosques).
- Um **prado** (*grassland*) é uma comunidade vegetal dominada por gramíneas (em tufo, estolhosas ou hirtas) e outras herbáceas floríferas (herbáceas latifólias não graminóides), com poucas, se algumas, espécies lenhosas.

Estas definições dizem respeito à estrutura **fisionómica**. Não descrevem quaisquer características **florais** ou **ecológicas** relacionadas com diferentes relações evolutivas ou condições ambientais. Com uma flora de mais de 6800 espécies vegetais em Angola, é essencial que um pequeno grupo de espécies, géneros ou famílias **indicadores** seja usado para caracterizar tipos de vegetação e ecorregiões. É habitual escolher indicadores que sejam ou dominantes em números ou áreas ocupadas, dentro de um tipo de vegetação (como espécies de *Acacia* ou *Brachystegia*), ou sejam mais proeminentes pelo

seu tamanho (como a *Adansonia* ou a *Baikiaea*) ou sejam indicadores de um determinado bioma (como o *Podocarpus* na floresta afromontana). Alguns biomas podem ser caracterizados ao nível de subfamílias de espécies comuns, como a Detarioideae (incluindo a *Brachystegia*, que caracteriza o bioma de savana mélica) ou a Mimosoideae (incluindo a *Acacia*, que caracteriza o bioma de savana árida).

As características ecológicas são tão importantes como a fisionómica e a florística na definição de biomas, e são influenciadas tanto por factores bióticos como abióticos, como descrito abaixo.

A **sazonalidade** da temperatura e da precipitação determinará se as árvores perdem as suas folhas anualmente (caducifólias) ou de tempos em tempos anos (sempre-verdes). A **penetração da luz** através da canópia influencia a cobertura de gramíneas e determina, por sua vez, se as queimadas entrarão em comunidades arborizadas. A combinação das condições do solo, da água e dos nutrientes determina frequentemente se as espécies lenhosas têm folhas finas pinuladas (**micrófilas**) ou folhas largas (**mesófilas**). A disponibilidade de nutrientes do solo para o crescimento das plantas é pobre (**distrófica**) ou rica (**eutrófica**). O pH dos solos varia entre **ácido**, **neutro** e **alcalino**. O grau de **herbivoria** está associado à dicotomia distrófica/eutrófica. Solos ricos produzem gramíneas nutritivas, ervas e plantas lenhosas. As plantas de solos eutróficos têm muitas vezes **mecanismos de defesa** – espinhos, acúleos e outros – contra o pastoreio. Estes mecanismos evoluíram ao longo de milhões de anos em comunidades povoadas por numerosas espécies de grandes mamíferos herbívoros. As gramíneas podem translocar nutrientes de cima do solo para sistemas de raízes, no final do Verão (“**gramíneas amargas**”), ou reter nutrientes na folhagem para o Inverno (“**gramíneas doces**”). A maioria das gramíneas da África Austral está fisiologicamente adaptada a condições ensolaradas e secas (**gramíneas C₄**). As gramíneas adaptadas ao crescimento em condições de sombra, mais frias e húmidas, como os solos florestais, seguem a **via fotossintética C₃**, típico das gramíneas de climas temperados (Capítulo 3.2.2). Muitas savanas arborizadas e áridas africanas têm desenvolvido mecanismos para sobreviver a **fogos** naturais regulares, como casca suberosa grossa ou a capacidade de voltar a **germinar** a partir da base após os fogos. O extremo de tal adaptação ao fogo encontra-se numa espécie de **geoxilas** – membros lenhosos de dezenas de famílias de plantas que escapam a danos causados pelo fogo com raízes, troncos e ramos abaixo

da superfície do solo. Após a passagem dos fogos, e antes que as gramíneas despontem, as geoxilas produzem ramos curtos que transportam folhas, flores e frutos e fazem-lhes sombra acompanhando as primeiras chuvas (Caixa 4.3.3). Outras adaptações estruturais e funcionais das plantas serão descritas nas descrições pormenorizadas dos biomas angolanos (Parte IV).

CAIXA 1.2.2: QUANDO É QUE UMA FLORESTA É UMA FLORESTA E UMA SAVANA É UMA SAVANA?

Nos últimos anos, instalou-se uma confusão considerável no que diz respeito à utilização do termo “floresta” e “savana” por ecologistas que trabalham em diferentes países africanos. Em particular, a FAO (Organização das Nações Unidas para a Alimentação e a Agricultura) confundiu a classificação de vegetação aberta e fechada ao definir como “florestas” todos os terrenos com mais de 10% de floresta cerrada. A definição ecológica utilizada neste livro reconhece a transição de savanas arborizadas para florestas cerradas com um coberto arbóreo de 50%. É importante clarificar estes conceitos antes de prosseguir com a descrição dos biomas e ecorregiões de Angola.

Huntley & Walker (1982) definiram os biomas de savana tropical do mundo com base na sua co-dominância arbórea e uma camada quase contínua de gramíneas **heliófilas** (intolerantes à sombra) que seguem a **via fotossintética C₄**. As coroas das árvores das savanas e as copas dos bosques abertos das savanas são mais **permeáveis à luz** do que as das florestas. Os prados associados às savanas arborizadas suportam uma grande diversidade de **herbáceas floríferas** (*forbs* – ervas não-gramíneas) que constituem um componente importante da sua diversidade botânica. As queimadas penetram os bosques dos sistemas de savana, mas devido à escassa cobertura de gramíneas, raramente são prejudiciais às árvores e arbustos tolerantes ao fogo. As árvores pequenas da savana estão a crescer rapidamente, elevando-se acima da “zona de morte” das queimadas dentro de alguns anos. Resumindo, as plantas das savanas são tolerantes ao fogo, mas intolerantes à sombra. Huntley (1982) reconheceu ainda dois biomas de savana distintos – **áridos/eutróficos** e **mésico/distróficos** – ocupando diferentes paisagens por toda a África, com floras e faunas distintas. Os dois biomas de savana têm uma

co-dominância semelhante de árvores e gramíneas, respondendo a períodos de *stress* da água do solo durante a estação seca (Tabela 1.2.4). A dicotomia nos biomas de savana africanos, e a distinção entre florestas fechadas e savanas, é especialmente importante de reconhecer em Angola, e é delineada abaixo.

Em África, a **transição** de bioma de savana mélica para bioma de floresta húmida caracteriza-se por um **mosaico** de comunidades de floresta e de savana, cada uma muito diferente na sua resposta ao fogo, e existindo como **níveis biestáveis**, como descrito no Capítulo 3.2.6. Embora a transição de savanas mélicas/distróficas para savanas áridas/eutróficas possa ser gradual e surgir como um contínuo, o ponto de ligação entre floresta cerrada e os componentes de mosaico de savana mélica é muito acentuada (Figura 4.1.5). Como as manchas florestais são muitas vezes de tamanho limitado e possuem forma diversa, raramente são mapeadas como comunidades distintas, tendendo os ecologistas a designá-las como “mosaicos” (Barbosa, 1970) ou “transições” (White, 1983). No mapa dos biomas africanos (Figura 1.2.1), a norte das florestas húmidas guinéu-congolesas, situa-se uma faixa de mosaicos de floresta/savana guineense, entre os blocos florestais e as savanas sudanesas. Ao sul da bacia do Congo, uma faixa de mosaicos de floresta/savana guinéu-congolesa separa o bloco florestal das savanas mélicas. As linhas acentuadas que marcam os limites dos biomas em mapas de vegetação são artificiais. Na verdade, as fronteiras entre a maioria dos biomas são graduais, à medida que as mudanças na precipitação e na paisagem se entrelaçam.

As características dos dois biomas – de savana e de floresta húmida cerrada – estão resumidas na Tabela 1.2.4 e descritas abaixo.

Florestas cerradas. As florestas de Angola têm uma canópi contínua e densa, com escassas gramíneas tolerantes à sombra, ervas e arbustos no solo da floresta. As espécies tolerantes à sombra estão adaptadas a ambientes de baixa luminosidade, em contraste com as espécies intolerantes à sombra, adaptadas a ambientes de alta luminosidade. As plantas adaptadas à sombra têm taxas fotossintéticas, respiratórias, metabólicas e de crescimento baixas. As plantas solares (intolerantes à sombra), regra geral, apresentam taxas fotossintéticas, respiratórias e de crescimento mais altas, porém taxas de sobrevivência mais baixas em condições de sombra. As florestas cerradas apresentam uma flora distinta da das savanas áridas e mélicas. As árvores e os arbustos das florestas são intolerantes ao fogo. As gramíneas C_4 são

normalmente muito escassas ou estão mesmo ausentes do interior da floresta. As poucas gramíneas que ocorrem são tolerantes à sombra, espécies C_3 . A baixa biomassa de gramíneas e de ervas no solo da floresta, e o seu microclima húmido, com sombra, limitam a entrada do fogo no interior da floresta. Quando os fogos ali conseguem penetrar, durante períodos de seca prolongados, ou quando ventos fortes potenciam fogos avassaladores, podem ocorrer danos e morte de árvores e de espécies de sub-bosque.

Em Angola, podem ser reconhecidos quatro tipos distintos de floresta fechada em sítios bem drenados (**terra-firme**).

- As florestas fechadas mais extensas e ricas em espécies são as que apresentam afinidade florística guinéu-congolesa (Ecorregiões 1, 2 e 3).
- Em segundo lugar, áreas extremamente limitadas de florestas afromontanas ocorrem nas montanhas mais altas (Ecorregião 4).
- Um terceiro tipo de floresta, composta por elementos de flora guinéu-congolesa e zambeziana ocorre ao longo das encostas da escarpa angolana, como florestas caducifólias secas no interior das Ecorregiões 6 e 14.
- Por fim, as florestas sempre-verdes de *Cryptosepalum* do Moxico (Ecorregião 10) têm uma canópia fechada e muitos traços florestais, satisfazendo em termos de fisionomia vários critérios florestais, embora floristicamente façam parte do bioma de savana méstica e estejam aí contemplados.

Além disso, dois *habitats* especializados, edaficamente determinados (prados interiores sazonalmente alagados e estuários costeiros), apoiam áreas limitadas de florestas palustres cerradas e de mangais.

Interface floresta/savana. Espécies de savana intolerantes à sombra não se estabelecem sob a canópia florestal. Nos prados de gramíneas altas que rodeiam as manchas florestais no mosaico da floresta congolesa/savana (Ecorregiões 2 e 3), os fogos geralmente extinguem-se à margem da floresta, a não ser que tenham sido enfraquecidos pelo abate de árvores ou outras actividades humanas disruptivas. Quando a margem florestal é perturbada, **espécies exóticas invasoras** de crescimento rápido, como a *Chromolaena odorata* e a *Inga vera*, superam as espécies nativas e instalam-se. Incêndios avassaladores em prados de gramíneas altas matam qualquer sementeira

Tabela 1.2.4 Características gerais de savanas áridas/eutróficas, místicas/distróficas e biomass florestais tropicais de canópis fechada de Angola. Exceções ocorrem. As transições entre savanas áridas e místicas incluem as savanas *Combretum*, de paisagens e tipos de solo mistos. Baseado em Huntley (1982) e Scholes (1997).

	Savana árida/eutrófica	Savana mística/distrófica	Floresta húmida
% Área de África	25%	21%	8,0%
% Área de Angola	13%	68%	< 1%
Bioma angolano	Savanas áridas	Savana mística	Floresta guinéu-congolesa
Ecorreção típica	Savana áridas costeiras	Miombo húmido angolano	Floresta húmida guinéu-congolesa
Precipitação, mm/ano	250-650	650-1400	1200-1800
Geadas	Ocasionais	Raras	Ausente
Meses secos	Mais de 8	Menos de 8	1-3
Geologia	Ígneo sedimentar/básico	Ácido ígneo/sedimentar/areias	Misto
Superfície erodida	Recente	Africana/pós-africana	Recente
Paisagem	Vales incizados, colinas	Peneplanícies, planaltos	Escarpas
Padrões catenais	Frequentes	Típicos	Raros
Lixiviação	Baixa	Alta	Alta
Nível base	Eutrófica (alta CEC)	Distrófica (baixa CEC)	Mesotrófica (média CEC)
Disponibilidade de fósforo	Moderada	Baixa	Moderada
Micorrizas	Ectomicorriza (ECM)	Endomicorriza (VAM)	VAM & ECM
Humidade disponível	Baixa	Alta/moderada	Alta
Centro de endemismo	Zambeziano; Karoo/Namibe	Zambeziano	Guinéu-congolês
Géneros típicos de árvores	<i>Acacia</i> , <i>Adansonia</i> , <i>Commiphora</i> , <i>Colophospermum</i>	<i>Brachystegia</i> , <i>Julbernardia</i> , <i>Baikiaea</i> , <i>Burkea</i>	<i>Gilletiodendron</i> , <i>Tetraberlinia</i> , <i>Entandrophragma</i>
Fisionomia	Prado, savanas áridas, balcedos, bosques baixos	Prados, bosques, balcedos	Florestas cerradas

	Savana árida/eutrófica	Savana mésica/distrófica	Floresta húmida
Altura média das árvores	6 m	15 m	30 m
Profundidade da copa	Superficial, 1-3 m	Superficial, 2-5 m	Profunda, 5-10 m
Penetração de luz	Alta	Alta	Fraca
Estratos	Gramínea/arbusto/árvore	Gramínea/arbusto/árvore	Multiestrato
Géneros de gramíneas	C ₄ Cloridóides/Aristidóides	C ₄ Andropogonóides	C ₃ Bambusóides
Casca de árvore	Fina	Grossa	Fina
Reserva subterrânea	Alto	Alto	Baixo
Frequência das queimadas	5-50 anos	1-5 anos	Ausente/rara
Rebentos	Comuns	Comuns	Raros
Espinescente	Abundante	Raro/ausente	Raro/ausente
Suculentas	Frequentes	Raras	Ausentes
Fenologia da folha	Caducifolia	Decídua/semidecídua	Semidecídua/Semiperene
Comprimento da folha de árvore/ folhinhas	Microfilo/folha fina [0,1-1 cm]	Mesofilo/folha larga [2-10 cm]	Mesofilo [2-20 cm]
Geófilas	Ausentes	Comuns	Ausentes
Perda anual de ramos	Rara	Comum	Frequente
Produtividade primária	Baixa	Alta	Alta
Leaf Cell M/S Ratio	Alta	Baixa	Baixa
Valor nutricional	Alto	Baixo	Baixo
Densidade herbívora	Alta	Baixa	Baixa
Comportamento alimentar dos herbívoros	Dieta mista	Dieta em quantidade	Dieta selectiva
Análogo s. americano	Chaco	Cerrado	Amazónia/atlântica

de espécies florestais que possam ter-se expandido para prados adjacentes. As influências contrastantes do fogo e da sombra resultam em fronteiras muito acentuadas entre as floras distintas dos dois sistemas do mosaico floresta/savana, como analisado em detalhe nos Capítulos 4.1 e 4.3.

Savanas místicas. Através do extenso planalto de Angola, dominam matas de miombo, savanas e prados associados, ocupando 68% do território (Ecorregiões 6-11). A norte do miombo, onde transita para as florestas sempre-verdes e semidecíduas da bacia do Congo, uma savana de capins altos, totalizando 16% de Angola, forma um mosaico com as manchas florestais (Ecorregiões 2 e 3). Estes prados de gramíneas altas são altamente inflamáveis. As árvores e arbustos encontrados nas savanas místicas desenvolveram adaptações ao fogo, como uma casca de cortiça grossa que protege o câmbio interior ou os tecidos em crescimento dos caules e ramos, órgãos de reserva subterrâneos robustos, e a capacidade de germinar após o fogo, a partir de rebentos **epicórmicos** que se encontram sob a casca protectora de cortiça. O miombo angolano e os mosaicos da floresta/savana congoleza ocupam solos lixiviados, pobres em nutrientes, em áreas que recebem uma precipitação anual superior a 650 mm. Trata-se de savanas místicas/distróficas.



Figura 1.2.5 Perfil fisionómico: mata de bioma de savana mística. Note-se a cobertura de gramíneas quase contínua sob as copas luminosas das árvores. Redesenhado a partir de Shorrocks (2007). *The Biology of African Savannas*. Oxford University Press, Oxford.

Savanas áridas. No sudoeste árido de Angola, e ao longo das áridas planícies costeiras, as savanas distinguem-se das de miombo e das savanas de capins altos do mosaico floresta/savana congoleza. Estas são as savanas áridas/eutróficas que ocupam 13% do território de Angola (Ecorregiões 12-14).

Encontram-se em solos mais ricos, estão sujeitas ao *stress* da água do solo até oito meses por ano, produzem menos biomassa do que as savanas mési- cas, e, conseqüentemente, são menos propensas aos fogos regulares que caracterizam as savanas mési- cas. As Figuras 1.2.5 e 1.2.6 apresentam perfis que ilustram os contrastes entre savanas mési- cas/distrófi- cas e áridas/eutró- ficas. As relações ecológicas entre os dois biomas de savana e as savanas mistas transicionais e os mosaicos de floresta/savana são apresentadas na Tabela 1.2.5.



Figura 1.2.6 Perfil fisionômico: bioma de savana árida. Note-se a cobertura de gramíneas contínua sob as árvores descontínuas e a cobertura arbustiva. Redesenhado a partir de Shorrocks (2007). *The Biology of African Savannas*. Oxford University Press, Oxford.

	Perturbação	Baixa frequência de fogos/ alto impacto da herbivoria	Alta frequência de fogos/ baixo impacto da herbivoria
Alto		Savanas áridas Árvores: folhas finas Mimosoideae <i>Acacia, Adansonia, Sterculia, Colophospermum, Commiphora</i> Prados de gramíneas baixas: Aristideae, Chlorideae, Panicoideae <i>Aristida, Eragrostis, Setaria</i>	Mosaico floresta/savana Floresta de árvores: folhas largas <i>Piptadeniastrum, Tetraberlinia, Bridelia</i> Árvores de savana: <i>Annona, Erythrophleum, Hymenocardia, Piliostigma</i> Prados de gramíneas altas: Andropogoneae <i>Andropogon, Hyperthelia</i>
Nutrientes Disponíveis nas Plantas			
		Savanas mistas Árvores: folhas largas <i>Combretum, Terminalia, Strychnos</i> Prados de gramíneas médias: Chloridoideae <i>Eragrostis, Digitaria, Themeda, Chloris</i>	Savanas mési- cas Árvores: folhas largas Detarioideae <i>Brachystegia, Julbernardia</i> Prados de gramíneas médias/altas: Andropogoneae <i>Andropogon, Hyparrhenia</i>
Baixo			
	Baixo	Humidade Disponível nas Plantas	Alto

Tabela 1.2.5 Modelo generalizado dos tipos de savana da África Austral. O espaço ambiental é definido pelos nutrientes disponíveis nas plantas (NDP), pela humidade disponível nas plantas (HDP) e pela importância da perturbação pelo fogo e herbivoria. Estão incluídas subfamílias indicadoras e gêneros para árvores e gramíneas dominantes. A HDP integra a precipitação, infiltração de água, evapotranspiração, textura do solo e regime hidrológico numa única função.

Os dois extremos das savanas áridas/eufráticas e místicas/distróficas são frequentemente separados por savanas mistas, enquanto a transição das savanas místicas para as florestas guinéu-congolesas é ocupada por mosaicos de manchas florestais e galerias, dentro de uma matriz de savanas de capim alto com árvores tolerantes ao fogo. A partir de Frost *et al.* (1986) e Scholes (1997).

Referências: Capítulo 1.2 Biomass: conceitos, características e terminologia

- Adams, M. E. (1996). Savanna Environments. In: Adams, W. M., Goudie, A. S., & Orme A. R. (Eds.). *The Physical Geography of Africa*. Oxford University Press, Oxford, pp. 196-210.
- Allen, J. R. M., Forrest, M., Hickler, T., *et al.* (2020). Global vegetation changes of the past 140,000 years. *Journal of Biogeography*, 47 (10): 2073-2090.
- Barbosa, L. A. G. (1970). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda.
- Burgess, N. D., Hales, J. D., Underwood, E., *et al.* (2004). *Terrestrial ecoregions of Africa and Madagascar – a conservation assessment*. Island Press, Washington DC, 499 pp.
- Chapin, J. P. (1932). The birds of the Belgian Congo. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 65: 1-756.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Publications of the Carnegie Institution Washington 242: 1-512.
- Dinerstein, E., Olson, D., Graham, A., *et al.* (1995). *A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. World Bank, Washington, DC.
- Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., *et al.* (2017). An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *Bioscience* 67: 534-545.
- Fayolle, A., Swaine, M. D., Aleman, J., *et al.* (2018). A sharp floristic discontinuity revealed by the biogeographic regionalization of African savannas. *Journal of Biogeography*, 2018:1-12.
- Frost, P., Medina, E., Menaut, J.-C., *et al.* (1986). Responses of Savannas to Stress and Disturbance. *Biology International*. Special Issue 10. IUBS, Paris, 82 pp.
- Gossweiler, J., & Mendonça, F. A. (1939). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Ministério das Colónias, Lisboa, 242 pp.
- Huntley, B. J. (1982). Southern African Savannas. In: Huntley, B. J., & Walker, B. H. (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin, pp. 101-119.
- Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., *et al.* (Eds.). (2019). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature, 549 pp.
- Huntley, B. J., & Walker, B. H. (Eds.) (1982). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin. 669 pp.
- Linder, H. P., De Klerk, H. M., Born, J., *et al.* (2012). The partitioning of Africa: statistically defined biogeographical regions in sub-Saharan Africa. *J. Biogeogr.* 39, 1189-1205. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2012.02728.x
- Linder, P. (2014). The evolution of African plant diversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2: 1-14.
- Mucina, L., Rutherford, M. C., (Eds.) (2006). *The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*. Pretoria, South Africa: SANBI.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., *et al.* (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11): 933-938.

- Osborne, C. P., Charles-Dominique, T., Stevens, N., *et al.* (2018). Human impacts in African savannas are mediated by plant functional traits. *New Phytologist*, 220: 10-24.
- Pennington, R. T., Cronk, C. B., & Richardson, J. A. (2004). Introduction and synthesis: plant phylogeny and the origin of major biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B* 359:1455-1464.
- Rodrigues, P., Figueira, R., Vaz Pinto, P., *et al.* (2015). A biogeographical regionalization of Angolan mammals. *Mammal Review* 45: 103-116.
- Scholes, R. J. (1997). Savanna. In: Cowling, R. M., Richardson, D. M., & Pierce, S. M. (Eds.). *Vegetation of Southern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 258-277.
- Shorrocks, B. (2007). *The Biology of African Savannahs*. Oxford University Press, Oxford. 279 pp.
- Tansley, A. G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284-307.
- White, F. (1971). The taxonomic and ecological basis of chorology Mitt. Bot. Staatssamml. Munchen 10: 91-112.
- White, F. (1983). *The Vegetation of Africa: A Descriptive Memoir to Accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO Vegetation Map*. UNESCO, Paris.

CAPÍTULO 1.3

PERFIS DOS BIOMAS E ECORREGIÕES DE ANGOLA

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *Como são definidos os seis biomas africanos representados em Angola;*
- *Onde se encontram os biomas e quais são as suas características paisagísticas e climáticas;*
- *Quais são as principais características fisionómicas, florais e faunísticas das 16 ecorregiões de Angola.*

Contexto: Dos biomas africanos às ecorregiões angolanas

As linhas gerais introdutórias dos biomas, mosaicos e ecorregiões de Angola aqui apresentados formam um contínuo a partir das sinopses de biomas e mosaicos africanos referidos no Capítulo 1.2.3 e detalhados na Parte IV deste livro. Um breve resumo dos biomas, mosaicos e ecorregiões de Angola estabelecem o cenário onde são analisados os factores ecológicos de tal diversidade de ecossistemas na Parte II. Nos perfis ecorregionais, faz-se referência aos números das ecorregiões da WWF (<https://ecoregions2017.appspot.com>) e às unidades de vegetação em Barbosa (1970), onde podem ser encontrados detalhes adicionais.

1.3.1 Bioma de floresta húmida guinéu-congolesa e o mosaico de floresta/savana

Por todo o norte de Angola, a rica flora guinéu-congolesa das florestas húmidas africanas está representada nas florestas húmidas encontradas ao longo das montanhas baixas e das escarpas de Cabinda, Zaire, Uíge, Cuanza Norte, Cuanza Sul e Malange. A flora penetra para sul, ao longo da escarpa angolana, sob a forma de fragmentos isolados nas províncias de Benguela e Huíla e como galerias florestais até aos afluentes da bacia de drenagem do Congo, em Malange e Lunda Norte. Florestas biogeograficamente importantes, mas deficientemente estudadas, ocorrem também

ao longo das escarpas de Quela e Tala Mungongo, na margem oeste da Baixa de Cassange. Estas florestas sensíveis ao fogo formam um mosaico dentro dos prados de gramíneas altas e savanas, tolerantes às queimadas, do Congo ocidental e Congo do sul, à medida que a vegetação transita para a flora zambeziana do bioma de savana méstica. O bioma de floresta húmida guinéu-congolesa (*sensu strictu*) ocupa menos de 1% de Angola. Muito mais extensas são as savanas de capins altos da floresta húmida congolesa/ mosaico de savana méstica, que forma uma transição entre o bioma de floresta húmida guinéu-congolesa e o bioma de savana méstico. Estes mosaicos transicionais (Ecorregiões 2 e 3) cobrem 16% do território angolano.

As florestas do Maiombe são de extrema importância para a conservação de grandes mamíferos, especialmente para o gorila-ocidental, o chimpanzé-central, o elefante-de-floresta e a pacaça. As florestas do Maiombe albergam 14 espécies de primatas, cinco espécies de cabras-do-mato e o enigmático cabrito-do-rio.

Ecorregião 1. Floresta húmida guinéu-congolesa (WWF 5; Barbosa 1, 2, 3; Figuras 1.3.1, 1.3.3). Angola tem uma área bastante limitada de floresta húmida cerrada (cerca de 3500 km²). Estas florestas ocorrem principalmente em Cabinda, onde uma continuação da estreita faixa da Baixa Guiné perenifolia para floresta semiperenifolia de folhas largas se estende do centro dos Camarões até norte da foz do rio Congo. Elementos florais e faunísticos isolados da floresta húmida guinéu-congolesa seguem a escarpa angolana em blocos isolados no Cuanza Norte e Cuanza Sul, e como pequenos fragmentos de floresta nas ravinas viradas para o mar da serra da Chela. As colinas interiores de Cabinda formam o limite sul mais seco do bloco florestal do Mayombe, conhecido em Angola como a floresta do Maiombe. A maior parte da ecorregião situa-se nas rochas pré-câmblicas, produzindo cambissolos e nitossolos. As florestas do Alto Maiombe de Cabinda recebem entre 1200 e 1600 mm de chuva por ano, com períodos de seca em Julho-Setembro e, novamente, em Janeiro. A canópia da floresta madura no Maiombe pode atingir os 60 m de altura, mas, por regra, conta com 30-40 m de altura. Os géneros importantes incluem *Gilbertiodendron*, *Julbernardia* e *Tetraberlinia* na floresta clímax e *Milicia*, *Musanga*, *Piptadeniastrum*, *Ricinodendron* e *Terminalia* na floresta secundária, perturbada. As florestas semidecíduas do Zaire, Uíge, Cuanza Norte

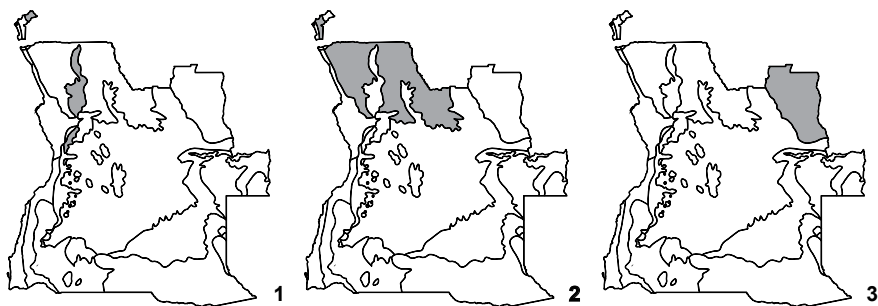
(incluindo o grande bloco florestal do Dembos) e Cuanza Sul são mais secas, com precipitação de 800-1400 mm por ano. No seu conjunto, a ecorregião tem, em termos africanos, uma excepcional riqueza de espécies, muitas das quais endémicas.



Figura 1.3.1 Exploração de subsistência na floresta do Alto Maiombe, Cabinda. Árvores de porte alto incluem as pioneiras da margem da floresta de *Terminalia superba*, com troncos brancos erectos, e coroas ramificadas de *Musanga cecropioides*, à esquerda e à direita da imagem.



Figura 1.3.2 Floresta congolosa ocidental/ mosaico de savana perto de Camabatela, Cuanza Norte. Capins altos das espécies *Hyparrhenia* e *Trachypogon*, com uma *Hymenocardia* tolerante ao fogo em primeiro plano, à esquerda.



Figuras 1.3.3-1.3.5 Da esquerda para a direita: a cinzento, localização das ecorregiões: 1. Floresta húmida guinéu-congolosa, 2. Floresta congolosa ocidental/mosaico de savana, 3. Floresta congolosa meridional/ mosaico de savana.

Ecorregiões 2 e 3. Florestas ocidentais e meridionais congolosas /mosaicos de savanas (WWF 63, 58; Barbosa 7-10, 12-14, 26; Figuras 1.3.2, 1.3.4, 1.3.5). Estes dois grandes blocos (136 000 e 54 000 km² em Angola) de floresta mista e savanas de capim alto estendem o alcance de florestas húmidas, como galerias florestais em vales e fragmentos florestais isolados em encostas e planaltos, para sul da bacia do Congo. A precipitação varia entre 1000

e 1600 mm por ano, com uma época seca de Maio a Setembro. As florestas húmidas guinéu-congolesas compreendem menos de 5% da paisagem destes mosaicos, no entanto contribuem provavelmente com até 80% da diversidade de espécies destas duas ecorregiões. A maior parte (cerca de 95%) destas duas ecorregiões consiste em savanas de capim alto que pertencem, floristicamente, ao bioma méxico de savana. Por conseguinte, são mapeados como mosaicos transicionais nas Figuras 1.2.2 e 1.2.4. Prados de gramíneas altas com árvores escassas caracterizam os planaltos arenosos entre os vales do rio. Extensas áreas da Ecorregião 3, por exemplo, são prados sem árvores, com uma abundância de geoxilas (Caixa 4.3.3), conhecidos na Lunda Norte como as *chanas da borracha* devido à abundância da planta da borracha, *Landolphia parvifolia*.

As paisagens do norte de Angola variam entre os 1000 e 1500 m nas regiões montanhosas do Zaire e Uíge, e no planalto alto de Malange e planícies da Lunda Norte. As paisagens descem através de uma série de vales a 500 m na bacia do Congo, ao longo do rio Cuango, e seguem até ao nível do mar, na foz do Congo. Os solos incluem ferralsolos, em rochas cristalinas pré-câmbricas, a oeste, e arenossolos das areias do Calaári, a leste. Os vales profundamente incisados ocupados por galerias florestais residem geralmente em estratos expostos e rochas pré-câmbricas do Karoo.

Esta topografia imensamente mista transporta uma fauna e flora ricas, onde elementos das regiões fitogeográficas zambezianas e guinéu-congolesas se encontram, e onde a fauna das florestas guinéu-congolesas se entrelaçam com os bosques zambezianos, savanas e prados do sul e do leste. Árvores de géneros como *Dialium*, *Daniellia*, *Cryptosepalum* e *Marquesia* são proeminentes nos bosques e florestas secas do nordeste de Angola. Os géneros típicos de miombo, como *Brachystegia*, *Julbernardia*, *Burkea* e *Isoberlinia* aumentam de importância de norte a sul, mas nunca dominam. Os vales fluviais têm galerias florestais de porte alto com espécies de *Ceiba*, *Entandrophragma*, *Milicia*, *Musanga*, *Piptadeniastrum*, *Raphia* e *Xylopia*. Os prados compreendem aqui espécies altas, densas de *Andropogon*, *Hyparrhenia*, *Loudetia* e *Trachypogon*, atingindo 4 m de altura, desenvolvendo rapidamente uma elevada biomassa de combustível entre fogos frequentes e avassaladores. A fronteira acentuada entre floresta e prados marca o limite da penetração do fogo. Com efeito, poucas espécies de árvores conseguem sobreviver aos fogos regulares que varrem estes prados de gramíneas altas,

e as que sobrevivem respondem bem a uma nova germinação. Géneros lenhosos tolerantes ao fogo incluem a *Annona*, *Erythrophleum*, *Hymenocardia*, *Piliostigma* e *Strychnos*.

1.3.2 Bioma de florestas e prados afromontanos

O bioma mais isolado e vulnerável de Angola compreende duas ecorregiões. As zonas mais altas das montanhas e do planalto angolano apresentam áreas relativamente pequenas de prados montanos nas terras altas do Huambo, Huíla, Benguela e Bié, com vestígios muito pequenos de flora afromontana nas florestas e arbustos ao longo da Cadeia Marginal de Montanhas – especificamente os morros do Moco e da Namba, e ao longo da escarpa da Chela. Trata-se de importantes centros de riqueza biótica e de endemismo, embora ocupando apenas 1,1% do país. Grande parte dos mamíferos de maior porte do bioma foram exterminados. As crescentes pressões da transformação da terra a favor da agricultura colocam em risco de extinção local a rica avifauna de *habitats* como florestas e prados. A avifauna é notável pelos seus elevados níveis de endemismo e de espécies com uma área de distribuição restrita.

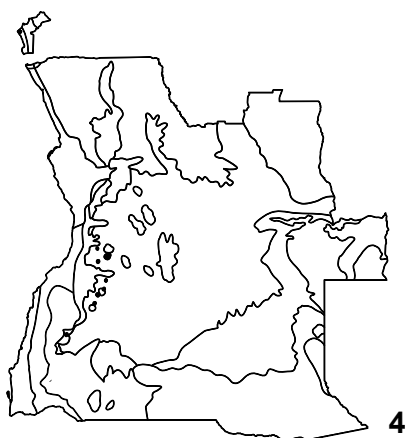
Ecorregião 4. Florestas afromontanas (WWF 77, Barbosa 5, 6; Figuras 1.3.6, 1.3.7, 1.3.8). As florestas afromontanas de Angola são as mais fragmentadas e isoladas de todos os representantes do bioma afromontano em África. Com uma área total inferior a 1000 ha em toda a sua área, em Angola, ocorrem como pequenas manchas florestais que contam com um certo abrigo do fogo em vales profundos e afloramentos rochosos. Estas terras altas recebem entre os 800 e 1600 mm de precipitação por ano, com uma estação seca de Junho a Setembro. Os solos superficiais situam-se no complexo basal e nas rochas cristalinas do Congo ocidental. As florestas fracamente estratificadas têm uma canópia descontínua de até 20 m de altura. As árvores incluem géneros afromontanos, tais como *Apodytes*, *Cassipourea*, *Erythroxylum*, *Halleria*, *Ilex*, *Maesa*, *Myrica*, *Nuxia*, *Pittosporum* e *Podocarpus*. A importância destas florestas reside nas espécies raras de aves endémicas e quase-endémicas que ocorrem como populações isoladas, disjuntivas, a mais de 2000 km de espécies e subespécies relacionadas noutros lugares nas florestas afromontanas de África Oriental, Meridional e Ocidental.



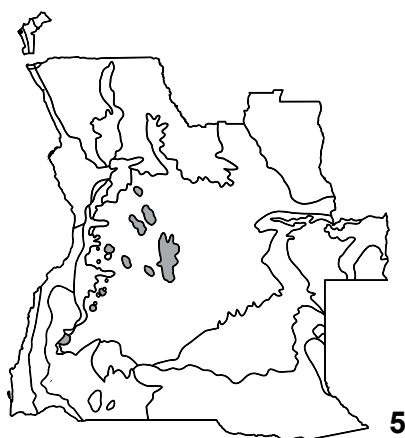
Figura 1.3.6 O maior bloco de floresta do morro do Moco, a 2200-2450 m, fotografado em 1972. Vêem-se os prados montanos de gramíneas curtas e as savanas arbustivas de *Philippia* e *Protea*.



Figura 1.3.7 *Protea welwitschii* nos prados do morro do Moco. Descrito como a *Protea* mais alta do mundo em 1960. Fotografia de J. S. Beard.



4



5

Figuras 1.3.8 e 1.3.9 Localização das ecorregiões: 4. pontos pretos – floresta afromontana; 5. sombreado cinzento – prados montanos.

Ecorregião 5. Prados montanos (WWF 77, Barbosa 32; Figuras 1.3.7, 1.3.9, 1.3.10). Os prados montanos da Cadeia Marginal de Montanhas angolana e planalto antigo (Diniz, 2006) estendem-se pelas terras altas do Cuanza Sul, Benguela, Huambo, Bié e Huíla. Estes prados aguardam um estudo detalhado da sua diversidade botânica e faunística. Situadas maioritariamente a 1500-1800 m, as colinas ondulantes aumentam para 2620 m no morro do Moco, o ponto mais alto de Angola. A geologia subjacente compreende rochas cristalinas que produzem leptossolos superficiais, ferralsolos, passando gradualmente para arenossolos a leste. Estes prados de gramíneas curtas cobrem aproximadamente 1% de Angola. São contribuintes importantes para a “reserva de água” da África Central e Austral, alimentando o Cuanza, o Cubango, o Cunene e os afluentes do Congo. Os solos sazonalmente alagados resultam na quase ausência de árvores, mas numa abundância de espécies de gramíneas, herbáceas floríferas e geófitos, incluindo muitas orquídeas. Áreas mais drenadas têm arbustos e árvores baixas, muitas vezes com o aparecimento de miombo “anão” (2-5 m de altura) de *Brachystegia spiciformis*, *B. floribunda* e *Julbernardia paniculata*, em especial em solos superficiais rochosos sobre quartzitos. Os sítios alagados sazonalmente têm extensas áreas dominadas por “florestas subterrâneas” de geoxilas, conhecidas localmente como *anharas do ongoite* (Caixa 4.3.3).



Figura 1.3.10 Prado montano húmido de gramíneas curtas, a 2000 m, Humpata, Huíla.

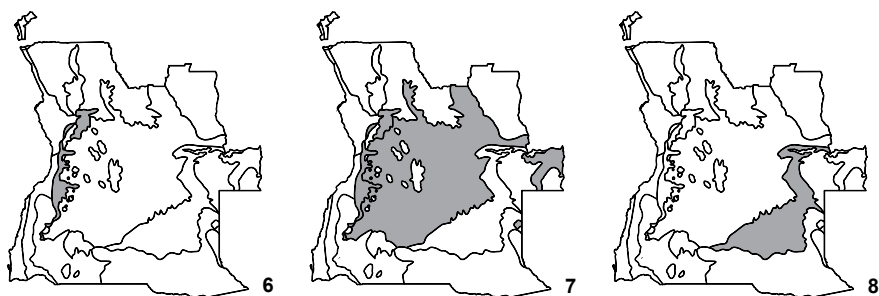
1.3.3 Bioma de savana mésica

Há dois biomas de savana reconhecidos em África – as savanas méticas/distróficas e as savanas áridas/eutróficas –, como exposto no Capítulo 1.2 e detalhados nos Capítulos 4.3 e 4.4. Ambos os biomas de savana compreendem floras pertencentes aos centros regionais de endemismo mais vastos em África, ao centro sudanês (a norte do equador) e ao centro zambeziano (principalmente a sul do equador). A flora zambeziana domina Angola, ocupando mais de 90% do país. O bioma de savana mética, típico do centro de endemismo zambeziano, estende-se por mais de 68% do território, predominantemente no planalto, acima dos 1000 m, drenando livremente os solos pobres em nutrientes e ácidos (distróficos). O fogo é a força-chave que mantém a mistura de gramíneas e árvores que constituem os bosques, savanas e prados do bioma. O fogo impede a transformação da savana em floresta cerrada, mesmo quando a precipitação média anual é suficiente para sustentar a floresta húmida fechada.

Os bosques de miombo (conhecidos como *panda* em Angola, com base no nome local *mupanda* ou *m'panda* para *Brachystegia spiciformis*) são característicos das savanas méticas da África Central. As árvores de miombo são distintas na sua forma, geralmente com troncos relativamente curtos, esguios, com ramos ascendentes que formam uma ligeira coroa, pouco profunda e muitas vezes até plana. As savanas méticas ocupam paisagens distintas. A oeste do planalto central e da Cadeia Marginal de Montanhas, os bosques da escarpa angolana formam uma transição entre as terras altas e as planícies costeiras, seguindo as colinas ondulantes e as encostas íngremes da escarpa central. A mais extensa das 16 ecorregiões de Angola é a de miombo húmido que cobre o planalto central angolano. A sudeste de miombo húmido está o miombo seco, para além do qual se encontram os bosques zambezianos de *Baikiaea*. Uma pequena área de miombo húmido do centro zambeziano fica no leste do Moxico. Dentro do alcance geográfico dos bosques de miombo encontram-se mais duas ecorregiões, reconhecidas por Burgess *et al.* (2004) como enquadradas em biomas distintos (prados sazonalmente alagados e florestas secas de folhas largas), mas são tratadas aqui como ecorregiões dentro do bioma de savana mético. As vastas planícies da bacia hidrográfica de Cameia/Bulozi são dominadas pelos prados zambezianos sazonalmente alagados. O bosque seco de folhas

largas é representado em Angola por uma pequena extensão do bosque seco perene zambeziano, no leste do Moxico. Colectivamente, estas ecorregiões constituem o bioma de savana mésica.

Os prados e bosques abertos do bioma de savana mésica transportavam originalmente uma fauna diversificada de vertebrados. As grandes espécies de mamíferos (agora dizimadas) que tiveram a sua principal distribuição no bioma incluem o tchicolocossi, a palanca-ruana, a palanca-negra-gigante, a quissema e o puco. As espécies de aves típicas do *habitat* de miombo incluem a felosa-carriça-do-miombo, o chapim-do-miombo e o rouxinol-do-mato-do-miombo.



Figuras 1.3.11-1.3.13 Da esquerda para a direita: a cinzento – localização das ecorregiões: 6. Savanas da escarpa angolana; 7. Miombo húmido angolano; 8. Miombo seco angolano.

Ecorregião 6. Savanas da escarpa angolana (WWF 35; Barbosa 18B, 22; Figuras 1.3.11, 1.3.14, 1.3.15). Esta estreita faixa de savanas mistas, a sul do rio Cuanza e ao longo da escarpa central de Angola, situa-se entre as savanas áridas das planícies costeiras (Ecorregiões 12, 13 e 14) e as savanas de miombo do planalto (Ecorregião 7). Este mosaico de prados de gramíneas altas e bosques constitui as savanas da escarpa angolana, que incluem os tipos de vegetação 18B e 22 de Barbosa (1970). A vegetação tipo 18B de Barbosa compreende os capins altos tolerantes ao fogo (1-3 m de altura) e o miombo curto (4-6 m de altura). As árvores incluem *Brachystegia spiciformis*, *B. wangermeeana*, *B. boehmii*, *B. gossweileri*, *Burkea africana*, *Combretum collinum*, *Cussonia angolensis*, *Pterocarpus angolensis*, *Terminalia sericea* e *Uapaca benguelensis*. As gramíneas são sobretudo Andropogoneae. O tipo de vegetação 22 situa-se abaixo do tipo 18B, nas encostas mais baixas e secas da escarpa e acima da planície costeira. Os elementos isolados das manchas e balcedos

da floresta guinéu-congolesa ocorrem em vales húmidos e ravinas. Árvores baixas tolerantes ao fogo estão espalhadas numa savana aberta de capins altos. As abundantes flores amarelas de *Cochlospermum angolense* fazem desta árvore a característica mais conspícua deste tipo de vegetação, juntamente com a *Acacia sieberiana*, *Adansonia digitata*, *Albizia versicola*, *Burkea africana*, *Cussonia angolensis*, *Piliostigma thonningii*, *Pterocarpus rotundifolius*, *Sterculia quinqueloba* e *Terminalia sericea*. As gramíneas são principalmente membros das Andropogoneae.



Figura 1.3.14 *Cochlospermum angolense*, árvores tolerantes ao fogo e típicas dos prados de gramíneas altas que revestem as colinas ondulantes das savanas da escarpa angolana.



Figura 1.3.15 Flor da *Cochlospermum angolense*. Fotografia de Ernst van Jaarsveld.

Ecorregião 7. Bosques de miombo húmido de Angola (WWF 36, 39; Barbosa 16, 17, 18A; Figuras 1.3.12, 1.3.16, 1.3.17). Estes bosques, savanas e prados recebem normalmente mais de 1000 mm de precipitação por ano e situam-se em elevações entre os 900 e 1500 m. Os solos profundos, húmidos, suportam uma altura de canópis de 15-25 m. A *Brachystegia spiciformis* (*mupanda*) ocorre em densidades e robustez variadas por todo o bioma de miombo, com outras espécies (*B. floribunda*, *B. glaberrima*, *B. longifolia*, *B. wangermeeana*, *B. gossweilerii*) em densidades variadas, de acordo com as características do solo. A *Julbernardia paniculata* (*mumue*) está igualmente difundida por todo o miombo angolano, juntamente com a *Burkea*, *Cryptosepalum*, *Guibourtia* e *Pterocarpus*. O miombo húmido é um mosaico de bosques, savanas e prados, com uma cobertura de gramíneas C_4 mais ou menos contínua, até mesmo sob uma fina cobertura da canópis do bosque, onde a biomassa de gramíneas pode ser demasiadamente escassa para

tolerar a penetração do fogo na maior parte das estações do ano. Arbustos e árvores baixas deste miombo incluem a *Diplorhynchus condylocarpon*, *Baphia massaiensis* e *Copaifera baumiana*. Nas bordas da linha de drenagem dos prados (*mulolas*, *dambos*), espécies de *Monotes*, *Protea* e *Uapaca* ocorrem como árvores de porte pequeno. As gramíneas incluem espécies de *Andropogon*, *Digitaria*, *Elionurus*, *Eragrostis*, *Hyparrhenia*, *Loudetia*, *Monocymbium*, *Setaria*, e com a *Panicum* a tornar-se proeminente sob o bosque.



Figura 1.3.16 Miombo nas montanhas de Quibala, Cuanza Sul. Fotografia de António Martins.



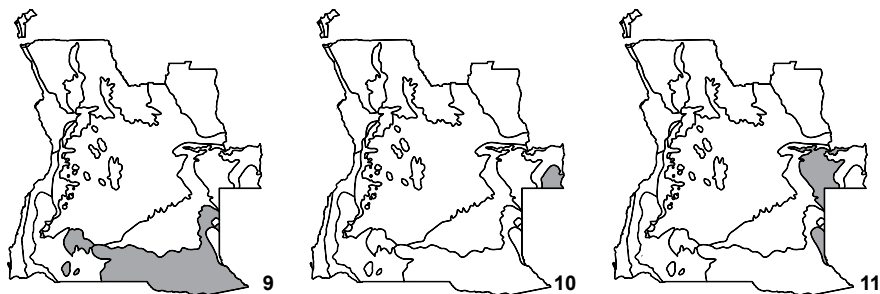
Figura 1.3.17 Bosque angolano de miombo húmido dominado por espécies de *Brachystegia* na Reserva Natural Integral do Luando, Malange. Mabecos a descansar na estrada.

Ecorregião 8. Bosques de miombo seco de Angola (WWF 42; *Barbosa* 24; *Figuras* 1.3.13, 1.3.18). Estes bosques ocorrem nas areias profundas e fortemente lixiviadas do sudeste de Angola, onde a paisagem suavemente ondulante, com vales extensos, é drenada pelas águas cristalinas das bacias do Longa, Cuíto e Cuando, descendo 1200-1000 m. As copas dos bosques caducos têm entre os 8 e 15 m de altura. A composição florística é menos rica do que a de miombo húmido, com a *Brachystegia bakerana* e a *Burkea africana* proeminentes, juntamente com a *Julbernardia paniculata*, *Guibourtia coleosperma*, *Dialium engleranum*, *Schinziophyton rautanenii* e *Cryptosepalum exfoliatum*. As séries catenais de vales extensos (*mulolas*) entre as nascentes (dunas antigas) são sazonalmente alagadas e transportam prados de *Loudetia*, *Trachypogon*, *Eragrostis* e *Monocymbium*. Nas margens abertas das catenas, encontram-se comunidades de “árvores subterrâneas” (*geoxilas*) e incluem a *Brachystegia russelliae*, *B. bakerana*, *Parinari capense* e *Chamaeclitandra henriquesiana*.



Figura 1.3.18 Bosque de miombo com uma cobertura densa do solo – gramíneas e herbáceas floríferas do norte do Cuvango, província da Huíla. Fotografia de António Martins.

Ecorregião 9. Matas zambezianas de *Baikiaea* (WWF 64; Barbosa 15, 25; Figuras 1.3.19, 1.3.22, 1.3.23). Estas matas ocorrem entre os 1000 e 1300 m, nas areias lixiviadas e pobres em nutrientes do Calaári, que cobrem a maior parte das paisagens suavemente ondulantes do sudeste de Angola. Consideravelmente sazonal, a precipitação anual na distribuição angolana desta floresta centro-africana é de 600-750 mm, com até oito meses secos. Apesar da fraca precipitação, as árvores de *Baikiaea plurijuga* (*muiumba* ou *mucusse*), profundamente enraizadas, podem formar bosques de até 20 m de altura, regra geral nas cristas de antigos campos dunares. Embora a *Baikiaea* seja reconhecida como a espécie indicadora desta ecorregião, em nenhum lugar domina a canópia ou a biomassa vegetal. Um mosaico de bosques, balcedos, savanas e espécies de prados caracterizam a ecorregião. Os géneros das árvores incluem *Azelia*, *Baikiaea*, *Burkea*, *Dialium*, *Erythrophleum*, *Guibourtia*, *Schinziophyton* e *Terminalia* nos bosques, com balcedos densos sem espinhos, de espécies como *Baphia*, *Bauhinia*, *Combretum*, *Croton*, *Pteleopsis*, *Pterocarpus* e *Strychnos* em zonas com areias superficiais sobre *duricrusts*, impermeáveis à água. A transição dos bosques típicos de miombo para os de *Baikiaea* ronda os 700 mm de precipitação anual.



Figuras 1.3.19-1.3.21 Da esquerda para a direita: a cinzento, localização das ecorregiões: 9. Bosques zambezianos de *Baikiaea*; 10. Floresta seca perenifólia zambeziana; 11. Prados zambezianos sazonalmente alagados.



Figura 1.3.22 Matas de *Baikiaea* no Parque Nacional do Bicuár.



Figura 1.3.23 Comunidade *Guibourtia* dentro da mata de *Baikiaea* no sul do Cuando Cubango. As matas situam-se ambas nas areias profundas do Calaári.



Figura 1.3.24 Floresta seca de *Cryptosepalum/ Marquesia* nas areias profundas do Calaári, Lunda Norte.



Figura 1.3.25 As extensas planícies chanas da borracha da Lunda Norte, com uma cobertura escassa de gramíneas, mas com abundância de geoxilas, que surgem após os fogos.

Ecorregião 10. Floresta seca perenifólia zambeziana (WWF 33; Barbosa 4; Figuras 1.3.20, 1.3.24, 1.3.25). Este tipo de floresta perene ocorre como pequenas manchas dentro das comunidades de miombo, sobre uma vasta área do leste de Angola (Lunda Norte, Lunda Sul, Bié, Cuando Cubango), atingindo a sua maior extensão na fronteira sudeste do Moxico com a Zâmbia. Esta floresta seca desenvolve-se melhor quando ocorre nos arenossolos bem drenados do Calaári, com um fornecimento adequado de água nos seus solos mais profundos durante a estação seca. Esta ecorregião situa-se a 1100-1200 m. Floristicamente, os elementos zambezianos dominam, com algumas espécies guinéu-congolesas e afromontanas. A leguminosa perenifólia *Cryptosepalum exfoliatum* domina, juntamente com a *Brachystegia spiciformis*, *Daniellia alsteeniana*, *Entandrophragma delevoyi*, *Guibourtia coleosperma*,

Erythrophleum africanum, *Ochna pulchra*, *Marquesia acuminata*, *M. macroura* e *Pteleopsis anisoptera*.

Enquanto a *cryptosepalum* atinge até 25 m de altura, a maior parte das comunidades florestais são mais baixas, rondando os 10-15 m. Devido à canópia geralmente cerrada, a camada herbácea é curta e apresenta muitas vezes uma cama de musgos e hepáticas. Trepadeiras e epífitas, geralmente incomuns nas florestas de miombo, são frequentes. As epífitas pteridófitas dos géneros *Polypodium*, *Platycerium* e *Lycopodium* são abundantes nestas florestas. O *Cryptosepalum exfoliatum* é intolerante ao fogo, embora as copas densas das árvores, o microclima de sombra e a cobertura baixa do solo florestal impeçam geralmente a entrada de fogos. Porém, se sujeita a fogos frequentes, ou a uma agricultura itinerante, a floresta converte-se numa savana aberta, “derivada” conhecida como *tchirhuto* na Lunda Norte e *chipya* na Zâmbia. Esta savana/balcedo atrofiado inclui a maior parte das espécies de miombo tolerantes ao fogo e ainda a *Aframomum biauriculatum*, *Pteridium aquilinum* e trepadeiras como a *Smilax kraussiana*. É a ecorregião de Angola menos estudada.

Ecorregião 11. Prados zambezianos sazonalmente alagados (WWF 76; Barbosa 31; Figuras 1.3.21, 1.3.26-1.3.29). As principais fontes das águas do rio Zambeze situam-se nas “reservas de água” do planalto angolano. Uma importante bacia hidrográfica corre através da planície do Bulozzi, talvez a maior zona húmida efémera em África (Mendelsohn & Weber, 2015). Metade da planície fica situada no Moxico, a restante na vizinha Zâmbia. Este vasto sistema de zonas húmidas sazonais, com prados, savanas e bosques de miombo, e galerias florestais estreitas, tem recebido muito pouca atenção dos investigadores, apesar das enormes populações de animais de caça que ocorreram no Parque Nacional da Cameia durante os tempos coloniais. Barbosa (1970) dedica menos de uma página à sua vegetação. As planícies encontram-se a 1000-1100 m, e estendem-se por mais de 800 km de norte a sul, e de 200 km de oeste para leste nos seus pontos mais vastos. Cobrem as areias do Calaári com argilas de gleissolos alagadas sazonalmente, frequentemente com camadas de *duricrust* abaixo da superfície, tornando impossível o crescimento de árvores em grande parte da área. Os fogos varrem os prados secos quase todos os anos, suprimindo ainda mais o crescimento de plantas lenhosas, com excepção das “árvores

subterrâneas” – as geoxilas. As superfícies elevadas dos formigueiros e dunas de areia fóssil fornecem um substrato menos desafiante para árvores e arbustos típicos de miombo. Os prados têm uma diversidade de espécies de gramíneas, dominadas pela *Loudetia simplex*, juntamente com espécies de *Acroceras*, *Arundinella*, *Bothriochloa*, *Chloris*, *Cynodon*, *Echinochloa*, *Imperata*, *Leersia*, *Oryza*, *Setaria*, *Tristachya*, *Vetiveria* e *Vossia*.



Figura 1.3.26 Planície aluvial do rio Lunde, Lunda Norte.



Figura 1.3.27 Songue numa antiga termiteira, planície aluvial do Luando, Reserva Natural Integral do Luando, Malange.



Figura 1.3.28 Vista aérea da planície do Buluzi. Fotografia de John Mendelsohn.



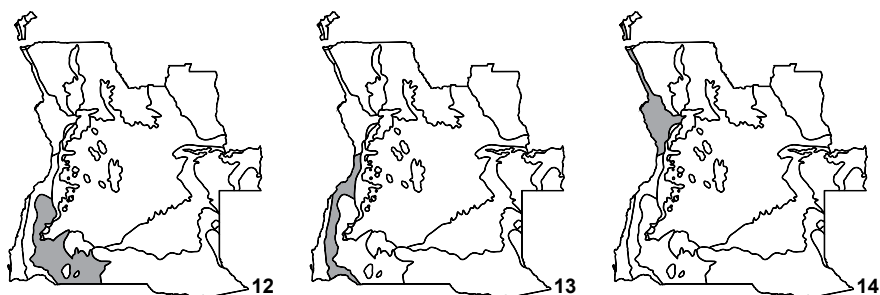
Figura 1.3.29 Bosque marginal e prado alagado, planície do Buluzi, Moçico. Fotografia de John Mendelsohn.

1.3.4 Bioma de savana árida

As savanas áridas de Angola cobrem 12,9% do país e caracterizam-se por precipitações fracas (menos de 650 mm por ano) e solos mais ricos (eutróficos) do que os ferrassolos e arenossolos, lixiviados e pobres em nutrientes (distróficos), das savanas méxicas. As savanas áridas do sudoeste de África incluem grandes áreas das areias distróficas típicas do Calaári, no sul de

Angola, onde são efemeramente eutróficas quando os nutrientes são libertados durante as chuvas. As savanas áridas situam-se geralmente abaixo dos 1000 m, enquanto as savanas méxicas estão, em regra, acima dos 1000 m. No sudoeste de Angola, a mata de mutiati (*Colophospermum mopane*) ocupa os solos ricos na base da escarpa da Chela e ao longo do rio Cunene. Aqui, a flora zambeziana mistura-se com representantes da **flora Karoo-Namibe** dentro da ecorregião da savana do Namibe, que se estende para norte, ao longo da costa, em direcção a Benguela. Este árido clima costeiro permanece sob a influência da corrente de Benguela como um mosaico de prados, savanas, balcedos e florestas secas, como uma ecorregião costeira de savana árida para lá do rio Congo, e como uma estreita margem costeira em Cabinda.

As savanas áridas de África suportam geralmente elevadas biomassas de herbívoros, sobretudo pastadores (*grazers*) gregários, e os que têm uma dieta mista. Em tempos idos, grandes populações de diversas espécies de mamíferos da savana árida foram registadas no sul e sudoeste de Angola, em especial o boi-cavalo, o búfalo-cafre, a gunga, o olongo, a zebra-de-planície, o rinoceronte-preto e o elefante-de-savana. As espécies de aves típicas do bioma incluem o picanço-palrador, o calau-de-monteiro, o estorninho-rabilongo e o batis-de-pririt.



Figuras 1.3.30-1.3.32 Da esquerda para a direita: a cinzento, localização das ecorregiões: 12. Matas de mutiati (*mopane*) de Angola; 13. Matas da savana do Namibe; 14. Savanas costeiras áridas.

Ecorregião 12. Matas de mutiati (*mopane*) de Angola (WWF 34, Barbosa 20, 21; Figuras 1.3.30, 1.3.33). A árvore leguminosa *Colophospermum mopane* (*mutiati*) ocupa grande parte do vale do Baixo Cunene formando matas, savanas e savanas áridas. Na sua maior parte confinada aos vales quentes e secos

das principais bacias de drenagem da África Austral (Cunene, Zambeze, Luangwa, Limpopo), a espécie é geralmente encontrada em solos de argila e colinas pedregosas em savanas áridas que recebem menos de 650 mm de precipitação por ano. Embora muitas vezes tida como uma única espécie dominante nas matas, forma também comunidades mistas com espécies de *Acacia*, *Adansonia*, *Albizia*, *Boscia*, *Combretum*, *Commiphora*, *Sclerocarya* e *Terminalia*. Juntamente com gramíneas dos géneros *Antheophora*, *Aristida*, *Cenchrus*, *Eragrostis* e *Enneapogon*, fornece uma vegetação herbácea rica para mamíferos de pastoreio, herbívoros e animais com uma dieta mista.



Figura 1.3.33 Matas de mutiati (*mopane*) *Colophospermum mopane* no Parque Nacional da Mupa. Fotografia de Francisco Maiato Gonçalves.



Figura 1.3.34 Savana mista de *Commiphora* e *Acacia* na interface entre as matas da savana do Namibe e as ecorregiões do deserto do Namibe angolano, Parque Nacional do Iona, Namibe. Fotografia de Ernst van Jaarsveld.

Ecorregião 13. Matas da savana do Namibe (WWF 104; Barbosa 27; Figuras 1.3.31, 1.3.34). Esta ecorregião ocupa uma faixa estreita de planícies costeiras do rio Cunene para norte, até Sumbe, encaixada entre o deserto do Namibe e as ecorregiões das matas de mutiati. A região apresenta uma mistura de colinas ondulantes e pedregosas e planícies arenosas, entre o nível do mar e os 500 m. A precipitação aumenta de sul para norte, de 100 mm para 400 mm. Árvores baixas e arbustos dos géneros *Acacia*, *Balanites*, *Boscia*, *Catophractes*, *Combretum*, *Maerua*, *Rhigosum*, *Sterculia* e *Terminalia* formam uma savana aberta, com prados extensos de espécies como a *Aristida*, *Cenchrus*, *Enneapogon*, *Schmidtia*, *Stipagrostis*, *Tricholaena* e *Urochloa*. Suculentas, arbustos e árvores são comuns ali.

Ecorregião 14. Savanas áridas costeiras (WWF 35; Barbosa 3, 7, 10, 11 e 23; Figuras 1.3.32, 1.3.35, 1.3.36). A árida faixa costeira de Sumbe para norte, até ao rio Congo, compreende sedimentos marinhos de areias, margas e calcários, situados desde o nível do mar aos 500 m. A influência da corrente de Benguela é responsável pela baixa precipitação, sobretudo abaixo dos 500 mm por ano, em toda a ecorregião, como explicado no Capítulo 2.2. Um grupo limitado de espécies de árvores, incluindo a *Acacia welwitschii*, *Adansonia digitata*, *Euphorbia conspicua* e *Sterculia setigera*, e ainda gramíneas dos géneros *Eragrostis*, *Digitaria*, *Heteropogon*, *Schizachyrium* e *Setaria* caracterizam a flora da ecorregião. A vegetação é, no entanto, muito diversa, incluindo extensos prados monoespecíficos de *Setaria welwitschii*, savanas mistas abertas, balcedos baixos mistos, bosques mistos, florestas secas e galerias florestais. As florestas secas caducifólias, de ravinas e vales estreitos, que contornam o primeiro degrau da escarpa, apresentam uma mistura de espécies de árvores zambezianas e guinéu-congolesas, formando uma canópia cerrada com pouco ou nenhum sub-bosque.



Figura 1.3.35 Prados de gramíneas altas monoespecíficas de *Setaria welwitschii* nas argilas profundas do interior do Cabo de São Braz, na Quiçama.



Figura 1.3.36 Savana de *Adansonia digitata* e *Euphorbia conspicua* com *Schizachyrium sanguineum*, *Heteropogon contortus* e *Digitaria milaniana*, no planalto de areia da Quiçama.

1.3.5 Bioma do deserto do Namibe

Uma estreita língua de deserto hiperárido estende-se desde o rio Cunene até ao rio Carunjabamba, perto de Lucira, com uma mistura de elementos florais do Karoo-Namibe e do Zambeze. Dunas sem vegetação ocorrem ao longo da costa, com planícies de cascalho preenchidas por arbustos anões, no interior, sucedidas por prados efémeros nas planícies arenosas das bacias

intermontanas. Os morros rupícolas a leste têm bosques abertos mistos e uma cobertura ligeira de prados de gramíneas. Este bioma ocupa cerca de 0,4% do país. Apesar dos desafios do ambiente do deserto, existe uma fauna diversificada e especializada (Capítulo 3.3) no Parque Nacional do Iona, hoje sob grave ameaça mediada pelo homem.

Os mamíferos encontrados no bioma incluem a raposa-das-areias, a suricata, o protelo, a cabra-de-leque, o caxine, o órix e a zebra-de-montanha-de-hartmann. As espécies de aves típicas do deserto incluem a avestruz, a abetarda-de-ruppell, a abetarda-de-ludwig e o corredor-de-burchell.

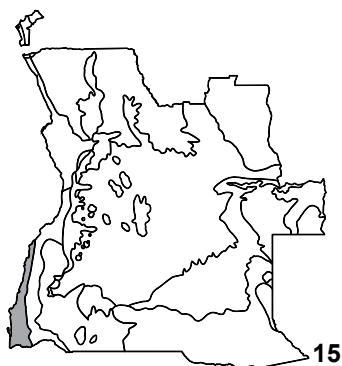


Figura 1.3.37
Localização da
Ecorregião 15.
Deserto do Namibe.

Ecorregião 15. Deserto do Namibe (WWF 98; Barbosa 28 e 29; Figuras 1.3.37-1.3.39). O sector angolano do deserto do Namibe estende-se desde o rio Cunene até ao rio Carunjamba, formando uma cunha estreita (20-80 km) entre o oceano Atlântico e as planícies costeiras que contornam a escarpa angolana. Caracterizada como um deserto hiperárido, a ecorregião recebe menos de 150 mm de precipitação por ano, com grande parte da área a receber metade desse valor. Entre o mar e as planícies arenosas intermitentes e os morros rupícolas do interior há dunas móveis e planícies de calcreto, gipso e cascalho. As dunas apresentam pouca ou nenhuma vegetação. Ainda no interior, suculentas, arbustos espinhosos e árvores baixas de *Acacia*, *Commiphora*, *Euphorbia*, *Rhigozum*, *Sesamothamnus* e *Sterculia* encontram-se espalhados por uma matriz de gramíneas pequenas e dispersas composta por *Stipagrostis*. Ao longo de grande parte do deserto, a icónica gimnosperma *Welwitschia mirabilis* é comum. Apesar da sua aridez, o deserto abriga uma diversidade rica de espécies vertebradas e invertebradas, que se revelam uma adaptação complexa à vida num ambiente quase sem água.



Figura 1.3.38 *Welwitschia mirabilis* numa planície de cascalho com gramíneas anuais mortas e ervas.



Figura 1.3.39 *Euphorbia* e *Commiphora* na base de um afloramento de gnaisse, com prados áridos dispersos durante um longo período seco. Parque Nacional do Iona.

1.3.6 Bioma do mangal

As comunidades de mangais de África recebem o estatuto de bioma por Burgess *et al.* (2004), como parte da rede global de mangais tropicais. A área limitada ocupada por mangais e os desafios do ambiente explicam a baixa diversidade de vertebrados encontrada no bioma, que, no entanto, inclui três espécies de crocodilos em Cabinda – crocodilo-de-focinho-fino de África Ocidental, crocodilo-anão-africano e crocodilo-do-nilo.

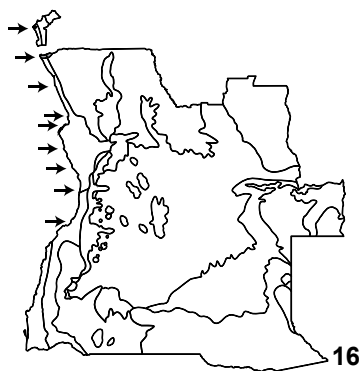


Figura 1.3.40
Localização da Ecorregião 16. Mangais centro-africanos. As setas indicam a localização das comunidades de mangais na foz dos rios.

Ecorregião 16. Mangais centro-africanos (WWF 111; Barbosa 14A; Figuras 1.3.40-1.3.42). Na foz dos rios Congo, Cuanza, Longa e Cuvo, podem encontrar-se pequenas comunidades de mangais centro-africanos. Os mangais formam florestas com 20 m de altura de espécies de *Rhizophora*, ao

longo das margens dos principais estuários fluviais, ladeados por comunidades de mangais de menor altura, em margens de lama que ocorrem em baías e lagoas, onde espécies de *Avicennia* formam bosques densos e baixos. Em termos da sua diversidade de plantas floríferas, os mangais são extremamente pobres em espécies, somente com quatro espécies de mangais e duas espécies de ervas marinhas registadas na ecorregião. A fauna marinha da ecorregião é rica, assim como a avifauna que usa os bancos de areia e de lama dos estuários e baías da ecorregião.



Figuras 1.3.41 e 1.3.42 Mangais na foz do rio Congo, na província do Zaire.
Fotografias de Kellie Pendoley.

1.3.7 Zona de Escarpa de Angola

No interior da planície costeira, e seguindo a escarpa angolana entre o norte de Cabinda e o rio Cunene, existe uma mistura complexa de elementos de bioma, estrutura de vegetação e afinidades florais (zambezianos, guinéu-congoleses e afromontanos). A Zona de Escarpa de Angola (AEZ) constitui uma **zona** fisiográfica e não uma unidade biogeográfica. Compreende um mosaico de prados, savanas, bosques, balcedos e florestas. A zona inclui muitas espécies de plantas e animais endémicos que evoluíram ao longo dos gradientes íngremes das suas paisagens. Nas escarpas do Maiombe e do norte, as florestas húmidas guinéu-congolesas (Ecorregião 1) e as savanas de capins altos da floresta congolesa ocidental/mosaico de savana (Ecorregião 2) dominam, enquanto as savanas de escarpa angolana (Ecorregião 6) ocorrem ao longo da escarpa central, compreendendo prados mistos e bosques de savanas méxicas. A importância biogeográfica e ecológica da escarpa angolana é exposta em detalhe no Capítulo 4.7.

Referências: Capítulo 1.3 Perfis dos biomas e ecorregiões de Angola

- Barbosa, L. A. G. (1970). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda.
- Burgess, N. D., Hales, J. D., Underwood, E., et al. (2004). *Terrestrial ecoregions of Africa and Madagascar – a conservation assessment*. Island Press, Washington DC, 499 pp.
- Diniz, A. C. (2006). *Características Mesológicas de Angola*. Instituto Português de Apoio ao Desenvolvimento, Lisboa, 546 pp.
- Mendelsohn, J., Weber, B. (2015). *Moxico: an atlas and profile of Moxico, Angola*. Raison, Windhoek, 44 pp.

PARTE II

DETERMINANTES DE PADRÃO: CONDIÇÕES, RECURSOS E PERTURBAÇÃO

PARTE II

DETERMINANTES DE PADRÃO: CONDIÇÕES, RECURSOS E PERTURBAÇÃO

“África, com a sua paisagem altamente diversificada e floras interligadas, oferece uma excelente oportunidade para dissipar os efeitos de variáveis ambientais como a complexidade topográfica, a estabilidade climática e os extremos climáticos, a partir de variáveis bióticas como a frequência das queimadas e a herbivoria.”

Linder (2014)

Contexto: As forças da paisagem e os padrões do ecossistema

Angola situa-se entre o equador e o Trópico de Capricórnio. Tem 1650 km de costa do oceano Atlântico e estende-se por 1230 km para o interior da África Central. Com um território de 1,246 milhões de km², possui uma extraordinária diversidade de paisagens, climas e biota. A riqueza biológica do país resulta de uma vasta mistura de condições, recursos e regimes de perturbação que interagem ao nível de organismos individuais, onde operam factores de selecção e sobrevivência. Indivíduos de uma determinada espécie ocorrem sobretudo em comunidades de reprodução, com relações intra-específicas ou interespecíficas distintas, e interdependências com outros organismos e com o seu ambiente físico. Juntos, organismos, espécies, comunidades e ambiente físico formam ecossistemas, que constituem unidades básicas de ecorregiões e biomas.

A mudança em escalas temporais e espaciais diversificadas é uma característica fundamental dos ecossistemas africanos, onde os padrões de *habitat* podem ser aparentemente monótonos, como no miombo do planalto, ou estar em constante mudança, como os tipos de vegetação ao longo da escarpa, que seguem um determinado padrão de escala fina. A heterogeneidade das paisagens de Angola reflecte-se na sua biodiversidade. As interações entre espécies e ambiente, num ciclo de fluxo constante, são a base para a resiliência do ecossistema. Secas, inundações, queimadas e herbivoria são factores de perturbação naturais que desempenham papéis essenciais nos processos regenerativos dentro dos ecossistemas, determinando as formas de vida das espécies e a fisionomia dos *habitats*. Como pano de fundo

para descrever a estrutura e as interações da flora, vegetação e fauna de Angola, temos de examinar primeiro as principais forças das funções e padrões bióticos, e definir conceitos-chave relacionados com paisagens, clima, solos, fogos e herbivoria.

Há que ter em conta três componentes do ambiente à medida que as forças de forma e função são discutidas. A terminologia usada para descrever características da dinâmica do ecossistema precisa de definição, e aqui seguem-se Frost *et al.* (1986).

- **Condições:** As características físico-químicas do ambiente, como a temperatura e a humidade, que influenciam a vida dos organismos, mas que não podem ser consumidas.
- **Recursos:** A energia e os materiais consumidos pelos organismos e pelos quais competem com outros organismos. As plantas, por exemplo, utilizam energia solar, luz, dióxido de carbono, água e nutrientes minerais no processo de fotossíntese, que cria os hidratos de carbono consumidos pelos herbívoros. Os herbívoros fornecem alimentos aos carnívoros, que, por sua vez, fornecem alimentos aos organismos decompositores que mineralizam material orgânico, libertando nutrientes para absorção por plantas, mantendo assim o ciclo de vida dos ecossistemas.
- **Perturbação:** Operando ao nível do ecossistema, as perturbações são muitas vezes causadas por acontecimentos esporádicos, como inundações, tempestades rigorosas, secas prolongadas, geadas severas, herbivoria excessiva, queimadas intensas ou actividades humanas como desflorestação ou cultivo. Em escalas mais precisas, as perturbações podem operar através de formigas que comem ou dispersam sementes, térmitas que constroem *hotspots* de nutrientes, toupeiras que escavam o solo, ou elefantes que derrubam as árvores. A perturbação pode resultar de um acontecimento, mas mais frequentemente de uma combinação ou sequência de vários acontecimentos. Em alguns casos, os acontecimentos podem ser de natureza extrema, como ciclones, inundações ou fogos. Contudo, em muitos casos, é a combinação (contingência) de acontecimentos relativamente pequenos, responsáveis por desencadear processos significativos do ecossistema. As perturbações criam oportunidades para que novos indivíduos da mesma espécie, ou de espécies diferentes, se estabeleçam dentro de uma comunidade. É feita uma

distinção entre factores de perturbação natural e aqueles causados por intervenções humanas (**antropogénicas**), como a agricultura, a mudança no uso da terra, a urbanização e a criação de gado. A menos que especificamente indicado, neste livro o termo é usado para perturbações naturais. É sabido que as perturbações são cada vez mais o resultado de actividades humanas. Exemplos de interacções homem/ambiente (muitas vezes com resultados negativos) são facultados em caixas.

Para além dos conceitos de condições, recursos e perturbações, devem ser destacados mais quatro termos relativos à dinâmica dos ecossistemas.

- **Stress** é usado num sentido fisiológico para descrever uma influência ambiental restritiva que cria *constrangimentos* à produtividade e eficiência de um indivíduo e, por extensão, de um ecossistema. Tais tensões operam, geralmente, quando uma variável ambiental, como temperatura, luz, água, nutrientes ou desfoliação, se desvia da sua variação normal de valores no sistema. O *stress* raramente é acompanhado pela mortalidade.
- **Estabilidade** (*stability*) refere-se à mudança, ou à falta dela, nas variáveis que definem o estado do sistema. O estado do sistema é descrito por propriedades denominadas **variáveis de estado**, que incluem composição de espécies, abundâncias relativas, biomassa e produtividade. As variáveis de estado mudam pouco em resposta a pressões externas (tensão ou perturbação) tais como seca, fogo, herbivoria. Se perturbadas, as variáveis de estado regressam rapidamente aos seus valores originais. Como tal, um sistema estável expõe pouca variabilidade através do tempo nas suas variáveis de estado. A estabilidade composicional (composição e abundância de espécies) e a estabilidade funcional (constância da produção primária e do consumo primário) podem variar de forma independente à medida que os factores de *stress* e perturbação flutuam.
- **Perturbação crítica** é uma alteração que pode causar a desestabilização de um sistema e uma mudança nas variáveis de estado.
- **Resiliência** é a capacidade de um sistema absorver alterações e de regressar ao seu estado original após uma perturbação, enquanto mantém a sua estrutura, função e processos de *feedback* auto-organizados (o seu estado estável alternativo).

- **Elasticidade** é a velocidade do regresso ao estado original.

Deve ser realçado que os biomas, os ecossistemas e a biota constituintes de Angola são produtos de dezenas de milhões de anos de mudança evolutiva. A mudança é um processo contínuo, que acontece em escalas espaciais e temporais muito diferentes. Os estudos ecológicos mantêm as questões de escala em constante foco, olhando tanto para a história profunda dos processos evolutivos como para os ritmos diários e para as interações das espécies com o seu ambiente e, enquanto indivíduos, uns com os outros. Os ecologistas analisam os detalhes da estrutura e a dinâmica dos ecossistemas locais, bem como a longa história dos padrões globais de geologia, clima e biogeografia. A ecologia é uma ciência integrativa.

A Parte II examina os principais motores dos padrões de distribuição de plantas e animais, e a respectiva abundância em Angola, dando respostas a questões como:

- Como é que a topografia, o clima e os solos interagem na determinação dos padrões da vegetação de Angola?
- Porque é que Angola possui tanto ecossistemas de floresta húmida como de deserto?
- O que explica a presença quer da floresta como da savana em regimes de precipitação semelhantes?
- Como pode o fogo ser, simultaneamente, uma força destrutiva e um factor primordial na manutenção da estrutura e função da savana?
- Que papéis desempenham os herbívoros na formação da estrutura dos ecossistemas?

Referências: Parte II Determinantes de padrão: condições, recursos e perturbação

- Frost, P., Medina, E., Menaut, J-C., *et al.* (1986). Responses of Savannas to Stress and Disturbance. *Biology International*. Special Issue 10. IUBS, Paris. 82 pp.
- Linder, P. (2014). The evolution of African plant diversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2: 1-14.

CAPÍTULO 2.1

PAISAGENS: GEOLOGIA, GEOMORFOLOGIA E HIDROLOGIA

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *Quais os motivos para a grande diversidade a nível de idade, estrutura e propriedades das rochas em que o país é construído;*
- *Quais são os principais grupos geológicos e rochosos e como estão distribuídos por Angola;*
- *Quais são as principais paisagens do país e onde podem ser encontradas;*
- *Como têm as paisagens de Angola sido moldadas por acontecimentos geológicos, pela erosão causada pelos rios e a redistribuição, feita pelo vento, de sedimentos soltos.*

Contexto: As antigas origens Gondwana de Angola

“Para entender o presente temos de entender o passado.”

Carl Sagan (1980)

A biodiversidade de Angola e os processos ecológicos que determinam os padrões de distribuição e a abundância da sua biota evoluíram ao longo de muitas centenas de milhões de anos, em particular desde a formação do supercontinente **Gondwana**. A familiaridade com a história profunda da evolução geológica de África, ainda que a um nível geral, ajuda na compreensão das características e fenómenos actuais. A tabela que se segue centra-se em alguns acontecimentos-chave dos últimos 550 milhões de anos, e define terminologia geológica e geomorfológica relevante. Um resumo da história geológica, e das principais linhas temporais (éons, eras, períodos e épocas, e a primeira aparição dos principais grupos biológicos), é apresentado na Tabela 2.1.1. As rochas mais antigas de Angola pertencem ao éon Pré-Câmbrico, antecedendo o Fanerozóico.

Éon	Era	Período	Época	Começo Ma	Formas Biológicas
Farenozóico	Cenozóico	Quaternário	Holoceno	0,01	—
			Pleistoceno	2,6	Primeiros humanos
		Neogénico	Plioceno	5,3	—
			Mioceno	23	Primeiros homínídeos
		Paleogénico	Oligoceno	34	—
			Eoceno	55	Primeiras gramíneas
		Paleoceno	66	Primeiros mamíferos de grande porte	
		Mesozóico	Cretácico	—	144
	Jurássico		—	208	Primeiras aves
	Triássico		—	252	Primeiros dinossauros e mamíferos
	Paleozóico	Permiano	—	286	—
		Carbonífero	—	360	Primeiros répteis
		Devoniano	—	410	Primeiros anfíbios e peixes ósseos
		Silúricas	—	438	Primeiras plantas terrestres e insetos
Ordoviciano		—	505	Primeiros corais	
	Câmbrico	—	541	Primeiros peixes	
Pré-Câmbrico	—	—	—	2500	Primeiras algas coloniais
Arqueano	—	—	—	3800	Primeiros microfósseis
Hadeano	—	—	—	4600	Fósseis desconhecidos

Tabela 2.1.1 A escala temporal geológica referindo o aparecimento dos principais grupos biológicos. Ma (há milhões de anos) indica a primeira vez em que surgiram grandes grupos de plantas e animais.

As paisagens de Angola são sustentadas por processos geológicos dinâmicos que originam dentro da **litosfera** da Terra – as camadas mais elevadas da Terra – a **crosta** e o **manto** superior. A litosfera é composta por rochas ígneas, sedimentares e metamórficas.

- As **rochas ígneas**, formadas nas profundezas da crosta, incluem granitos e gabros, que podem hoje ser encontrados em muitas partes de Angola, onde foram expostas por erosão. Em Angola, datam de 2700 Ma (Ma = milhões de anos).
- As **rochas sedimentares** formam-se no solo das bacias, onde materiais erodidos – cascalho, areia e lama – se vão acumulando (depressões, lagos, oceanos) e cimentando ao longo do tempo em conglomerados, arenitos e xistos.
- As **rochas metamórficas** são o produto da transformação pelo calor e pressão das rochas ígneas ou sedimentares. Por exemplo, sob tais condições, o calcário transforma-se em mármore, o xisto em ardósia, o granito em gnaisse e o arenito em quartzito.

A litosfera global está dividida em sete grandes **placas tectónicas** – vastas lajes de rocha sólida, compostas por cratões, cinturas móveis e bacias. Globalmente, as placas foram deslocadas das suas posições originais ao longo de períodos de centenas de milhões de anos através do processo das **placas tectónicas**. Geralmente, as placas ajustam-se a cada continente e aos oceanos circundantes. No interior da **Placa Africana**, as fundações extensas e estáveis da litosfera continental são conhecidas como **cratões** – como o **cratão do Congo**, que sustenta a maior parte de Angola, também conhecido como o **escudo angolano**. As exposições rochosas do complexo basal do pré-câmbrio – como os granitos que são visíveis sobre grande parte de Angola – são comuns e proeminentes (Figura 2.1.1).



Figura 2.1.1 Grandes afloramentos de granito são uma característica proeminente das paisagens do oeste de Angola, como estas cúpulas *bornhardt* no Cuanza Sul. Fotografia de John Mendelsohn.

Há cerca de 550 milhões de anos, o supercontinente Gondwana foi formado através da acreção (união) de várias placas e cratões antigos. Entre os 180 e 140 Ma, o Gondwana começou a separar-se.

- Primeiro, há cerca de 180 Ma, o Gondwana Oriental (Antártida, Índia, Austrália, Madagáscar) separaram-se do Gondwana Ocidental (África e América do Sul).
- Há aproximadamente 130 Ma, África começou a separar-se da América do Sul com a formação do oceano Atlântico, totalmente estabelecido pelo Cretácico Superior (80 Ma).

- Muito mais tarde, por volta de 34 Ma, estava concluída a separação da Austrália da Antártida e a formação da passagem de Drake, acontecimentos de grande importância para Angola, já que resultaram no início da circulação oceânica circumpolar. Durante este período, o gelo da Antártida e a aridez da África Austral foram firmemente estabelecidos.
- Por volta de 14 Ma, formou-se o istmo do Panamá, juntando as Américas do Norte e do Sul e bloqueando a circulação oceânica do Pacífico Central para o Atlântico.
- Entre os 10 e 7 Ma, a corrente de Benguela desenvolveu-se ao longo da costa sudoeste africana, trazendo água fria para o norte e desencadeando a produção de nevoeiro ao longo da margem do Namibe. Os padrões dos oceanos e continentes, como os conhecemos actualmente, tinham sido estabelecidos.

As placas tectónicas ainda estão em movimento, deslocando a África para a Eurásia e a Índia para a Ásia, com terremotos frequentes a assinalar o processo.

A Era Cenozóica (66 Ma até ao presente) viu as superfícies terrestres de África, cujos resultados ajudam a compreender a evolução dos ecossistemas terrestres de Angola, estabelecidas. Desde o início da separação do Gondwana, as superfícies do continente africano elevaram-se intermitentemente e, em consequência, erodiram-se, formando um mosaico de extensas planícies de desnudação, conhecidas como **superfícies de aplanção** e chamadas **peneplanícies** ou **pediplanícies**. (Estes termos genéricos são usados indiferentemente por geomorfologistas.) Aqui a preferência é dada ao costume angolano de usar peneplanície. As mais antigas e extensas são conhecidas como as superfícies **africanas** e **pós-africanas**. Produto de muitos milhões de anos de erosão em profundidade (peneplanície) ou regressiva (pediplanície), estas superfícies formaram-se entre os 85-42 Ma (africanas), 19-15 Ma (pós-africanas I) e 3-1 Ma (pós-africanas II), de acordo com os estudos de geomorfologistas (Partridge & Maud, 1987; Knight & Grab, 2018). Vestígios destas superfícies são visíveis hoje, com maior destaque para o planalto continental, que domina o planalto angolano e as extensas peneplanícies do subcontinente. Muitas destas superfícies, como acontece na **bacia do Calaári**, transportam camadas sedimentares que contêm camadas densas de sedimentos quer espalhados pelo vento, quer

transportados pela água, e em que laterites, silcretos e calcretos se formaram durante longos períodos de relativa estabilidade tectónica e de climas que se foram alterando gradualmente.

Com a separação de África dos outros continentes, foram-se formando **escarpas** em toda a extensão da costa da África Austral através de um processo de elevação do contraforte ao longo da margem continental fendida, e da elevação regional do subcontinente. A fachada da **Grande Escarpa** da África Austral recuou gradualmente paralela à costa. O ritmo e a distância do recuo variaram de um lugar para outro, influenciados pela precipitação predominante. As escarpas da África Austral são mais proeminentes em Angola e ao longo da costa leste da África do Sul (Figura 2.1.2).



Figura 2.1.2 A escarpa angolana atinge a sua expressão mais acentuada na serra da Chela. 2300 m acima do nível do mar, o planalto sobre a fachada da escarpa quartzítica é um vestígio da superfície de aplanção africana.

A África Austral viveu um período geomorfologicamente estável durante a maior parte do Cenozóico (de 66 Ma até ao presente), apenas com níveis menores e localmente melhorados de elevação, subsidência e erosão (Figura 2.1.3). Acredita-se que estes períodos de erosão estejam relacionados com a **elevação** do subcontinente – **elevações do manto** –, como resultado de forças tectónicas. Duas delas – as elevações do **Maiombe** e do **Bié** – elevaram a paisagem angolana existente em cerca de 500 m. A elevação do Bié é responsável pelas terras altas de Angola, que hoje servem de “reservas de água” da África Austral (Capítulo 2.1.3). Duas bacias que **subsidiam a drenagem interna (endorreicas)** – a antiga **bacia do Congo** e a **bacia do Calaári**, mais recente – surgiram e foram acumulando sedimentos durante

todo o Cenozóico. Os sedimentos que estão mais acima, e que foram depositados mais recentemente, são as areias do Calaári. As areias do Calaári, na sua maioria com menos de 100 m de profundidade, mas podendo atingir os 500 m, foram formadas durante os últimos 5 Ma através da deposição de sedimentos acarretados pela água e pela erosão do vento da superfície pós-africana. Cobrem mais de 2,5 milhões de km², o maior corpo contínuo de areia na Terra.

Figura 2.1.3 Mapa das principais elevações do manto de África, fendas, escarpas e bacias sedimentares. É de notar as bacias do Congo e do Calaári, e as elevações do Maiombe, Bié e Namíbia. Redesenhado e simplificado a partir de Knight & Grab (2016). *Quaternary environmental change in southern Africa: physical and human dimensions*. Cambridge University Press, Cambridge.

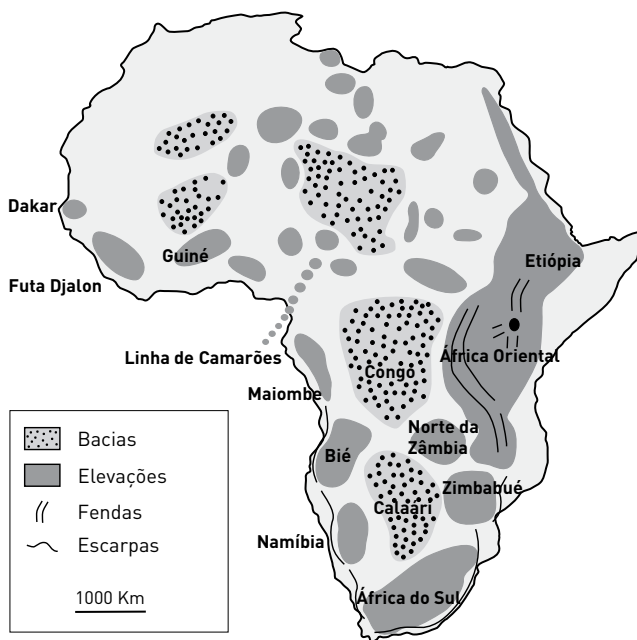


Figura 2.1.4 O paralelo rio Cuchi alimenta a drenagem do Cubango da paisagem suavemente ondulante (1200-1300 m acima do nível do mar) da superfície de aplanção pós-africana. Quando Cubango. Fotografia de António Martins.



A incisão fluvial foi acelerada a partir de 34 Ma por uma queda no nível do mar global de 70 m, consequente à formação do manto de gelo antártico, à circulação circumpolar e ao aumento regional da elevação da África Austral em elevações recém-formadas. Mais recentemente, os ciclos de erosão das paisagens, a seguir à elevação do **Plioceno** (5,3 a 2,6 Ma) de 100 m no Oeste a 900 m no leste da África Austral, desencadearam o rejuvenescimento dos sistemas fluviais. As superfícies de aplanagem deste período foram apelidadas “**pós-africanas**” (isto é, formadas depois das superfícies “africanas”) por muitos investigadores que seguem a terminologia de King (1962). A erosão eliminou grande parte da superfície africana, mas muitos vestígios estão preservados até hoje, onde estão cobertos por *duricrusts* – laterites, silcretos e calcretos (Knight & Grab, 2016).

O mosaico das superfícies de aplanagem africana e pós-africana, com sequências tectónicas, de erosão e de deposição, quer mais antigas como mais recentes, interações climáticas e *feedbacks*, criou uma marca confusa que somente o geomorfologista treinado pode interpretar prontamente. Mas estes processos facultam explicações para muitas questões de importância biogeográfica e ecológica, como a captura de rios, a criação da escarpa angolana, a bacia do Calaári, os desfiladeiros fundos do rio Cunene e as extensas planícies alagadas da bacia do Zambeze.

Após esta breve visão geral sobre a evolução paisagística africana, e antes de passarmos a uma análise mais detalhada do substrato do solo em que as plantas crescem e os animais vivem, serão descritas a geologia, a geomorfologia e a hidrologia de Angola.

2.1.1 Geologia: uma breve história da Terra e de Angola

Um primeiro passo necessário para se aprender a geologia de um país como Angola, e a história evolutiva do planeta, é estar familiarizado com certas linhas de tempo e camadas geológicas associadas – a sucessão de formações rochosas conhecida como a sua **estratigrafia**. Isto compreende-se melhor através da referência a um mapa geológico de Angola, e à sequência de camadas geológicas sobrepostas durante a longa história da Terra (Tabela 2.1.1). O mapa geológico de Angola (Figura 2.1.5) destaca as quatro principais **eras** geológicas do planeta Terra – Pré-Câmbrica (541 Ma para trás) – onde **Ma = milhões de anos**, Paleozóica (541-252 Ma), Mesozóica (252-66 Ma) e

Cenozóica (de 66 Ma até ao presente). Uma breve sinopse destas eras, e dos **períodos** geológicos e das **épocas** que contêm, irão facultar orientação para as muitas referências aos termos geológicos que aparecem neste livro.

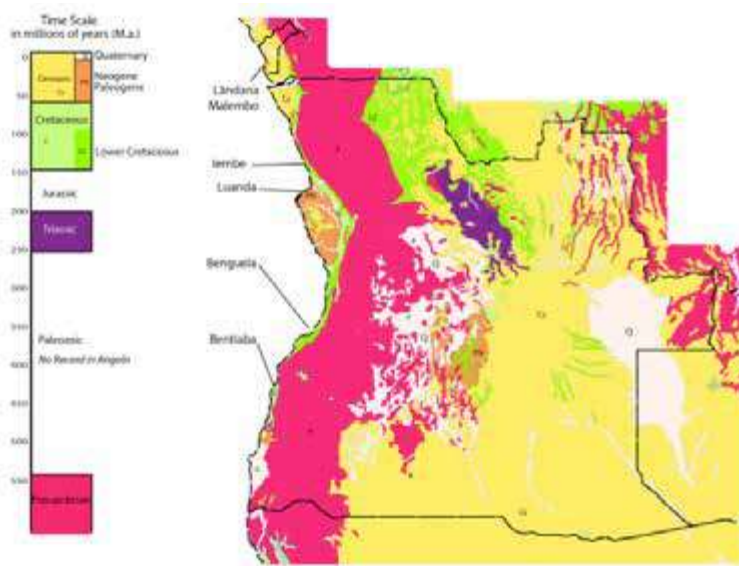


Figura 2.1.5 As principais formações geológicas de Angola, com uma escala estratigráfica a indicar os períodos geológicos em que foram formadas. Note-se a importância das rochas cristalinas pré-câmblicas da crista ocidental de Angola, e a extensa cobertura das areias cenozóicas do Calaári na metade oriental do país. A partir de Mateus *et al.* (2019). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 53-78.

ERA PRÉ-CÂMBRICA

- A **Era Pré-Câmbrica** é a era geológica mais antiga, datando do nascimento do planeta, desde há cerca de 4600 milhões de anos até 541 Ma. Muito poucos fósseis são conhecidos do Pré-Câmbrico, dos quais as primeiras formas de vida reconhecíveis – os estromatólitos – datam de 3500 Ma. Exemplos posteriores (1250 Ma) destas camadas fossilizadas de cianobactérias podem ser observados na Humpata, na Huíla.
- A extensa crista da escarpa ocidental, terras altas e planaltos ocidentais de Angola é formada por **rochas cristalinas** pré-câmblicas do complexo basal e do sistema do Congo ocidental, para além de afloramentos dispersos de rochas ígneas, como granitos, e de rochas vulcânicas, como doleritos.

O **complexo basal** compreende uma série de granitos, gnaisses e migmatitos **inferiores** e uma série de sedimentos **superiores** metamorfosados, incluindo xistos e quartzitos. Os termos “inferior” e “superior” referem-se, respectivamente, a estratos geológicos mais antigos e mais recentes. Situado acima do complexo basal está o **Sistema do Congo Ocidental**, uma faixa móvel composta por rochas sedimentares metamorfosadas do pré-câmbrico superior. Estas incluem calcários, xistos, ardósias e quartzitos.

ERA PALEOZÓICA

- A era Pré-Câmbrica foi seguida pela Era Paleozóica (541 a 252 Ma). Há poucos exemplos em Angola para a maior parte da Era Paleozóica. Contudo, o período Carbonífero (“Era dos Anfíbios”) deixou a sua pegada nos vales glaciares e nos tilitos do sudoeste de Angola (Figuras 2.1.6 e 2.1.7) e na Baixa de Cassange. Em Angola, a maioria das formações paleozóicas estão cobertas por areias do Calaári. A era Paleozóica terminou com o período Pérmico, concluindo-se que houve uma extinção em massa de 95% das espécies animais e vegetais da Terra.



Figura 2.1.6 Estriamento glacial (estrias) no leito do Cunene inferior, em Otjiborombonga. As estrias são gravadas no substrato rochoso pelo efeito abrasivo de rochedos mantidos na base e margens de glaciares durante o Carbonífero (300 Ma), recortando um vale fundo no que é hoje o desfiladeiro do Cunene.



Figura 2.1.7 Pareda recortada por glaciares em conglomerados do vale do Cunene. Fotografias de Eckhart Freyer.

ERA MESOZÓICA

- A **Era Mesozóica** (a “Era dos Répteis”, entre 251 e 66 Ma), foi introduzida pelo **período Triássico**. Os dinossauros foram dominantes em todo o Mesozóico, e as primeiras aves surgiram durante o Triássico. A evidência do Triássico encontra-se nos sedimentos continentais de arenitos, calcários e xistos do **Supergrupo do Karoo**, que cobrem a depressão da **Baixa de Cassange**, juntamente com margas, conglomerados e xistos do Cretácico.
- Após o Triássico veio o período Jurássico – até agora desconhecido em Angola – seguido, por sua vez, pelo período Cretácico (144 a 66 Ma). O Cretácico não só assistiu ao aparecimento das primeiras plantas floríferas, como, no seu termo, ao fim dos dinossauros, ficando assim marcado por extinções em massa aos 66 Ma. As formações cretácicas em Angola são encontradas como sedimentos fluviais continentais, no interior, e sedimentos marinhos ao longo da sua margem costeira, e ainda como preenchimento de crateras em vulcões cretácicos extintos.

ERA CENOZÓICA

- A última era (e actual) é o **Cenozóico** – a “Era dos Mamíferos”. Os geólogos reconhecem três **períodos** e sete épocas dentro do Cenozóico. Os termos períodos **Paleogénico** e **Neogénico** incluem as cinco épocas de 66 a 2,6 Ma. A época do **Mioceno** (de 23-5,3 Ma) testemunhou grandes fenómenos climáticos, ecológicos e evolutivos de enorme importância para África, como delineado na Caixa 2.1.1. As duas últimas épocas (o **Pleistocénico** e o **Holocénico**, 2,6 Ma até ao presente) são referidas como o **Período Quaternário**.
- São cinco as **bacias sedimentares** marinhas – (Cabinda, Zaire, Cuanza, Benguela e Namibe – a Orla Sedimentar) – encontradas ao longo da costa angolana. As bacias do norte compreendem planaltos de areias pleistocénicas vermelhas, amarelas e cinzentas (musseques) que cobrem sedimentos de argilas, calcários, margas, arenitos e conglomerados do Cretácico inferior a sedimentos do Mioceno, enquanto leitos mais antigos dominam as bacias do sul (Benguela e Namibe). Estes últimos sedimentos incluem muitos fósseis marinhos.
- A metade oriental de Angola está coberta por sedimentos continentais de **areias cenozóicas do Calaári**. No extremo sudoeste encontram-se

sedimentos muito menores de areia **quaternária**, formando as **dunas móveis** do deserto do Namibe. No planalto ocidental, desenvolveram-se solos quaternários pela meteorização do substrato pré-câmbrico. Os produtos da erosão são encontrados sob a forma de sedimentos aluviais na bacia do Cuvelai, e nas cabeceiras do Zambeze, através das vastas planícies alagadas do Bulozí, Moxico.

CAIXA 2.1.1: O MIOCENO: O TRAMPOLIM DOS ECOSISTEMAS MODERNOS DE ÁFRICA

“O Mioceno (cerca de 23-5,3 Ma) é considerado um dos períodos cruciais para a África tropical, com várias alterações climáticas, geológicas e fisiográficas que levaram a uma evolução complexa da biodiversidade africana.”

Couvreux et al. (2020)

Fenómenos geológicos, climáticos e evolutivos durante a época do Mioceno moldaram muitos dos padrões de biodiversidade e processos ecológicos debatidos neste livro. O Mioceno será frequentemente referido nos capítulos que se seguem, tornando-se como tal útil compreender as suas características e importância.

O Mioceno ocorreu entre 23 e 5,3 Ma. Foi precedido pelo Oligoceno e seguido pelo Plioceno, durante um período em que o planeta começou por aquecer, arrefecendo e secando a seguir, devido à reduzida capacidade da atmosfera fria em absorver humidade e formar chuva. Os continentes, após a separação do Gondwana, tinham-se aproximado das suas posições actuais. A África avançou para Arábia por um breve período, permitindo que a biota eurasiática migrasse para o continente, antes de voltar a separar-se. Geólogos e paleontólogos referem-se a três sub-épocas estratigráficas: o Mioceno inicial (23-20 Ma), o Mioceno médio (20-11 Ma) e o Mioceno superior (11-5 Ma).

Durante o Mioceno, ocorreram mudanças importantes nos climas.

- No Mioceno médio, o clima arrefeceu acentuadamente depois de 14 Ma. A elevação do Centro-Africano Atlântico elevou em 1200 m o maciço do Maiombe e o planalto de África Oriental, criando este último uma

barreira aos ventos de sudeste, soprando através de África desde o oceano Índico, e causando a aridez da bacia do Congo e a fragmentação da floresta húmida.

- O manto de gelo da Antárctida, em desenvolvimento desde 34 Ma, atingiu a sua actual extensão por volta dos 8 Ma, no Mioceno superior. A Corrente Circumpolar Antártica já tinha arrefecido o planeta e aumentado a sazonalidade e a aridez. Por esta altura, o deserto do Namibe e as extensas savanas da África estavam já bem desenvolvidos.
- As florestas húmidas expandiram-se e as savanas contraíram-se no final do Mioceno, durante um período mais quente e húmido no Plioceno inicial (5,3-3,6 Ma), rapidamente seguido por um período mais frio e seco.
- Durante o Plioceno superior (3,6-2,6 Ma) uma nova elevação, com cerca de 900 m, rejuvenesceu a Grande Escarpa que caracteriza a geomorfologia do oeste de Angola. Isto teve uma profunda influência na dinâmica da biodiversidade da região durante o Pleistocénico.
- Seguidamente, as oscilações entre períodos frios e secos (glaciares) e períodos mais quentes e húmidos (interglaciares) ocorreram durante as Idades do Gelo do Pleistocénico (2,6-0,1 Ma). O impacto destas alterações climáticas nas florestas húmidas de Angola será discutido no Capítulo 4.1.

A formação de prados de gramíneas durante o Mioceno revelou ser de grande importância para a ecologia de África. A evolução de gramíneas ricas em sílica, fibrosas, tolerantes ao fogo, e de ungulados gregários com pernas longas (mamíferos com cascos) e dentes de coroa alta, foi provavelmente o principal processo evolutivo/ecológico a moldar os ecossistemas africanos modernos. As savanas, dominadas por gramíneas C_4 , eficientes a armazenar água (Capítulo 3.2.2), forneceram os *habitats* abertos em que proliferavam perissodáctilos (zebras, rinocerontes) e artiodáctilos (antílopes, girafas). Noventa e cinco por cento das plantas modernas e todas as famílias modernas de aves existiam no final do Mioceno. Os macacos passaram por uma especiação, e os primeiros homínídeos bípedes (os nossos remotos ancestrais) surgiram em África no final dessa época. Duas características-chave das savanas angolanas (árvores com espinhos e arbustos das savanas áridas, Capítulo 4.5) e as “florestas subterrâneas” das savanas méxicas (Capítulo 4.3; geoxilas, Caixa 4.3.3), evoluíram, através de interações e de processos co-evolutivos, com a fauna herbívora e os regimes de fogos durante o Mioceno.

Resumindo, durante o Mioceno ocorreram múltiplos acontecimentos-chave:

- Intensificação do manto de gelo da Antártida;
- Reforço da Corrente Circumpolar;
- Estabelecimento da corrente de Benguela;
- Arrefecimento e seca do planeta;
- Criação do deserto do Namibe;
- Expansão dos prados e savanas e contracção das florestas;
- Evolução das gramíneas C_4 e crescente frequência e intensidade dos fogos;
- Especiação de antílopes gregários e de plantas lenhosas espinoscentes, atingindo a sua actual importância na estrutura e função do ecossistema.

Por volta do final do Mioceno, as paisagens da savana e 95% das famílias modernas de plantas, mamíferos e aves tinham surgido. África, como a conhecemos, havia sido formada.

2.1.2 Paisagens, ecologia da paisagem e geomorfologia

A topografia geral de Angola encontra-se ilustrada na Figura 2.1.8. Em resumo, as planícies costeiras situadas abaixo dos 200 m de altitude e com 10-150 km de largura ocupam 5% da superfície terrestre do país, levando a uma escarpa escalonada e montanhosa que se eleva até aos 1000 m (23%) e a um extenso planalto com 1000-1500 m (65%). Sete por cento do país situa-se acima dos 1500 m, atingindo o seu ponto mais alto 2620 m acima do nível do mar, no morro do Moco.

As principais paisagens de Angola foram categorizadas e mapeadas – com base nas principais características da sua topografia, geomorfologia, geologia, clima, solos, fitogeografia e potencial agro-ecológico – em 11 unidades “mesológicas”, ou paisagísticas, pelo agrónomo Castanheira Diniz (1973, 1991, 2006). O conceito de Diniz de unidades agro-ecológicas/mesológicas encaixa-se nas percepções actuais das ecorregiões. O seu pensamento reflecte aquilo a que hoje se chama **ecologia paisagística**, o estudo da composição, estrutura e função das paisagens. Diniz usou uma abordagem interdisciplinar, em que escalas de padrões e processos ecológicos são integrados com utilidade funcional para as sociedades humanas e os

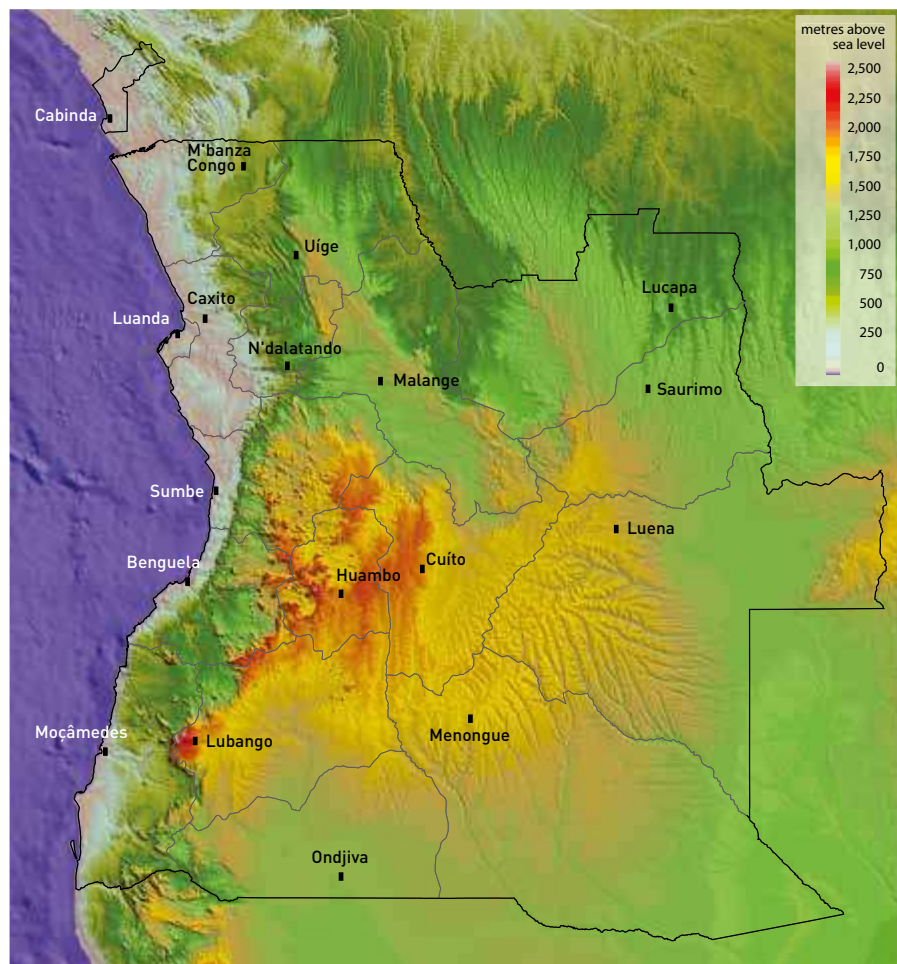


Figura 2.1.8 Topografia geral de Angola. A partir de Huntley (2019), *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature.

seus impactos na paisagem. São aqui resumidos aspectos importantes destas 11 unidades abrangentes (Figura 2.1.9), enumerando as ecorregiões dominantes encontradas em cada tipo de paisagem. Os valores económicos de cada paisagem são ilustrados pelas culturas agrícolas que Diniz (1973, 2006) identificou como tendo a maior produtividade existente ou potencial dentro da unidade.

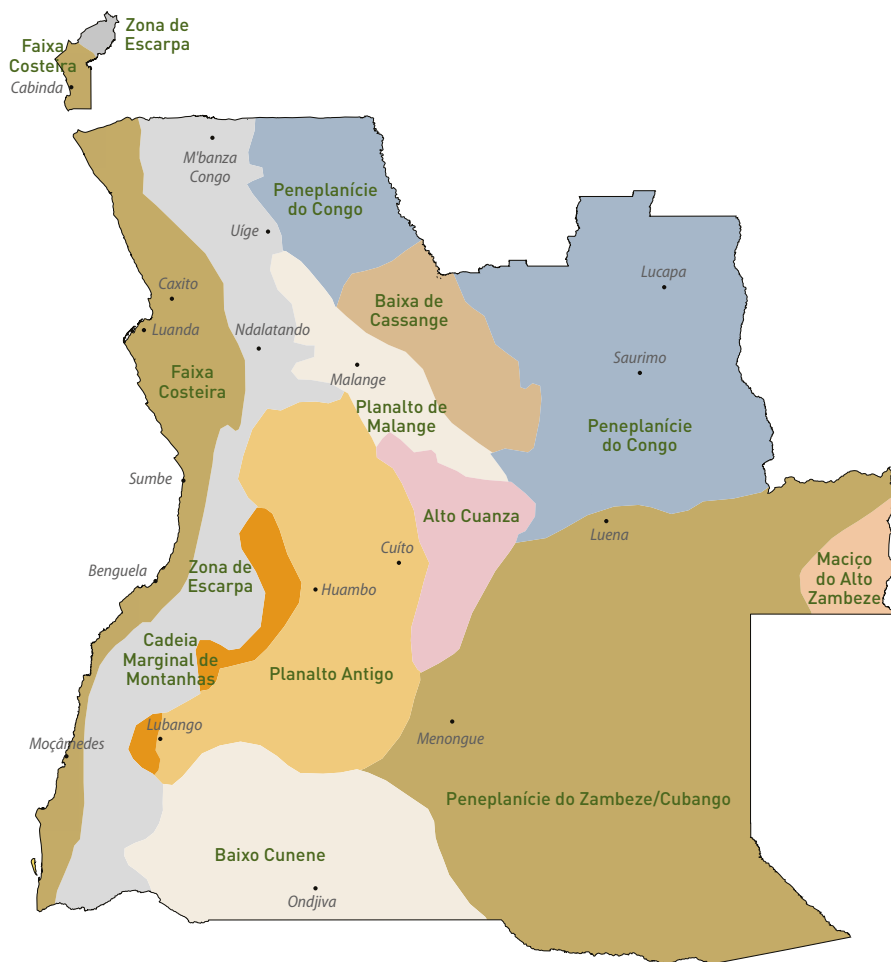


Figura 2.1.9 Os principais sistemas paisagísticos de Angola. A partir de Huntley (2019). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature.

1. **Zona Costeira (Faixa litorânea):** Ecorregiões de Angola 12-14 e 16. Esta é uma peneplanície costeira na sua maior parte contínua a 10-200 m, quebrada ocasionalmente por vales de rios largos. Em locais tão estreitos como os que têm 10 km, a faixa costeira possui, em geral, cerca de 40 km de largura, alargando-se a 150 km a norte de Sumbe e a montante do Baixo Cuanza. Ao contrário da situação na costa leste de África, a latitudes semelhantes, a costa angolana é notável pela ausência de recifes de coral e florestas de dunas costeiras. Longos bancos de areia estendem-se para norte a partir de rios como o Cunene e o

Cuanza. Planícies mareais e mangais ocorrem na maior parte das fozes fluviais do Lobito em direcção a norte, aumentando em dimensão e diversidade rumo ao Congo. Grande parte da costa é elevada, resultando em falésias íngremes com 10-100 m de altura. Vários **montes-ilhas** (*inselbergs*) erguem-se acima da peneplanície costeira, sendo a mais importante a **serra da Neve**, que atinge os 2489 m. As planícies costeiras são compostas maioritariamente por sedimentos marinhos fossilíferos das bacias sedimentares de Cabinda, Zaire, Cuanza, Benguela e Namibe. As plataformas costeiras setentrionais estão cobertas por areias pleistocénicas vermelho-escuras de antigas praias (*terras de musseque*). Situadas abaixo das areias, e expostas sobre grandes áreas, estão argilas cretácicas a miocénicas, margas gipsíferas, calcários dolomíticos e arenitos. Importantes leitos fossilíferos cretácicos a miocénicos ocorrem em Bentiaba e no Iembe, este último incluindo o dinossauro saurópode *Angolatitan adamastor*. O segmento mais meridional da Faixa Costeira inclui as dunas móveis e, na sua maior parte, sem vegetação do actual deserto do Namibe. As planícies alagadas dos rios costeiros fornecem solos aluviais ricos, que sustentam a agricultura intensiva. As culturas incluem algodão, bananas, caju, açúcar, mandioca, manga e óleo de palma.

2. **Zona de Escarpa** (*Faixa subplanáltica*): Ecorregião angolana 6. Entre as planícies costeiras e a cadeia marginal de montanhas e planaltos situa-se uma larga faixa de transição, variável em largura e gradiente. Ao longo de grande parte da escarpa, a transição avança para uma série complexa de degraus íngremes com uma altura entre os 100 e 600 m de altura. No sul, entre Moçâmedes e Lubango, a escarpa da serra da Chela é extremamente acentuada, atingindo os 1000 m na Tundavala e no Bimbe. A geologia da Zona de Escarpa é complexa, compreendendo rochas cristalinas pré-câmblicas: granitos, gnaisses, xistos, quartzitos e anfibolitos. A Zona de Escarpa (por vezes designada como escarpa ocidental de Angola) inclui um país muito acidentado, com faixas montanhosas a norte e diversos montes-ilhas. Há muito que a escarpa angolana é reconhecida pela sua importância biogeográfica (Capítulo 4.7). As culturas agrícolas incluem algodão, ananás, bananas, café robusta, açúcar, citrinos, feijão, girassol, mandioca, manga, milho, óleo de palma, legumes, sisal e tabaco.

3. **Cadeia Marginal de Montanhas:** Ecorregiões angolanas 4 e 5. Estas terras montanhosas, com 1800-2620 m, e sustentadas sobretudo por rochas pré-câmblicas, como gnaisses, granitos e migmatitos, situam-se acima da escarpa, ao longo da margem ocidental do extenso planalto, e são conhecidas como as terras altas de Benguela, Huambo e Huíla. Os picos mais altos atingem os 2620 m acima do nível do mar, no morro do Moco, 2582 m na serra do Mepo, e 2420 m no morro da Namba. As montanhas são de importância biogeográfica para os seus prados montanos, com alguns elementos da flora do Cabo, manchas de floresta-relíquia afromontanas e conjuntos endémicos de aves. As culturas agrícolas incluem batata, legumes e trigo.
4. **Planalto Antigo:** Ecorregiões angolanas 4-7. Este extenso **planalto** desce para leste a partir da zona inferior da Cadeia Marginal de Montanhas e compreende as cabeceiras dos rios Cunene, Cubango, Queve e Cutato, abrangendo paisagens ondulantes, com zonas húmidas e cumes baixos, e montes-ilhas graníticos dispersos. Juntamente com a Cadeia Marginal de Montanhas, o planalto representa as terras altas de Angola, incluindo grandes áreas das províncias de Benguela, Huambo, Huíla e Bié. Desce dos 1800 m, a oeste, para os 1400 m no centro de Angola. Estas paisagens, ora planas ora suavemente ondulantes, juntamente com as peneplanícies congolosas e zambezianas, são conhecidas como as superfícies de aplanacção africana e pós-africana (Jessen, 1936; King, 1962; Feio, 1964), e estima-se que tenham sido formadas durante dois períodos de erosão continental, entre 100 e 45 milhões de anos (final do Cretácico a meados do Cenozóico) e há 23 a 7 milhões de anos (Mioceno). As culturas agrícolas incluem amendoim, batata, café arábica, citrinos, feijão, milho e trigo.
5. **Baixo Cunene:** Ecorregiões angolanas 12 e 13. Esta unidade paisagística desce, de forma imperceptível, aos 1400 m no “Antigo Planalto” até à fronteira com a Namíbia, a 1000 m. O declive suave da metade oriental forma a bacia do Cuvelai, claramente definida, que drena como uma captação efémera para a bacia salina de Etosha. A oeste do Cunene, a paisagem é mais quebrada, com bolsas de areias do Calaári entre colinas rochosas baixas. As culturas agrícolas incluem algodão, sorgo, milhete, milho e mandioca.

6. **Alto Cuanza:** Ecorregião angolana 7. As bacias do Cuanza e do seu afluente Luando, a altitudes compreendidas entre os 1200 e 1500 m, formam uma bacia distinta de drenagem lenta que alimenta extensas zonas húmidas durante as chuvas de Verão. As culturas agrícolas incluem o milho, a mandioca e o açúcar.
7. **Planalto de Malange:** Ecorregião angolana 7. Um planalto ondulante a 1000-1250 m, descendo abruptamente na sua margem nordeste em cerca de várias centenas de metros em direcção à Baixa de Cassange e à drenagem do Cuango. As ravinas da escarpa contêm importantes elementos de floresta húmida (como em Tala Mungongo e em Quela). A oeste, o planalto é drenado pelos rios que correm admiravelmente para o Atlântico por um afluente do Cuanza (o Lucala), que cai mais de 100 m nas famosas Cataratas de Calandula. As culturas agrícolas incluem açúcar, girassol, mandioca e milho.
8. **Peneplanície do Congo** (*Peneplanície do Zaire*): Ecorregiões angolanas 2 e 3. É uma vasta peneplanície arenosa, drenada pelos afluentes da bacia do Cassai/Congo que correm para norte. A peneplanície estende-se para leste desde as margens da zona montanhosa a norte da Zona de Escarpa, no Uíge, até às extensas *Chanas de Borracha* das Lundas. Estas planícies, que na sua maioria descem a pique até aos 800-1100 m, são divididas pelos inúmeros afluentes que correm, paralelos, a norte da bacia do Congo. O rio Cuango, que drena a Baixa de Cassange, desce até aos 500 m na fronteira com a República Democrática do Congo. A fronteira sul da peneplanície do Congo é definida, de forma imperceptível, pela linha divisória de águas entre as bacias do Zambeze e do Congo, situada cerca de 1200 m. As culturas agrícolas incluem amendoim, girassol e mandioca. Os sedimentos cretácicos de muitos rios das Lundas são a fonte da rica indústria diamantífera de Angola.
9. **Bacia do Cassange:** Ecorregião angolana 2. Uma vasta depressão, várias centenas de metros abaixo dos planaltos circundantes, é demarcada a oeste por escarpas abruptas, e a nordeste pela densa captação dendrítica do Cuango. A geologia subjacente compreende sedimentos de calcário, arenito e conglomerados do Triássico do supergrupo do Karoo. Dentro da bacia, vários grandes planaltos (*mesas*) – restos da antiga superfície de erosão (aplanação) – erguem-se acima da depressão como planaltos extensos. Estes são ladeados por escarpas íngremes com 300 metros de

altura, exemplificadas pela serra Mbango, que aguarda levantamento biológico. As culturas agrícolas incluem algodão e mandioca.

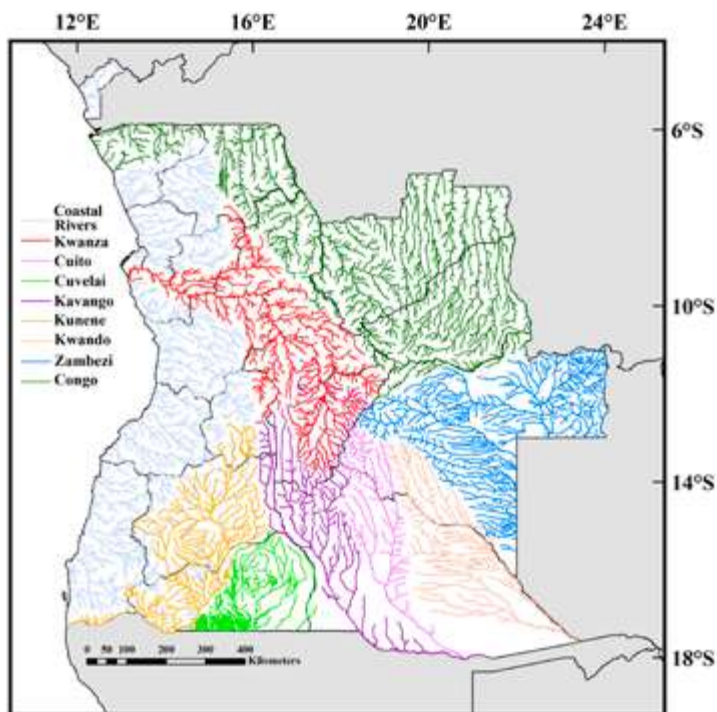
10. **Peneplanície do Zambeze-Cubango:** Ecorregiões angolanas 7-11. Esta é a vasta peneplanície que drena as areias profundas do Calaári, com rios de curso lento a serpentear pelo planalto, que desce desde os 1200 m, da linha divisória de águas com a bacia do Congo, até aos 1000 m, na fronteira com a Namíbia. O gradiente climático (terrenos altos e húmidos a norte, mais secos no sul) através das areias do Calaári reflecte-se em várias ecorregiões nesta unidade geomorfológica. Dentro desta extensa peneplanície, a planície aluvial do Bulozzi ocupa uma área em excesso de 150 000 km² em Angola e na Zâmbia. As culturas agrícolas incluem mandioca, milho e sorgo.
11. **Macijo do Alto Zambeze:** Ecorregião angolana 10. As montanhas da Calunda, no leste do Moxico, compostas por xistos e norites pré-câmbrios, doleritos, arenitos e calcários, elevam-se 1628 m acima da peneplanície do Zambeze, que fica a 1150 m. As montanhas formam um contraste impressionante com a paisagem praticamente descaracterizada que se estende uns 800 km para leste, do Huambo à Calunda. As culturas agrícolas incluem o milho.

2.1.3 Hidrologia: zonas húmidas, reservas de água, rios, planícies aluviais e estuários

O estudo científico do movimento, distribuição e gestão da água chama-se **hidrologia**. Compreender o papel da água nos ecossistemas é primordial, e aqui torna-se necessário começar pelo momento em que a água entra no ecossistema terrestre desde a atmosfera, sob várias formas de precipitação, mais comumente como chuva. Considere-se a vida de uma única gota de chuva a cair sobre os picos altos da Cadeia Marginal de Montanhas. A gota de chuva pode simplesmente evaporar-se das superfícies das plantas e do solo ou juntar-se a muitas outras gotas que entram no solo verticalmente, ao infiltrar-se até ao **lençol freático**, e entranhando-se lateralmente numa zona húmida nas encostas da montanha e nas planícies adjacentes. Uma **zona húmida** é uma área sazonal ou permanentemente alagada, dominada regra geral por gramíneas e formando muitas vezes uma camada orgânica profunda (**turfa**), que actua como uma esponja, libertando aos

poucos a água em riachos que se vão tornando rios à medida que descem dos planaltos. Grande parte do planalto angolano é uma grande **esponja** de água, prestando **serviços ecológicos** (armazenamento de água, filtragem e regulação, para além de apoiar uma grande diversidade biológica). Estas esponjas encontram-se nas ecorregiões descritas por Diniz (1991), Figura 2.1.9 – Planalto Antigo, Planalto de Malange, Cuanza Superior, e nos troços mais a montante das peneplanícies do Congo e do Zambeze. Aqui vamos primeiro focar-nos nos rios e na sua dinâmica de captação. A Caixa 2.1.2 trata dos serviços ecológicos prestados pelas reservas de água de Angola e as interações homem-ambiente que levam à perda destes serviços.

Figura 2.1.10 Principais bacias hidrográficas de Angola. A partir de Marques *et al.* (2018). *Diversity and Distribution of the Amphibians and Reptiles of Angola*. California Academy of Sciences, San Francisco.



RIOS COSTEIROS

Os sistemas fluviais angolanos (Figura 2.1.10) enquadram-se em duas categorias. Primeiro, **os rios costeiros** drenam as planícies centrais e ocidentais e correm para oeste, onde penetram na íngreme escarpa angolana, rumo ao oceano Atlântico. A maioria destes rios costeiros são perenes, relativamente pequenos e com um curso rápido. São altamente erosivos e transportam

cargas elevadas de sedimentos, como nas bacias do oeste e do centro-oeste. A retroerosão (a nascente) de alguns destes rios costeiros produziu bacias menores, como os anfiteatros dos rios Queve e Catumbela. Já os rios costeiros ao sul de Benguela são **efémeros**, correndo apenas após episódios de precipitação elevada nas suas bacias hidrográficas a montante.

Os rios costeiros terminam, na sua maioria, em planícies aluviais extensas nos seus extremos mais baixos, como as dos rios Cuanza, Longa e Queve. Estas planícies depositam pesadas cargas de silte que formam o substrato para **prados** permanentemente alagados e com uma vegetação densa, dominada por papiros *Cyperus papyrus* e juncos *Phragmites mauritianus*. À medida que os rios se aproximam do mar, vão-se formando **estuários** no local onde a água do mar se mistura com a água doce dos rios. Do Lobito para norte, estes estuários e planícies mareais são ocupados por mangais e prados marinhos, formando um bioma e ecorregião distintos (Capítulo 4.6).

RIOS QUE DRENAM O PLANALTO E AS PENEPLANÍCIES ORIENTAIS

A segunda grande categoria de sistemas fluviais é a do planalto angolano e as extensas peneplanícies do leste de Angola. Drenada por sete grandes **bacias hidrográficas**, seis das quais transnacionais, Angola serve como a “**reserva de água**” para grande parte da África Austral e Central. Estas reservas de água compreendem as extensas zonas húmidas que ocupam as planícies ondulantes (*anharas do alto*) e vales planos (*mulolas*) do vasto planalto angolano, caracterizado pelo prado montano (Ecorregião 5) e pelo miombo húmido (Ecorregião 7). As esponjas e os prados cobertos de erva sazonalmente alagados, e as areias profundas do planalto, armazenam água ao longo do ano, libertando-a, gradualmente, nas principais bacias hidrográficas. Muitos destes rios surgem nas proximidades de ambos os lados da **bacia hidrográfica** ondulante, entre as bacias do Cuanza, Cassai (Congo), Lungue-Bungo (Zambeze), Cunene e as bacias de drenagem interior (**endorreicas**) do Cubango (Okavango). Os rios que correm através das areias de Calaári são de curso lento e, devido à acção filtrante das areias, cristalinos e pobres em nutrientes. Rios com cursos de água mais rápidos, como o Cunene e o Cubango, revelam-se mais erosivos e transportam cargas de sedimentos e silte mais elevadas, sendo igualmente mais ricos em invertebrados, anfíbios e biomassa de peixes, graças ao teor de nutrientes mais elevado da sua água. Entre as bacias do Cunene e do Cubango, um sistema

efémero e endorreico separado, a bacia de Cuvelai, drena para sul em direcção à bacia salina de Etosha.

O valor de conservação da biodiversidade dos sistemas fluviais angolanos é de extrema importância, alimentando, como o fazem, duas grandes zonas húmidas de importância global (Okavango e Etosha), e ainda a sub-estudada planície aluvial do Buluzi do Moxico. O Buluzi é, provavelmente, a maior planície aluvial efémera de África – com 800 km de norte a sul e 200 de leste a oeste – atravessando a fronteira Angola/Zâmbia. Outras planícies aluviais menores, como as dos afluentes do Congo, são importantes para as **florestas palustres** e **galerias florestais** que revestem as suas margens, fornecendo corredores biogeograficamente significativos para as espécies guinéu-congolesas, penetrando nas savanas zambebianas de miombo. A contrastar fortemente com as florestas húmidas cerradas das galerias florestais dos afluentes do Congo, estão os **oásis lineares** do Namibe. Estes bosques de *Acacia erioloba*, *Faidherbia álvida* e *Ficus sycomorus* seguem as areias profundas de rios efémeros como o Curoca, Bero e Bentiaba, desde a escarpa até à costa. A folhagem nutritiva e as sementes destas grandes árvores sustentam a penetração de espécies como elefantes-da-savana, girafas e oncos nas profundezas do deserto do Namibe.

CAPTURE DO RIO

As actuais paisagens e a geomorfologia de Angola são o resultado de centenas de milhões de anos de dinâmica geológica, acompanhada pela acção erodida da chuva, rios e vento. Movimentos **tectónicos** significativos da crosta terrestre, através de falhas e elevações ou afundamentos, podem resultar na **captura do rio** – sempre que um rio intercepta a corrente de outro – aumentando rapidamente o seu poder erosivo. Tais fenómenos tectónicos moldaram o curso dos rios Congo, Cuanza, Cunene e Zambeze há muitos milhões de anos, e acontecimentos mais recentes estão actualmente a mudar a dinâmica das bacias do Cassai e do Congo. O Palaeo-Congo foi originalmente drenado para um enorme lago no centro da RDC de hoje, enquanto o Palaeo-Cunene correu para sul da bacia de Etosha, na Namíbia, que durante muitos milhões de anos foi um grande lago. Há cerca de 30 milhões de anos, o Congo foi capturado pela incisão de um pequeno rio que o interceptou a leste a partir da actual foz do Congo. O Cunene foi capturado por um riacho através de um vale glacial carbonífero existente,

embora antigo (300 Ma), que redireccionou o rio para a sua foz actual na foz do Cunene (Figuras 2.1.6 e 2.1.7). Exemplos menos drásticos de captura de rios, mas com grandes consequências biológicas, encontram-se nos afluentes dos sistemas do Congo e do Zambeze, que se interceptaram uns aos outros, mudando a direcção e o volume de água transportados por estes sistemas fluviais e misturando as suas faunas aquáticas. As capturas fluviais associadas ao Congo, Cuanza, Cubango, Cunene e Zambeze têm sido de grande importância biogeográfica.

CAIXA 2.1.2: INTERACÇÕES HOMEM/AMBIENTE: SERVIÇOS DE ECOSISTEMAS FORNECIDOS PELAS RESERVAS DE ÁGUA DE ANGOLA

Angola é invulgarmente abençoada com abundantes ecossistemas de água doce: zonas húmidas, riachos, rios, planícies aluviais e estuários que desaguam nas sete bacias hidrológicas do país. Os benefícios dos sistemas de água doce, essenciais para a saúde e bem-estar humanos, bem como a produtividade e sustentabilidade ambientais, incluem as quatro categorias de **serviços de ecossistemas** reconhecidos pelo Millennium Ecosystem Assessment (MEA 2003):

- Serviços de aprovisionamento: o fornecimento de recursos genéticos, alimentos, água doce, peixe, combustível, fibra, energia hidroeléctrica e outros bens;
- Serviços de regulação: sequestro de carbono, controlo das inundações, purificação de água, regulação das doenças, polinização e manutenção da biodiversidade;
- Serviços de apoio: formação de solos, ciclo de nutrientes e produção primária;
- Serviços culturais: valores espirituais, educativos, estéticos e culturais, bem como recreação e turismo.

A importância das bacias hidrográficas dos planaltos de Angola, as “reservas de água” de grande parte da África Central e Austral, pode ser ilustrada por três importantes papéis que desempenham a nível nacional e internacional: em primeiro lugar, fornecem água potável à população humana

de Angola; em segundo, fornecem a energia latente capturada por projectos de energia hidroeléctrica para utilização de Angola e da Namíbia; em terceiro, sustentam os vastos ecossistemas naturais do delta do Okavango, do Botsuana, a planície aluvial de Buluzi de Angola e da Zâmbia, e a bacia do Cuvelai de Angola e da Namíbia. Contudo, a sustentabilidade destes papéis encontra-se ameaçada pelas actividades humanas.

Em primeiro lugar, a qualidade da água está a ser severamente comprometida pela poluição de resíduos urbanos deficitariamente tratados, pela mineração a céu aberto e pelos produtos químicos agrícolas e industriais (Mendelsohn, 2019). Apesar do projecto do então presidente, “Água para Todos”, iniciado em 2007, para satisfazer o Objectivo 6 de Desenvolvimento do Milénio no que diz respeito ao abastecimento de água (água potável para 80% das comunidades periurbanas e rurais), a avaliação oficial do governo indicou que até 2015 apenas 50% da população-alvo será beneficiada. Por exemplo, a questão de fornecer água potável segura aos quatro milhões de habitantes dos *musseques* de Luanda continua a ser problemática. A venda de água tornou-se no maior subsector da extensa economia paralela da cidade, envolvendo extractores, transportadores e retalhistas (Cain & Batista, 2020). Além disso, Angola é um dos países com uma elevada taxa de doenças transmitidas pela água, por causa da sua escassez e má qualidade para consumo humano. Os cursos de água são receptores de muitos efluentes, principalmente esgotos domésticos, devido a um sistema de saneamento precário ou até mesmo inexistente, e ao pequeno número de estações de tratamento de água (Paca *et al.*, 2019). A consequente poluição é responsável por níveis elevados de eutrofização das principais fontes de água (rios Bengo, Dande e Cuanza), com o crescimento de plantas aquáticas invasoras, como a *Eichhornia crassipes*. As comunidades rurais afastadas dependem em larga medida de canalizações alimentadas por poços, e do saneamento das latrinas.

Em segundo lugar, as vastas bacias hidrográficas e os fluxos de água das terras altas resultam no potencial hídrico de Angola, que está entre os mais elevados de África, estimado em 18 200 MW. O objectivo declarado pelo governo é o de aumentar substancialmente, até 2025, a capacidade de produção de energia hídrica dos seus actuais níveis de cerca de 3590 MW para 9000 MW. A energia hidroeléctrica fornece 68% das necessidades de electricidade de Angola. O desenvolvimento hidroeléctrico de Angola tem sido sobretudo localizado no rio Cuanza, com uma capacidade instalada a partir

de barragens de Laúca (2070 MW), Cambambe (960 MW) e Capanda (520 MW). Dentro de Angola, o rio Cunene tem uma pequena central hidroelétrica em Matala (40 MW). Todavia, o Cunene, através das instalações de armazenamento nas barragens de Gove e de Calueque, alimenta a central hidroelétrica de Ruacana (347 MW), situada mesmo a sul da fronteira da Namíbia, e fornece 50% das necessidades de electricidade da Namíbia. Como tal, a manutenção de fluxos fluviais fiáveis para estas centrais hidroelétricas, através da utilização responsável dos terrenos nas bacias hidroelétricas, é fundamental para o futuro socioeconómico de Angola. A desflorestação de grande parte do planalto e os impactos combinados da agricultura itinerante, das queimadas e da erosão dos solos são motivo de preocupação.

Em terceiro lugar, as reservas de água de Angola sustentam um dos mais icónicos centros de biodiversidade do mundo – o delta do Okavango, reconhecido pela UNESCO como Património Mundial da Humanidade. Todo o ecossistema depende dos fluxos sazonais de água de dois rios angolanos – o Cubango e o Cuíto. O Cubango envia fluxos de água a jusante no Verão, enquanto o Cuíto proporciona um fluxo constante durante todo o ano. São os fluxos de água e nutrientes que trazem vida abundante às terras secas para lá dos pântanos permanentes do delta. Como Mendelsohn *et al.* (2021) descrevem, se os fluxos do Cubango se virem reduzidos ou poluídos por desenvolvimentos a montante, a riqueza da biodiversidade e a indústria turística lucrativa do Botsuana ficarão ameaçadas. É preocupante a rápida expansão de projectos agrícolas comerciais ao longo do Cubango, passando de 300 ha em 2011 para 3100 ha em 2021, com planos de expansão da área em irrigação para 221 000 ha na próxima década. Estes sistemas de irrigação enormes irão drenar o Cubango durante os meses secos e impedir que os fluxos de água e nutrientes cheguem ao Okavango, com consequências ecológicas potencialmente catastróficas. Estes poucos exemplos ilustram as interligações vulneráveis que existem entre o bem-estar humano e a sustentabilidade ambiental, não só em Angola como em toda a região, onde a quantidade e a qualidade da água são determinantes para o sustento e a biodiversidade.

Referências: Capítulo 2.1 Paisagens: geologia, geomorfologia e hidrologia

- Cain, A. & Baptista, A. C. (2020). Community management and the demand for 'Water for All' in Angola's *musseques*. *Water* 2020:12, 1592 doi.org/10.3390/w12061592.
- Couvreux, T. L. P., Dauby, G., Blach-Overgaard, A., et al. (2020). Tectonics, climate and the diversification of the tropical African terrestrial flora and fauna. *Biological Reviews*, 96 (1):16-51.
- Diniz, A. C. (1973). *Características mesológicas de Angola*. Missão de Inquéritos Agrícolas de Angola, Nova Lisboa. 484 pp.
- Diniz, A. C. (1991). *Angola, o meio físico e potencialidades agrárias*. Instituto para a Cooperação Económica, Lisboa. 189 pp.
- Diniz, A. C. (2006). *Características mesológicas de Angola*. Instituto Português de Apoio ao Desenvolvimento, Lisboa. 546 pp.
- Feio, M. (1964). A evolução da escadaria de aplanções do Sudoeste de Angola. *Garcia da Orta* 12: 323-354.
- Huntley, B. J. (2019). Angola in Outline: Physiography, Climate and Patterns of Biodiversity. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 15-52.
- Jessen, O. (1936). *Reisen und Forschungen in Angola*. Dietrich Reimer Verlag, Berlin.
- King, L. (1962) *Morphology of the Earth*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Knight, J., & Grab, S. W. (2016). A continental-scale perspective on landscape evolution in southern Africa during the Cenozoic. In: Knight, J. & Grab, S. W. (Eds.). *Quaternary environmental change in southern Africa: physical and human dimensions*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 30-46.
- Knight, J., & Grab, S. W. (2018). The geomorphic evolution of southern Africa during the Cenozoic. In: Holmes, P. J., & Boardman, J. (Eds.). *Southern African Landscapes and Environmental Change*. Routledge/Earthscan, Oxford, pp. 6-28.
- Marques, M. P., Ceriaco, L. M. P., Blackburn, D. C., et al. (2018). *Diversity and Distribution of the Amphibians and Reptiles of Angola*. California Academy of Sciences. San Francisco. 501 pp.
- Mateus, O., Callapez, P., Polcyn, M., et al. (2019). Biodiversity in Angola through time: a paleontological perspective. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 53-78.
- MEA. (2003). *Ecosystems and Human Well-being: A Framework for Assessment*. Island Press, Washington D. C., 2005. 245 pp.
- Mendelsohn, J. M. (2019). Landscape changes in Angola. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 123-140.
- Mendelsohn, J. M. (2022). The Angolan Catchments of Northern Botswana's Major Rivers: The Cubango, Cuíto, Cuando and Zambezi Rivers. In: F. D. Eckardt (Ed.). *Landscapes and Landforms of Botswana, World Geomorphological Landscapes*.
- Mendelsohn, J., Murray-Hudson, M., & Thomson, G. (2021). A river in trouble. *Conservation and the Environment in Namibia*, 2021: 27-33.
- Paca, J. M., Santos, F. M., Pires, J. C. M., et al. (2019). Quality assessment of water intended for human consumption from Kwanza, Dande and Bengo rivers (Angola). *Environmental Pollution*, 254, Part B, 113037. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113037>.
- Partridge, T. C. & Maud, R. R. (1987). Geomorphic evolution of southern Africa since the Mesozoic. *South African Journal of Geology* 90: 179-208.
- Sagan, C. (1980). *Cosmos*. Random House. New York. 365 pp.

CAPÍTULO 2.2

ENERGIA SOLAR, TEMPERATURA E PRECIPITAÇÃO

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *A natureza e a fonte de energia solar e como é transferida para o planeta;*
- *Como a energia do Sol, e a rotação da Terra no seu eixo, criam o clima que experienciamos;*
- *Por que razão as estações são importantes para os ritmos da vida e o que impulsiona padrões sazonais;*
- *De que forma é captada, retida e convertida a energia solar de modo a sustentar organismos vivos através da fotossíntese;*
- *De que forma interagem oceanos, atmosfera e terra de modo a criar os climas de Angola;*
- *De que forma variam os padrões climáticos em Angola, e que processos os explicam;*
- *Por que razão tem Angola floresta húmida e deserto;*
- *O que é o fenómeno El Niño e de que forma afecta os ecossistemas e a sociedade de Angola.*

Contexto: Radiação solar, tempo atmosférico e clima

A vida na Terra é possível graças à energia que recebe do Sol. Clima, geologia, topografia, hidrologia, solos, fogos e herbivoria determinam a distribuição e abundância de espécies vegetais e animais e de padrões de ecossistema. De importância primordial, impulsionando todos estes factores interligados, a radiação solar molda os padrões globais de temperatura, pressão do ar e humidade, e de dinâmica atmosférica e oceânica. A radiação solar determina o tempo atmosférico e o clima experienciados à escala de organismos individuais para biomas continentais. Mais importante ainda, a radiação solar impulsiona a fotossíntese, a fonte de vida na Terra.

Angola oferece excelentes oportunidades para se observar a influência do clima em ecossistemas que vão do deserto hiperárido à floresta húmida. Antes de nos concentrarmos em Angola, convém compreender as forças do

clima à escala global e regional. A radiação solar, a rotação da Terra no seu eixo e o seu percurso anual em torno do Sol resultam tanto em ciclos de longo prazo como na sazonalidade anual do clima e nos processos associados de circulação oceânica e atmosférica. Estas forças são moduladas pela latitude, altitude e distância do oceano de modo a produzir os padrões de temperatura e precipitação experienciados em Angola.

Há uma distinção a fazer entre os conceitos de tempo atmosférico e clima.

- **Tempo atmosférico** é a temperatura, humidade, chuva e vento experienciados num determinado local e num **momento específico**, como uma tarde de Verão quente e húmida em Luanda. O tempo refere-se a fenómenos locais e de curto prazo.
- **Clima** refere-se ao **padrão médio** de longo prazo do tempo atmosférico às escalas locais, regionais e globais, como o clima frio do deserto de Tômbua ou o clima tropical húmido de Buco Zau. O clima descreve o resumo geral das características atmosféricas regionais. Por exemplo, períodos húmidos podem ser experienciados num clima predominantemente árido.

2.2.1 Onde começa a vida: radiação solar e fotossíntese

A energia solar impulsiona o funcionamento e a dinâmica de todos os ecossistemas. O primeiro passo para compreender a ecologia dos organismos vivos é a familiarização com os mecanismos-chave da vida, a transferência da **energia solar** do Sol para a Terra e o processo de **fotossíntese**.

A energia é emitida a partir de objectos como **radiação electromagnética**. Em resumo, objectos quentes emitem **ondas curtas** e objectos frios emitem radiação de **ondas longas**. A superfície do Sol tem uma temperatura de 5800 °C e emite radiação solar de ondas curtas para a Terra, algumas das quais são reflectidas de volta para a atmosfera. A Terra, com uma temperatura média de 15 °C, emite radiação de ondas longas. O **balanço energético** da Terra é o equilíbrio entre a energia radiante que atinge a Terra a partir do Sol, e a que é emanada da Terra para o espaço (Figura 2.2.1). A proporção de luz solar que é novamente reflectida para atmosfera por diferentes superfícies terrestres é chamada **albedo**. As superfícies

luminosas, como o deserto do Namibe, têm um albedo elevado, reflectindo energia. As superfícies escuras, como as florestas húmidas de Cabinda, têm um albedo baixo, absorvendo energia.

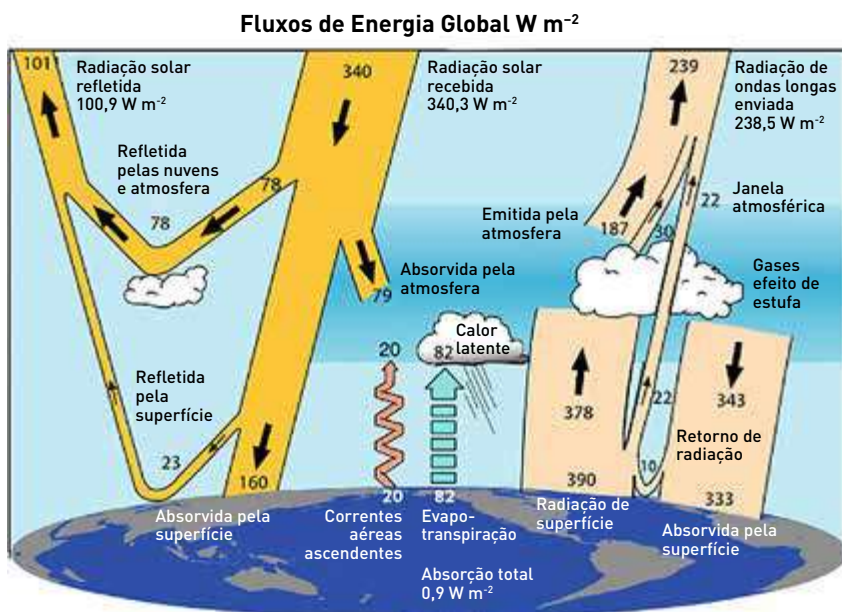


Figura 2.2.1 O balanço energético da Terra ilustra os principais fluxos de radiação solar e de que forma esta é absorvida e reflectida pela Terra. A partir de Trenberth (2020). *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 50:2, 331-347.

A energia solar (radiação de ondas curtas) recebida na superfície da Terra como **luz solar** é captada através do processo de **fotossíntese** – uma série de reacções bioquímicas através das quais o dióxido de carbono atmosférico e a água são transformados pela energia luminosa em **hidratos de carbono** (açúcares simples), com o **oxigénio** libertado como um subproduto. O processo ocorre dentro de organelas especializadas (**cloroplastos**) nas **células do mesófilo** das folhas vegetais. Basicamente, seis moléculas de dióxido de carbono e seis moléculas de água são transformadas numa molécula de açúcar e em seis moléculas de oxigénio ($6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$). A energia recebida do Sol e captada nas plantas pela fotossíntese é armazenada como hidratos de carbono e moléculas de alta energia (**adenosina-trifosfato – ATP**), que transportam energia dentro e através das células.

A transferência de gás ocorre através da abertura e encerramento de pequenos poros (**estomas**) na superfície das folhas. O processo é catalisado por uma enzima à base de azoto, **RuBisCo** (ribulose bisfosfato carboxilase-oxigenase), a proteína mais abundante na Terra e uma das principais fontes de azoto para herbívoros. A fotossíntese requer que a luz solar (**radiação fotossinteticamente activa** – PAR) funcione. Na ausência de PAR (à noite), os hidratos de carbono são usados durante a **respiração** celular, uma reacção química que decompõe os hidratos de carbono para formar ATP, enquanto liberta dióxido de carbono. A respiração é o processo oposto ao da fotossíntese, que requer oxigénio e liberta dióxido de carbono e água ($C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O$). Durante estes processos, enquanto os estomas se encontram abertos para a troca de dióxido de carbono e de oxigénio, a água é expelida da folha através da **transpiração**. Uma das principais adaptações à sobrevivência nas plantas é a regulação das trocas gasosas (e perda de água) através dos estomas.

O ganho líquido de hidratos de carbono (açúcares e celulose) formados através da fotossíntese, menos as perdas através da respiração, fornece a energia e os componentes estruturais das plantas, que passam a estar disponíveis à restante **cadeia alimentar**, que vai desde os produtores primários (plantas), aos **consumidores** (herbívoros), aos **predadores** (carnívoros) e, por último, aos **decompositores**. A importância da energia solar, da água, dos nutrientes (como o azoto e o fósforo), do RuBisCo e da ATP tornar-se-á evidente em discussões posteriores, na **Parte III, Capítulo 3.2**, sobre os processos do ecossistema, e, mais especificamente, no Capítulo 3.2.2, que descreve as três vias fotossintéticas que se desenvolveram na longa história da evolução das plantas. Estas diferentes vias (abreviadas como **C₃**, **C₄** e **CAM**) explicam o sucesso e a diversidade dos ecossistemas de floresta, savana e deserto de Angola, que funcionam sob regimes climáticos muito diferentes.

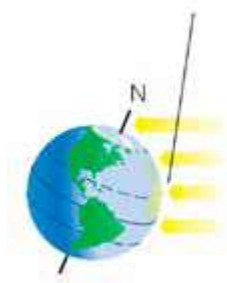
2.2.2 Sazonalidade da duração do dia e temperatura

Os principais padrões climáticos do globo resultam de uma sequência de processos físicos desencadeados pela rotação da Terra no seu eixo à medida que progride na sua órbita elíptica anual à volta do Sol. A inclinação da Terra é de 23,5°. Cada estação resulta da posição relativa do equador (e de

qualquer outro ponto na superfície da Terra) em relação aos raios solares recebidos (Figura 2.2.2).

O Sol está directamente sobre o equador duas vezes por ano ao meio-dia, nos **equinócios** da Primavera e do Outono (22 de Setembro e 21 de Março), quando dia e noite têm igual duração em todos os pontos do planeta. À medida que a Terra se move na sua órbita à volta do Sol, o hemisfério sul recebe uma crescente exposição à radiação solar até que o Trópico de Capricórnio incida directamente sob o Sol ao meio-dia de 22 de Dezembro, marcando o **solstício** de Verão (e o solstício de Inverno no hemisfério norte). A inclinação da Terra no seu eixo é assim responsável pela migração do Sol para norte, até estar sobre o Trópico de Câncer em 22 de Junho, altura em que o hemisfério sul passa pelo seu dia mais curto do ano no solstício de Inverno austral. No equador, as mudanças sazonais na radiação solar recebidas não são grandes, mas a latitudes altas, o ângulo agudo em que os raios do Sol atingem a superfície da Terra, depois de passar por uma ampla faixa de atmosfera, explica a diminuição da radiação solar (e, portanto, das temperaturas) sentida nos pólos, e por que razão os pólos estão cobertos de gelo, ao passo que as regiões equatoriais são, maioritariamente, cobertas por florestas (Figura 2.2.3).

A radiação solar incide directamente sobre o Trópico de Câncer, com crescente exposição e duração do dia no hemisfério norte.



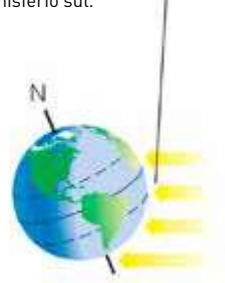
a) Solstício de inverno
22 de junho

A radiação solar incide directamente sobre o equador.



b) Equinócios primaveril
e outonal

A radiação solar incide directamente sobre o Trópico de Capricórnio, com crescente exposição e duração do dia no hemisfério sul.



c) Solstício de verão
22 de dezembro

Figura 2.2.2 Mudanças na concentração dos raios solares durante a órbita anual da Terra em torno do Sol. Esquerda: solstício de Inverno, a 22 de Junho, Sol sobre o Trópico de Câncer. Centro: equinócios de Primavera e Outono, Sol sobre o equador. Direita: solstício de Verão, a 22 de Dezembro, Sol sobre o Trópico de Capricórnio. A partir de Smith & Smith (2015). *Elements of Ecology* (9th Edition). Pearson, Boston.

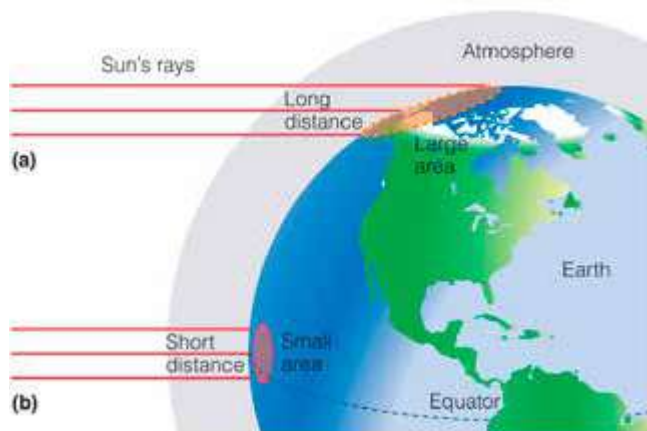


Figura 2.2.3 A quantidade de radiação recebida na superfície da Terra depende da estação e da latitude. Quando o Sol está sobre o equador, os raios do Sol concentram-se numa pequena área, ao passo que a latitudes altas, espalham-se por uma área muito mais ampla, havendo muito menos radiação e calor. A partir de Smith & Smith (2015). *Elements of Ecology* (9th Edition). Pearson, Boston.

Em países tropicais, como Angola, as mudanças na duração do dia e na temperatura média diária não são tão perceptíveis como a latitudes altas, como no norte da Europa. Em Angola, a sazonalidade das chuvas é muito mais importante para os processos ecológicos do que as condições de temperatura, onde aos Verões quentes e húmidos sucedem-se Invernos amenos e secos, regulados por dinâmicas atmosféricas em larga escala. A duração da estação seca varia de alguns meses, no norte, a oito meses, no sul, e revela ser um factor primordial que influencia a estrutura e o funcionamento das florestas húmidas de Angola, savanas místicas e áridas, prados, pântanos e desertos.

2.2.3 Factores climáticos de grande escala: circulação oceânica e atmosférica

As diferenças sazonais na quantidade de radiação solar recebida no equador e nas latitudes altas são os principais factores da circulação de energia, ar e humidade em todo o mundo. Existe um excedente líquido de calor do equador para as latitudes médias, e um défice líquido sobre as latitudes médias até aos pólos (Figura 2.2.4). A razão pela qual os trópicos não se tornam cada vez mais quentes, e os pólos cada vez mais frios, é porque a atmosfera

e as correntes oceânicas transferem o calor excedentário dos trópicos para os pólos. A transferência de calor do equador para os pólos faz-se através da **convecção** – em que há uma transferência de água equatorial oceânica quente e de ar atmosférico movendo-se para regiões mais frias.

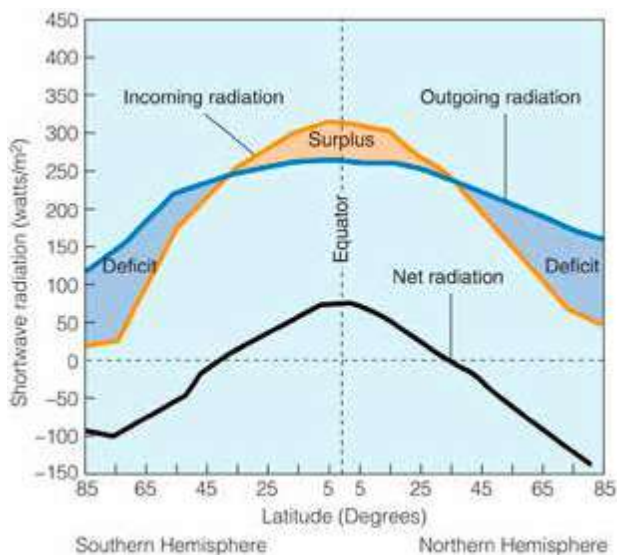


Figura 2.2.4 Variação da radiação média anual de ondas curtas recebidas, radiação de ondas longas enviadas e radiação líquida em função da latitude. Note-se o excedente de radiação recebida sobre a radiação enviada entre o equador e os 30-35 graus Norte e Sul, e o déficit de radiação entre os 35 graus e os pólos. Este gradiente de radiação líquida impulsiona o transporte de calor dos trópicos para os pólos através da circulação dentro da atmosfera e dos oceanos. A partir de Smith & Smith 2015. *Elements of Ecology* (9th Edition). Pearson, Boston.

Estes movimentos de energia em massa resultam em três sistemas de ar circulante (células) sobre os hemisférios norte e sul, impulsionados por zonas de baixa e alta pressão das latitudes equatoriais e médias (Figura 2.2.5). As três “células” de circulação atmosférica em larga escala são conhecidas como as células de Hadley, de Ferrel (ou de latitude média) e polares. As células **Hadley** são de especial importância para Angola e são ilustradas na Figura 2.2.6. Os mecanismos de circulação atmosférica são representados nas Figuras 2.2.4, 2.2.5 e 2.2.6. A massa de ar convergente, aquecida sobre as regiões equatoriais, sobe para a atmosfera inferior, estabelecendo assim uma área de baixa pressão na superfície da Terra – a **baixa equatorial**. Esta zona de baixa pressão é chamada **Zona de Convergência**

Intertropical (ZCIT). À medida que a posição altitudinal do Sol muda em relação ao equador, a ZCIT move-se latitudinalmente, para norte ou para sul, entre equinócios e solstícios. A mudança de posição da ZCIT produz sazonalidade na precipitação, reflectida em estações chuvosas e estações secas. Em Angola, com uma distância crescente em relação ao equador, a estação seca tropical tende a ser mais longa e a precipitação mais baixa. Compreender o papel da ZCIT e das células Hadley torna-se útil para entender o clima de Angola. São várias as características a merecer destaque:

- O ar equatorial **ascendente**, quente e húmido ao longo da ZCIT é instável e arrefece à medida que sobe, causando condensação, saturação, formação de nuvens e precipitação. Isto explica a elevada precipitação no norte de Angola.
- Do espaço, a ZCIT apresenta-se como uma faixa de nuvens que produzem trovoadas consideráveis e chuvas intensas, rodeando o globo perto do equador e apoiando as **florestas húmidas** da América do Sul, África e Sudeste Asiático.
- A forte precipitação ao longo da ZCIT liberta calor latente, fazendo subir o ar para a **tropopausa**, cerca de 15 km acima do nível do mar.
- A esta altitude, o ar já não é leve, e este ar substratosférico é empurrado para os pólos através do impulso contínuo do ar ascendente, por baixo dele.
- Cerca de 30° S do equador, o ar frio, seco e de alta altitude começa a descer e é aquecido de forma **adiabática** por compressão do ar sobrejacente. A **subsistência** forma zonas **subtropicais de alta** pressão (também conhecidas como **anticiclones**, como o anticiclone do Atlântico Sul). Este ar mais ameno é seco e estável, não propício à formação de chuva.
- Nas latitudes médias áridas (cerca de 30-35 graus a norte e sul do equador), os **desertos** do Saara e do Namibe, e os seus animais e plantas especializados, evoluíram ao longo de muitos milhões de anos.
- Uma característica-chave dos padrões globais de circulação atmosférica e oceânica é a do **efeito Coriolis**. À medida que a Terra gira sobre o seu eixo, a velocidade relativa do solo na superfície da Terra aumenta dos pólos para o equador (devido às grandes diferenças na circunferência da Terra entre latitudes baixas e altas). Este fenómeno é conhecido como o efeito Coriolis. Como resultado, as correntes de ar e água circulantes

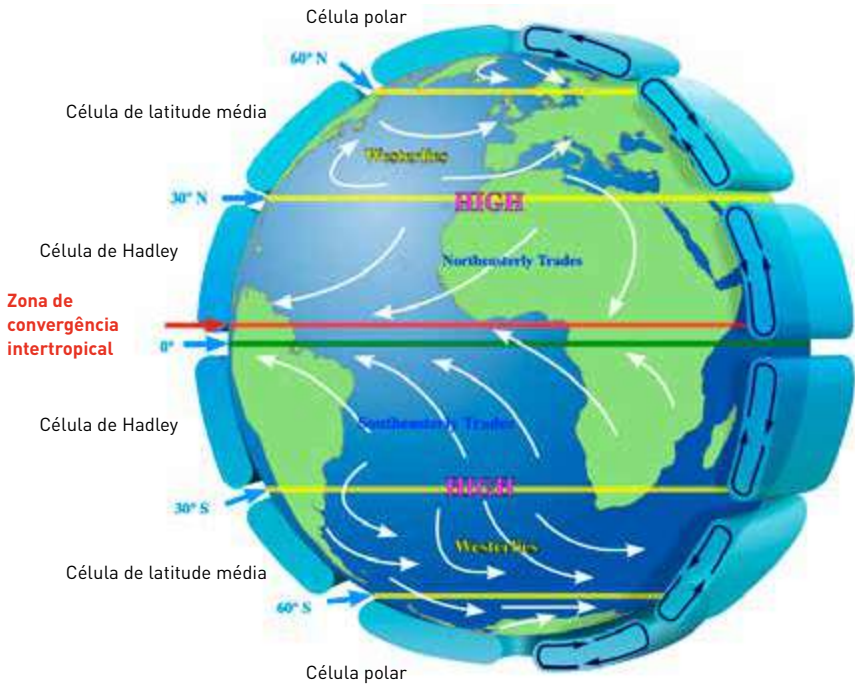


Figura 2.2.5 Representação simplificada da circulação atmosférica em larga escala na Terra, como nos equinócios. Note-se a posição das células Hadley, da ZCIT e dos ventos alísios do Sudeste. Fonte: Wikipedia Commons.

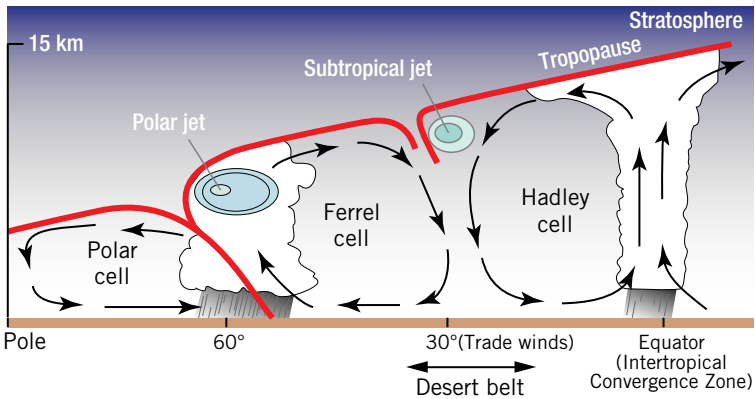


Figura 2.2.6 Seção transversal das células de Hadley, de Ferrel e polares no hemisfério sul. Note-se a posição da ZCIT, da tropopausa, da estratosfera, dos jatos subtropical e polar, e do ar seco descendente, entre as células de Hadley e de Ferrel, que causa a faixa do deserto e os ventos alísios. A partir de Lovegrove (2021). *The Living Deserts of Southern Africa* (2nd Edition). Penguin Random House. Artwork: John Warren.

são desviadas para a direita (sentido dos ponteiros do relógio) no hemisfério norte, e para a esquerda (no sentido contrário ao dos ponteiros do relógio) no hemisfério sul. Estes padrões de circulação são mais bem ilustrados nas correntes oceânicas globais (Figura 2.2.7).

- Finalmente, à medida que a estação do Verão se aproxima, a posição da ZCIT move-se para sul, através do centro rumo à África Austral, movendo-se para norte depois do equinócio de Verão (Figura 2.2.8).

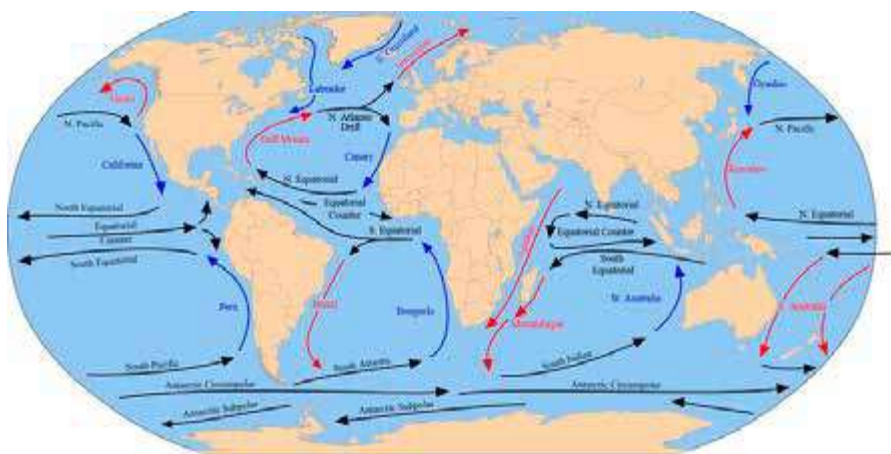
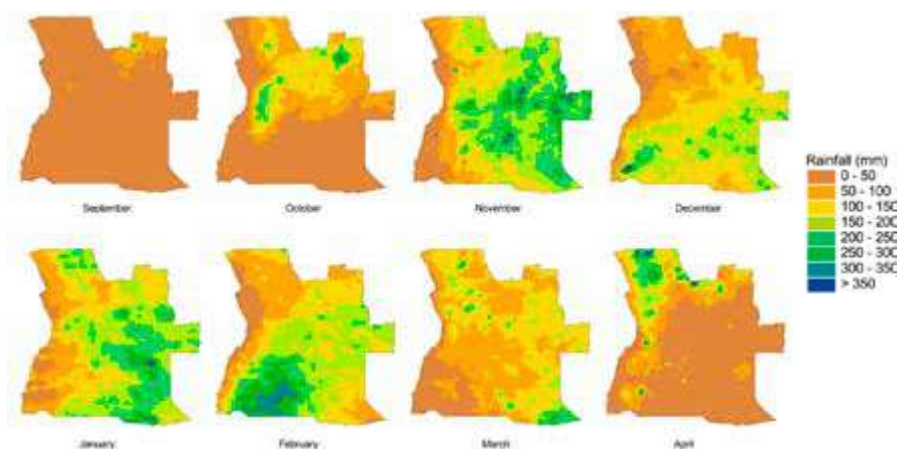


Figura 2.2.7 Correntes oceânicas do mundo. As setas a azul indicam correntes frias, as setas a vermelho indicam correntes quentes. Note-se como os oceanos estão ligados por correntes, como a circulação de correntes – no sentido dos ponteiros do relógio no hemisfério norte, no sentido contrário ao dos ponteiros do relógio no hemisfério sul – é influenciada pela força Coriolis e pela posição das massas continentais. Fonte: http://www.coastalwiki.org/wiki/Ocean_circulation.

As diferenças de pressão entre a faixa de baixa pressão da ZCIT húmida e a alta pressão dos subtrópicos secos originam ventos de sul e norte, convergindo ao longo da ZCIT. Os ventos das zonas de alta pressão do Norte e do Sul convergem, assim, em direcção à baixa pressão da ZCIT. Estes **ventos alísios** seguem um padrão regular de sazonalidade. Ao soprarem pelos oceanos Atlântico e Índico, por exemplo, forneceram aos primeiros navegadores portugueses um guia fiável para poderem cruzar os oceanos. Os marinheiros tiveram de aprender a evitar a região conhecida como os **doldrums**, a faixa de baixa pressão da ZCIT, onde o ar quente ascendente resulta em pouco vento, tornando-se um sério desafio aos navios à vela.

Os ventos que sopram através dos oceanos geram as principais correntes oceânicas. Seguindo os princípios do efeito Coriolis, estas correntes movem-se no sentido dos ponteiros do relógio no hemisfério norte, e no sentido antiponteiros do relógio no hemisfério sul, criando **giros** (como redemoinhos massivos), que transportam águas frias para as regiões equatoriais e que levam águas equatoriais quentes para as regiões polares (ver Figura 2.2.7). Os ventos de sudoeste trazem as águas frias da Antártida para a costa sudoeste africana e, juntamente com a influência dos ventos alísios de Sudeste, causam uma subida natural das águas profundas (**a corrente de Benguela**), transportando nutrientes ricos para a superfície e ar frio e enevoadado para a costa de Angola. Como veremos na Parte IV, Capítulo 4.5.3, a corrente de Benguela tem uma profunda influência na ecologia angolana.

Em Angola, a migração sazonal da Zona de Convergência Intertropical, em resposta à dinâmica Terra-Sol resultante da inclinação do eixo da Terra, pode ser seguida de acordo com padrões de precipitação e fluxos ilustrados na Figura 2.2.8. No Inverno, o sistema de alta pressão, localizado sobre o centro de Angola, bloqueia o ar tropical húmido. No Verão, o movimento para sul da ZCIT traz chuva a todo o país.



2.2.4 Influências locais: marítimas, continentais, altitude e aspecto

As temperaturas experienciadas no solo são sobretudo determinadas pela latitude, sazonalidade, altitude, aspecto e proximidade em relação ao oceano. Já discutimos a influência da latitude e da sazonalidade à escala global. A escalas mais regionais e locais, as superfícies terrestres e aquáticas aquecem e arrefecem a ritmos diferentes devido às diferenças no seu **calor específico**. As massas de água, como o oceano Atlântico, requerem quatro vezes mais energia solar do que as superfícies terrestres para aumentar a temperatura em 1 °C. Esta diferença no equilíbrio térmico da água e da terra tem dois resultados:

- A faixa costeira de Angola é arrefecida pela sua proximidade ao oceano (**influência marítima**). As cidades costeiras passam por uma variação muito menor nas temperaturas diurnas e sazonais do que as cidades do interior. A amplitude média diária da temperatura em Luanda é de 7 °C em Julho, em comparação com uma média de 24 °C em Menongue no mesmo mês. Isto deve-se ao efeito da distância entre Menongue e o oceano, conhecida como **continentalidade**.
- Além disso, o ar quente sobre as planícies costeiras sobe ao longo do dia, criando um vácuo que é preenchido por ar mais frio retirado do oceano – experienciado como fortes **brisas marítimas** em muitas tardes de Verão ao longo da costa angolana. Esta afluência de ar oceânico fresco à medida que circula através da corrente de Benguela explica também a presença de estratos (**cacimbo**) que caracterizam a costa de Angola e que penetram para interior em muitos quilómetros, em especial durante o Inverno.

As montanhas mais altas de Angola, como o morro do Moco (2620 m acima do nível do mar), experienciam um clima muito mais frio e húmido do que as planícies costeiras situadas no seu sopé, em parte devido à diminuição altitudinal da temperatura em cerca de 0,6 °C por 100 m. Os gradientes de precipitação são acentuados localmente pela influência **orográfica** das encostas da escarpa voltadas para o mar e dos maciços montanhosos dos planaltos. Os cumes montanhosos acidentados de Cabinda, Zaire e Uíge são eficazes na captação dos ventos que trazem chuva, com diferenças

acentuadas na precipitação anual a ser recebida pelas encostas voltadas a oeste em comparação com as encostas viradas a leste, que se encontram numa **sombra de chuva**. A direcção para a qual está voltada uma encosta (**aspecto**) é muito importante em latitudes temperadas e, mesmo nos trópicos de Angola, a temperatura e o **microclima** húmido das encostas montanhosas viradas a sul, nas terras altas do Huambo e da Huíla, suportam manchas maiores de floresta montana do que as encostas mais quentes e secas viradas a norte, onde as taxas de evaporação podem ser até 50% mais altas do que os locais voltados a sul. Os microclimas podem ser igualmente importantes para a sobrevivência das plantas sensíveis à **geada**, que é pouco frequente em quase todo o território, mas tem sido registada nos locais em que está associada a bolsas de **drenagem de ar frio**, nos vales do Cunene e do Bié. Finckh *et al.* (2021) propõem que a geada seja o principal factor causal na formação das linhas das árvores das matas (*tree lines*) de miombo angolanas, e o impulsor da evolução das geoxilas. A hipótese merece ser testada de forma mais alargada em paisagens de miombo, e não apenas nos dois locais de estudo em que se baseia.

2.2.5 Processos dos ciclos da água: precipitação e evapotranspiração

A precipitação, como a temperatura, é uma determinante fundamental da distribuição e abundância de espécies animais e vegetais. A **precipitação média anual** (PMA) é influenciada pela mesma mistura de factores que a temperatura do ar. As massas de ar, sejam do mar ou da terra, transportam consigo vapor de água. Dois processos descrevem o estado da água dentro de um dado corpo de ar. A **evaporação** é a transformação da água para um estado gasoso – **vapor de água**. Inversamente, a **condensação** é a transformação do vapor de água para um estado líquido – água – ou **precipitação**, como chuva. Cada transformação requer quantidades equivalentes de energia. Uma medida simples da quantidade de vapor de água no ar é a **humidade relativa**, escalonada de 0 a 100%, altura em que o ar está **saturado**. A capacidade do ar para conter o vapor de água aumenta com o aumento da temperatura. Numa manhã fria, podemos encontrar **orvalho** nas plantas, mas este evapora-se rapidamente à medida que o Sol nasce e a temperatura do ar sobe, aumentando simultaneamente a capacidade de retenção de água do ar.

A maioria dos estudos em larga escala das correlações clima/vegetação referem-se à **temperatura média anual (TMA)** e à precipitação média anual (**PMA**). Contudo, as plantas crescem em resposta à precipitação efectiva, não à precipitação anual, e à evapotranspiração, não à humidade relativa. **A evapotranspiração** é a perda combinada de água tanto das superfícies das plantas como do solo. A **potencial evapotranspiração (PET)** é uma medida da energia disponível para evaporar a água, definida como a quantidade de água que se evaporaria ou transpiraria de uma superfície saturada. **Precipitação efectiva** é PMA menos PET. Precipitação efectiva é a quantidade de precipitação adicionada realmente ao solo, estando assim disponível para o crescimento das plantas. Por isso, os modeladores ecológicos utilizam a precipitação eficaz e a potencial evapotranspiração como os parâmetros que se relacionam mais com o crescimento das plantas do que com as medições da precipitação. Em grande parte do sudoeste de Angola, o PET excede o PMA até oito meses do ano, com uma precipitação efectiva que varia entre menos 250 e menos 1000 mm por ano, dando origem à presença de savanas áridas. Em Angola, as savanas mésicas ocorrem onde o PET excede o PMA durante cinco meses; e as savanas húmidas de capim alto e as florestas ocorrem onde o PET excede o PMA durante dois meses, e onde a precipitação anual efectiva pode atingir os 1200 mm.

2.2.6 Climas regionais de Angola

Os princípios básicos da climatologia global, e a forma como explicam os climas regionais e os padrões e processos dos ecossistemas, em parte alguma se encontram mais bem ilustrados do que em Angola. Ilustramos seguidamente os princípios gerais relativos ao clima experienciado no terreno.

LATITUDE

A posição geográfica de Angola, que se estende das proximidades do equador até perto do Trópico de Capricórnio, implicando 14 graus de **latitude**, é responsável pela diminuição geral da radiação solar recebida, influenciando assim a temperatura média anual experienciada de norte a sul. A diminuição latitudinal da temperatura média anual é ilustrada pelos dados fornecidos pelas estações nos tórridos noroeste e nordeste (Cabinda:

24,7 °C; Dundo: 24,6 °C), em comparação com os dados mais amenos do sudoeste e sudeste (Moçâmedes: 20 °C; Cuangar: 20,7 °C).

ALTITUDE

Tanto a temperatura como a precipitação são influenciadas pela **altitude**. A diminuição altitudinal da temperatura média anual pode ser ilustrada a partir de locais à mesma latitude, mas a diferentes altitudes acima do nível do mar. Desde a base da escarpa da Chela até aos pontos mais altos do seu cume, a temperatura média anual desce da seguinte forma:

- Bruco: 699 m de altitude, 23,8 °C de temperatura média anual;
- Jau: 1700 m de altitude, 18 °C de temperatura média anual; e, finalmente,
- Humpata-Zootécnica: 2300 m de altitude, 14,6 °C de temperatura média anual.

SISTEMAS ATMOSFÉRICOS

As influências dos **sistemas atmosféricos** que dominam a África Central e Austral são da maior importância para os padrões de precipitação que determinam a vegetação e a estrutura do *habitat*. O clima de Angola é fortemente sazonal, com Verões quentes e húmidos (Outubro a Maio) e Invernos amenos e secos (Junho a Setembro). Como descrito no Capítulo 2.2.3, a Zona de Convergência Intertropical (ZCIT) desloca-se para sul, sobre Angola, durante o Verão, e regressa depois para norte, para o equador, à medida que o Inverno se aproxima. A estação das chuvas, desencadeada quando a ZCIT passa, desde o início do Verão, pelo norte de Angola, chega ao sul no final do mesmo (Figura 2.2.8). A mudança de posição da ZCIT resulta em dois picos de precipitação no norte de Angola, e um sobre o resto do país, como ilustrado nos diagramas climáticos na Figura 2.2.9.

Movendo-se em conjunto com o sistema de **baixa pressão** da ZCIT estão dois sistemas subtropicais de **alta pressão** sobre o Atlântico e a África Austral: o **anticiclone do Atlântico Sul** e o do **Botsuana**. Estes dois anticiclones bloqueiam, durante o Inverno (impedindo a formação de nuvens), o movimento para sul do ar húmido da ZCIT. À medida que as células de alta pressão se movem para sul, no Verão, regressam as condições necessárias para a formação de nuvens. Esta migração de sistemas de precipitação

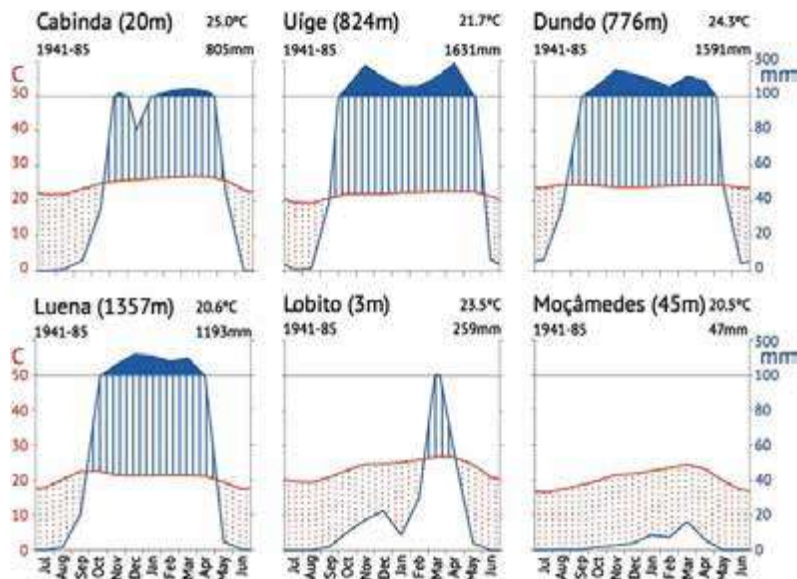


Figura 2.2.9 Diagramas climáticos que ilustram a precipitação e a sazonalidade da temperatura e outros parâmetros climáticos. Note-se a fraca precipitação bimodal máxima para estações no norte de Angola e unimodal máxima no centro e sul do território. Os diagramas seguem o sistema de Walter & Lieth (1967). O pontilhado representa períodos secos; as riscas significam períodos chuvosos; a cor azul indica os meses com precipitação superior a 100 mm. A partir de Huntley (2019). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature.

é claramente ilustrada na série de mapas de precipitação preparadas a partir de imagens meteorológicas de satélite e apresentadas na Figura 2.2.8.

Durante o Inverno e início do Verão, o anticiclone do Botsuana gera **ventos** fortes que varrem Angola de leste a oeste. No sudoeste, os ventos recolhem a poeira das terras áridas e geram tempestades de poeira quentes e asfixiantes que alimentam e esculpem as dunas de areia do Namibe. Os ventos de Inverno também são notórios na Lunda Norte, ressecando os prados e promovendo a propagação de extensas queimadas. No leste, os ventos e os seus sedimentos de areia contribuem para a formação de dunas através da planície de Bulózi (Mendelsohn & Weber, 2015).

CORRENTE DE BENGUELA

Enquanto a altitude e a sazonalidade determinam as condições de temperatura, uma anomalia a esta regra geral ocorre na faixa costeira de Angola, em particular no extremo sul, onde a corrente fria e ascendente

de Benguela cria uma **inversão de temperatura** (Figura 4.5.6). A corrente fria de Benguela tem um efeito estabilizador na atmosfera inferior e inibe a evaporação e o movimento ascendente do ar húmido e causador de chuva ao largo do oceano. O seu impacto estende-se até ao norte de Cabinda, onde uma estreita faixa de floresta de savana árida e de floresta seca, de acácias, *Sterculias* e imbondeiros, flanqueia as florestas húmidas do Maiombe (Capítulo 4.4.3).

Apesar da aridez da zona costeira, o efeito de arrefecimento da corrente de Benguela resulta em nuvens baixas e nevoeiro (**cacimbo**) durante grande parte do Inverno, com forte condensação de orvalho na vegetação ao longo da costa, mesmo durante os meses mais secos do Inverno. Isto contribui significativamente para o equilíbrio da humidade da região. A faixa de nevoeiro é mais pronunciada entre Moçâmedes e Benguela, onde líquenes epifíticos atingem uma grande abundância num ambiente de outro modo desértico. A corrente de Benguela resulta igualmente num gradiente de precipitação crescente de sul para norte e de oeste para leste. Os gradientes de precipitação são localmente acentuados pela influência **orográfica** da escarpa e dos maciços montanhosos dos planaltos. O relevo acentuado da **escarpa angolana** cria condições para a precipitação orográfica ao longo da maior parte desta zona, sustentando as “florestas cafeeiras” de Seles, Gabela, Cuanza Norte e Uíge. A distribuição da precipitação média anual em Angola é resumida na Figura 2.2.10. A Tabela 2.2.1 fornece dados climáticos resumidos para ecorregiões seleccionadas.

VARIABILIDADE

As medidas médias dos parâmetros climáticos, como a temperatura média anual (TMA) e a precipitação média anual (PMA), são frequentemente demasiado simplistas para reflectir as forças ecológicas, em que fenómenos extremos, ainda que pouco frequentes, como a geada, podem ter grande significado. Em 1947, por exemplo, a cultura de algodão da Baixa de Cassange, uma bacia perenemente quente no norte de Angola, caiu 70% devido aos danos causados pela geada (Gouveia, 1956).

Como descrito no Capítulo 2.2.8, as secas episódicas (como os fenómenos do *El Niño*) tiveram impactos devastadores nas populações pecuárias e nos animais selvagens em todo o sudoeste de Angola. A distribuição da precipitação média anual em Angola é resumida na

Figura 2.2.10. A Tabela 2.2.1 fornece dados climáticos resumidos para ecorregiões seleccionadas.

Como a temperatura, a precipitação em geral aumenta dos pólos para o equador, com uma descida nas latitudes médias, como descrito anteriormente. A variação da precipitação não é apenas espacial, mas também temporal. As variações temporais não são apenas intra-anuais, mas também são inter-anuais, com alguns períodos ou anos a sofrer inundações ou secas com condições de precipitação e temperatura excepcionalmente elevadas ou baixas, conforme ilustrado na Figura 2.2.25.

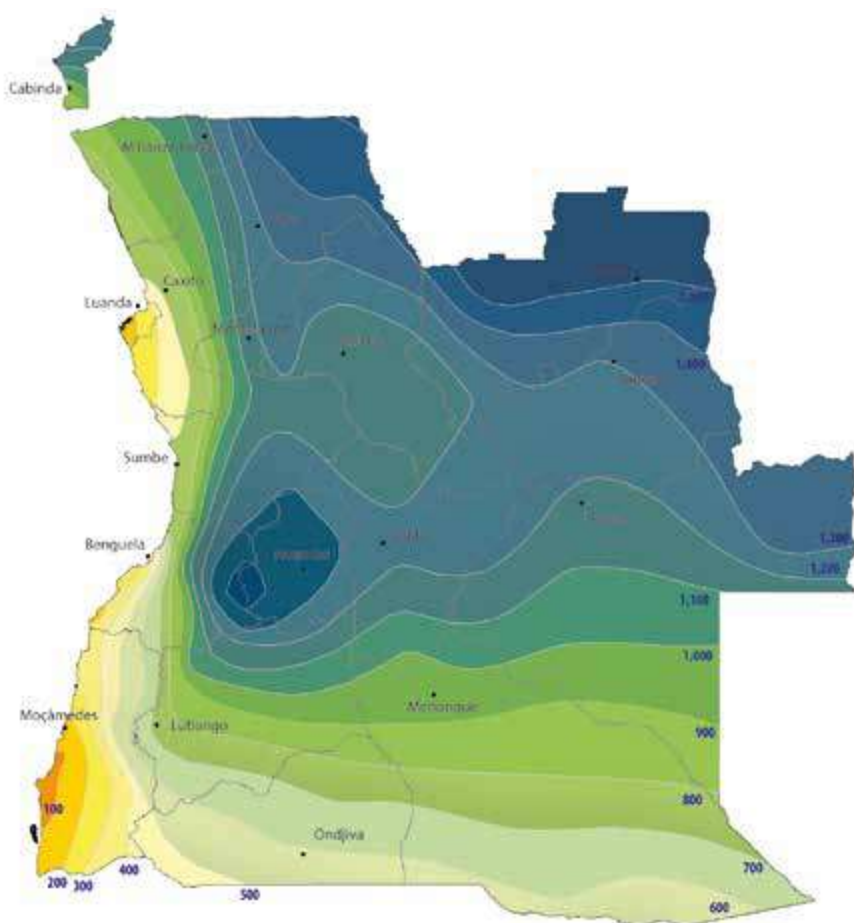


Figura 2.2.10 Precipitação média anual em Angola. A partir de Huntley (2019). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature.

Tabela 2.2.1 Resumo dos dados climáticos para ecorregiões seleccionadas. Dados de Silveira (1967)

N.º	Ecorregião	Estação	Província	Altitude (m)	Precipitação média anual	Temp. média anual	Média de meses mais quentes	Média de meses mais frios
1	Floresta húmida guinéu-congolesa	Belize	Cabinda	245	1612	25,2	26,7	22,2
1	Floresta húmida guinéu-congolesa	Negage	Uíge	1267	1633	20,6	21,5	19
2	Floresta congolesa ocidental/mosaico de savana	Sanza Pombo	Uíge	990	1423	24,3	25,5	22,2
3	Floresta congolesa do sul/mosaico de savana	Dundo	Lunda Norte	726	1629	24,6	25	23,7
4	Floresta afromontana	Bimbe	Huambo	1777	1541	19,1	20,6	17,8
5	Prado montano	Humpata	Huíla	2300	805	14,6	17,2	11,2
6	Savana de escarpa angolana	Gabela	Cuanza Sul	1099	833	19,8	21,6	15,9
7	Mata húmida de miombo angolana	Huambo	Huambo	1700	1210	18,8	20,6	15,7
7	Mata húmida de miombo angolana	Cuemba	Bié	1300	1476	20,2	22,6	15,2
8	Mata de miombo seco	Cuíto Cuanavale	C. Cubango	1280	857	21,2	24,3	16,2
9	Mata de <i>Baikiaea</i> zambeziana	Mucusso	C. Cubango	890	774	22,9	26,6	16
10	Floresta seca de <i>Cryptosepalum</i> zambeziana	Cazombo	Moxico	1180	1441	22,2	24,3	18,8
11	Prados zambezianos sazonalmente alagados	Lumbala Guimbo	Moxico	1131	1126	20,8	23,8	15,1
12	Matas de mutiati angolanas	Chitado	Cunene	1000	405	24	27,4	19,2
13	Matas e savanas do Namibe	Caraculo	Namibe	440	123	22,9	26,4	17,2
14	Savana costeira árida	Luanda	Bengo	44	405	24,9	27	20,1
15	Deserto do Namibe angolano	Moçâmedes	Namibe	44	37	20	24,2	15,5

2.2.7 O clima como determinante dos padrões de vegetação

PADRÕES GLOBAIS

As primeiras tentativas de compreender os padrões globais de vegetação (Humboldt & Bonpland, 1805; Schimper, 1903) encontraram uma forte correlação entre formações de vegetação e clima – especialmente a precipitação anual média (PMA) e a temperatura média anual (TMA). Sistemas elaborados de classificação do clima e da vegetação foram publicados pelo climatologista alemão-russo Wladimir Köppen (1900) e pelos geógrafos americanos Leslie Holdridge (1947) e Charles Thornthwaite (1948). Estes cientistas mapearam o mundo em regiões que eram tanto um reflexo do padrão de vegetação como do clima. Na verdade, em muitas regiões onde os registos climáticos eram escassos, usavam-se os mapas de vegetação como seus substitutos. Embora amplamente utilizadas durante muitas décadas, estas classificações são hoje em dia menos populares.

Em 1975, o ecologista americano Robert Whittaker traçou tipos de bioma (como definidos pelos ecologistas) contra gradientes de PMA e TMA (Figura 2.2.11). Os resultados conduzem a um modelo generalizado da relação, não obstante omitam a importância de factores de perturbação como o fogo e a herbivoria, e factores de recursos como solos e topografia. Os biomas e as ecorregiões angolanos encaixam-se bem nos padrões apresentados por Whittaker (1975).

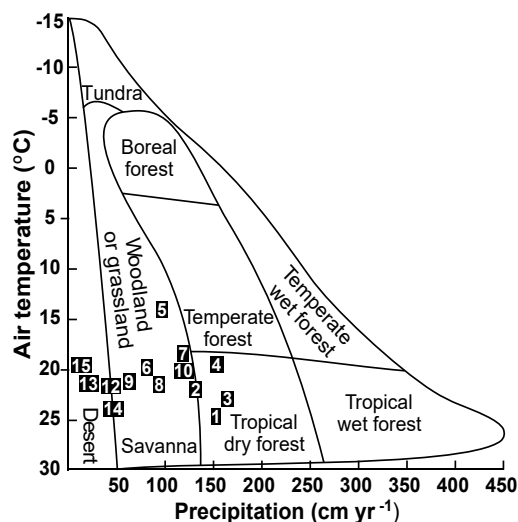


Figura 2.2.11 A distribuição de biomas terrestres globais em relação à temperatura média anual e à precipitação. Os números dentro das caixas correspondem à PMA e à TMA das estações meteorológicas no interior das ecorregiões angolanas numeradas. A aproximação dos biomas e ecorregiões angolanos ao modelo global é evidente. Redesenhado segundo Whittaker (1975). *Communities and Ecosystems*. McMillan, New York.

PADRÕES CONTINENTAIS

À escala continental, Angola enquadra-se em padrões mais alargados nas relações clima-vegetação. Análises ao clima e ao coberto arbóreo dos ecossistemas de savana em todo o mundo revelaram que as savanas e as florestas podem ser estados alternativos estáveis nos trópicos africanos (Staver *et al.*, 2011; Bond, 2019) (ver Capítulo 3.2.6). A precipitação resulta deterministicamente em savana árida com fraca precipitação e em floresta húmida em regiões com forte precipitação. Em níveis intermédios de precipitação, como entre os 1200 e 1800 mm no norte de Angola, tanto a savana como a floresta ocorrem num mosaico. O coberto arbóreo não aumenta de forma contínua com a precipitação, porém é bimodal, com as savanas a terem menos de 40-50% de canópia projectada (Figura 2.2.12) e as florestas mais de 75%. Raramente ocorrem níveis intermédios de coberto arbóreo.

Uma canópia superior a 40-50% faz com que a sua sombra impeça que um número suficiente de radiações fotossinteticamente activas chegue ao solo, permitindo que as gramíneas C_4 se estabeleçam. Como consequência, uma insuficiente biomassa de gramíneas vai-se acumulando para suportar as fortes queimadas necessárias para evitar que as plântulas de árvores cresçam até atingirem a maturidade. O coberto arbóreo aumenta e a resposta aumenta a densidade das copas até que um novo estado estável (floresta) possa ser estabelecido.

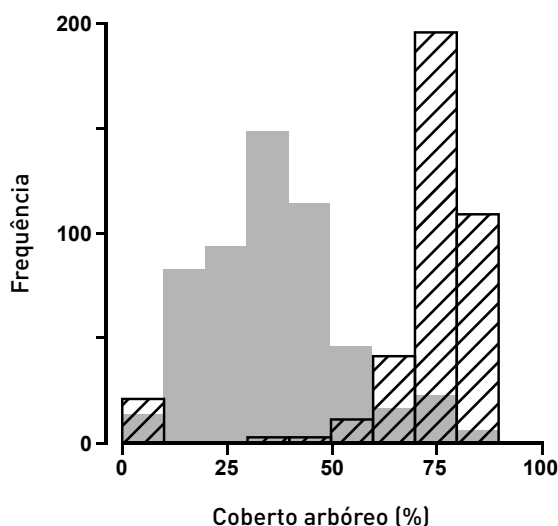


Figura 2.2.12 Distribuição de frequência (eixo y) da percentagem de coberto arbóreo (eixo x) em áreas de precipitação intermédia (1000-2500 mm MAR) e sazonalidade amena (estação seca < 7 meses), com queimadas (colunas a cinzento) e sem queimadas (traços a preto). O coberto arbóreo (0-55%) de savanas tolerantes ao fogo é distinto do das florestas intolerantes ao fogo (50-90% de cobertura). A partir de Staver *et al.* (2011). *Science*, 334(6053): 230-2.

PADRÕES EM ANGOLA

Os fortes gradientes de precipitação média anual em Angola reflectem-se na distribuição de biomas. Em lugar algum de Angola a radiação e a temperatura limitam o crescimento das árvores. Contudo, a sazonalidade das chuvas é uma característica fundamental dos climas tropicais e, em Angola, a sazonalidade é mais forte no sul e mais fraca no norte. Para a maior parte do país, a precipitação recebida é suficiente para o crescimento das árvores. Sankaran *et al.* (2005) utilizaram dados de mais de 800 locais em toda a África (Figura 2.2.13) para demonstrar que a cobertura de plantas lenhosas de savana é determinada por recursos (água e nutrientes) e regimes de perturbação (fogos, herbivoria). Foram demonstrados dois padrões:

- Em locais com menos de 650 mm de PMA, o crescimento máximo das árvores e a cobertura estão linearmente relacionados com a precipitação. A estrutura da vegetação (cobertura lenhosa) é limitada pelo clima: uma precipitação mais elevada suporta uma cobertura máxima mais densa.
- Nos locais que recebem mais de 650 mm de PMA, a estrutura é determinada não pela precipitação, mas pela perturbação (fogos), mantendo um equilíbrio entre árvores e gramíneas, num sistema que impede a transição para uma canópia florestal cerrada.

Estas descobertas, juntamente com estudos semelhantes profícuos em dados por Lehmann *et al.* (2011) de savanas dos continentes do Sul, confirmam descrições anteriores relativas a savanas mésicas e áridas (Huntley, 1982).

Em Angola, em áreas que recebem mais de 1200 mm de precipitação anual, sem fogos, conseguem estabelecer-se florestas de copa cerrada. Todavia, mesmo na região com a precipitação mais elevada, o Maiombe de Cabinda, dois a três meses sem precipitação impedem o domínio total das árvores sempre-verdes, excepto ao longo dos cursos de água. As espécies de árvores semidecíduas são, como tal, componentes mais importantes das florestas húmidas de copa cerrada de Angola.

Dunas sem vegetação, prados do deserto e arbustos baixos ocupam o sudoeste, extremamente árido, onde as árvores são raras ou ausentes em áreas que recebem menos de 150 mm de PMA, para além dos leitos

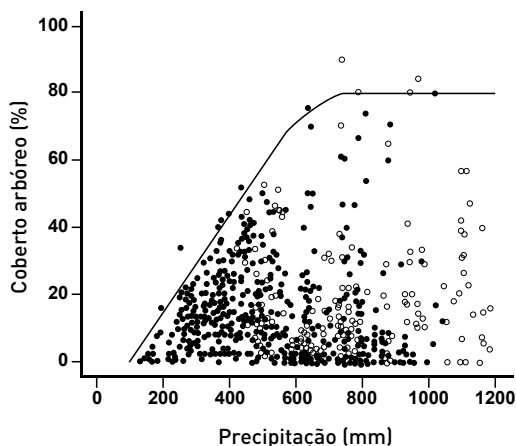


Figura 2.2.13 Alteração da cobertura lenhosa das savanas africanas em função da precipitação média anual. Abaixo de 650 mm de PMA, o coberto arbóreo é limitado pela chuva. Acima de 650 mm de PMA, os factores de perturbação (em especial os fogos) limitam a canópia. A frequência de queimadas é indicada pelos círculos abertos, com intervalo de retorno dos fogos inferior a três anos; os círculos fechados representam intervalos de retorno superiores a três anos. A partir de Sankaran *et al.* [2005]. *Nature*, 438: 846-9.

efémeros dos rios Curoca, Bero e Bentiaba, onde as areias profundas retêm humidade, durante todo o ano, e os bosques altos de acácias orlam o curso do rio. Para o resto do país, onde a precipitação varia entre os 150 e 1800 mm por ano, surgem três padrões.

- Abaixo de ca. 650 mm PMA, dominam as savanas áridas;
- Acima de 650 mm de PMA, dominam as savanas mésicas, transitando gradualmente para mosaicos húmidos de savana/floresta acima de 1200 mm PMA;
- Acima de 1400 mm PMA, e na ausência de fogos regulares, a floresta húmida cerrada domina.

PADRÕES EM GRADIENTES ÍNGREMES DA PAISAGEM

Uma das demonstrações mais impressionantes do mundo da influência de factores macroclimáticos na vegetação encontra-se no sudoeste de Angola. Um transecto da Humpata, na Huíla, para Moçâmedes, no Namibe – 140 km de distância – fornece um exemplo clássico de zoneamento de vegetação de acordo com o clima (Cardoso *et al.*, 2006; Van Jaarsveld, 2010). A vegetação é ilustrada por uma série de fotografias, desde a escarpa angolana, na passagem da Leba, até à Costa Atlântica (Figuras 2.2.14-2.2.20).

- O transecto começa a 2300 m, no Instituto de Investigação Zootécnica, na Humpata, onde a TMA é de 14,6 °C e a PMA é de 805 mm. Aqui a vegetação é um prado aberto de gramíneas e ervas curtas, com fragmentos

de floresta afromontana, com espécies como *Podocarpus milanjanus*, *Buxus macowanii*, *Erythroxylon emarginatum* e *Maytenus acuminata* em ravinas, protegidas das queimadas frequentes. Adjacentes aos prados há savanas e bosques de *Brachystegia spiciformis*, *Julbernardia paniculata*, *Burkea africana* e *Ochna pulchra* – uma savana mélica/distrófica típica;

- No topo da passagem da Leba, a 1700 m, dominam bosques e balcedos xerófitos mistos, com *Albizia antunesii*, *Brachylaena huillensis*, *Combretum apiculatum*, *Pteleopsis myrtifolia* e *Terminalia sericea*;
- Ao descer a escarpa, a 1200 m, passa-se para bosques mais secos e balcedos de *Combretum zeyheri*, *Tarchonanthus camphoratus* e *Ptaeroxylon obliquum*;
- Aos 850 m vê-se *Adansonia digitata* e *Spirostachys africanus*;
- Na base da escarpa, a 700 m, a TMA aumenta para 23,8 °C e a PMA diminui para 466 mm. A vegetação muda para uma savana árida de *Colophospermum mopane* e *Terminalia prunioides*;
- O Caraculo fica já na margem do deserto do Namibe, com *Acacia tortilis* de pequeno porte. Ali, a 50 km da costa e a 440 m de altitude, a TMA é de 22,9 °C e a PMA é de 123 mm;
- A 30 km do oceano Atlântico, a PMA baixa para 50 mm. Há uma alteração na vegetação, que passa a ser arbustiva anã, com gramíneas efémeras, tufos de líquen e troncos de suculentas baixas (**caducifólias**) de *Adenium boehmianum*, *Sterculia africana*, *Catofractes alexandri*, *Pachypodium lealii*, *Cyphostemma currorii*, *C. uter*, e até árvores anãs de *Adansonia digitata*;
- Na costa, a 15 m, Moçâmedes tem uma TMA de 20 °C e uma PMA de 37 mm. Este é o *habitat* da *Welwitschia mirabilis*, uma verdadeira “planta milagrosa” do deserto (Caixa 4.5.1).

O transecto proporciona ao ornitólogo a oportunidade de ver, de afloramentos rochosos e da vegetação enfezada no cume da escarpa, variadíssimas aves angolanas endémicas, entre elas o chasco-das-furnas, francolim-da-montanha, barbaças-de-cabeça-branca, papa-moscas-de-angola, beija-flor-das-montanhas, beija-flor-de-oustalet, bico-de-lacre-de-angola, peito-de-fogo-de-ansorge. Assim que se chega à base da escarpa, pode ser encontrado o pisco-de-bocage, o estorninho-de-benguela e o bico-de-lacre-cinzeno-angolano. O gradiente altitudinal e climático, reflectido pelo *habitat*, determina a distribuição das espécies.



Figura 2.2.14 A passagem da Leba, em ziguezague, a serpentear desde o cume da escarpa da Chela, revestida por um balcedo cerrado de *Acacia*, *Albizia*, *Commiphora*, *Spirostachys* e *Terminalia*. Fotografia de Ernst van Jaarsveld.



Figura 2.2.15 Prado montano no planalto da Humpata a 2300 m. Fotografia de Ernst van Jaarsveld.



Figura 2.2.16 *Burkea*, *Brachystegia*, savana méstica misturada com elementos afromontanos em vale abrigado. Fotografia de Ernst van Jaarsveld.



Figura 2.2.17 Suculenta caduciforme *Cyphostemma* *uter*. Fotografia de Ernst van Jaarsveld.



Figura 2.2.18 *Adansonia digitata* “anã” em solo de calcreto em planícies costeiras a 2 km do Atlântico.



Figura 2.2.19 Árvores caudiciformes, *Pachypodium lealii*. Fotografia de Ernst van Jaarsveld.



Figura 2.2.20 Savana árida na orla do deserto do Namibe, *Welwitschia* em primeiro plano. Fotografia de Ernest van Jaarsveld.

2.2.8 *El Niño* e *La Niña*: secas e inundações

Os padrões climáticos são notoriamente inconstantes. De importância global são as mais significativas variações climáticas conhecidas como o *El Niño* ou o *El Niño-Oscilação do Sul* (ENOS), associadas ao anormal aquecimento periódico das águas superficiais do Pacífico equatorial centro-leste e aos ventos do oeste, mais fortes do que o habitual, causando uma diminuição do aumento de água fria ao largo do Peru. Por sua vez, isto resulta no colapso das pescarias normalmente abundantes da **Corrente de Humboldt** e nas inundações no Peru e no Equador, bem como nas secas na Indonésia e na Austrália. Uma fase ENOS contrária e fria, conhecida como *La Niña*, origina efeitos opostos.

Os eventos ENOS acontecem, em média, uma vez a cada quatro anos. Na África Austral, a ENOS traz temperaturas mais altas e menos precipitação para a região, com impactos negativos para as culturas agrícolas e, consequentemente, para as condições socioeconómicas. Durante o evento ENOS 2015/2016, Angola sofreu a pior seca em 60 anos, com a região costeira a receber menos de 30% da sua precipitação normal (Figura 2.2.21).

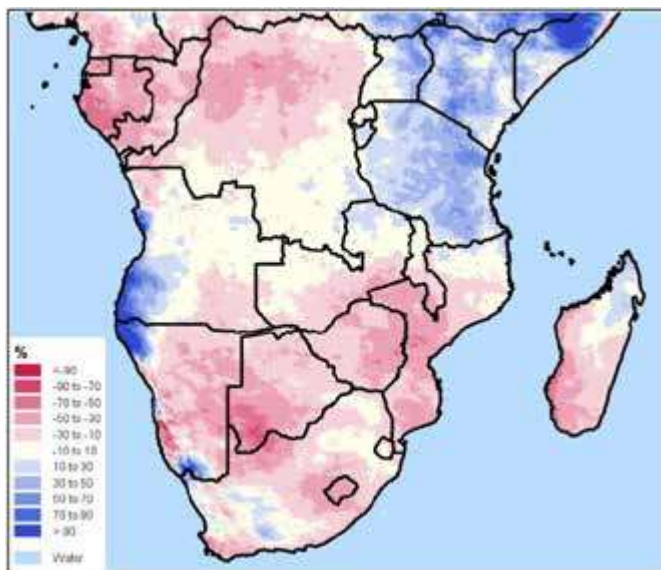


Figura 2.2.21 O impacto do *El Niño* na precipitação da África Austral no período de 1 de Novembro de 2016 a 31 de Janeiro de 2017. A precipitação para a região costeira angolana foi inferior a 30% da média de longo prazo. A partir de Rembolt *et al.* (2016).

Secas e inundações não são apenas o resultado do *El Niño-Oscilação do Sul*. A mudança é uma característica constante do clima e do tempo atmosférico da África Austral. No decurso de longos períodos, secas e inundações excepcionais têm sido sentidas na África Austral. Exemplos incluem as secas de 1966, 1971 e, mais recentemente, a seca prolongada de 2015-17. As inundações ocorrem em intervalos frequentes. Na bacia do Cuvelai foram registadas, ao longo de um período de 64 anos, 11 grandes inundações, ao passo que em 21 dos 64 anos não houve fluxo de superfície devido à precipitação anormalmente baixa (Mendelsohn & Mendelsohn, 2019). O Cunene secou na foz em 2010, porém atingiu o seu maior fluxo registado em 2011. As inundações dos rios Bero e Giraul, em 2001 e 2011, causadoras de graves danos materiais e da perda de muitas vidas no Namibe, foram desencadeadas pelo chamado **Benguela Niño**, altura em que o Atlântico Sul está mais quente do que o normal e a ZCIT avança mais para sul, trazendo chuvas mais torrenciais do que o normal à escarpa e causando inundações instantâneas nas terras baixas.

As secas não estão apenas associadas aos fenómenos do *El Niño*. Na África Austral, o evento de seca está em grande parte associada à variabilidade

climática plurianual e segue um ciclo de cerca de 18 anos na África Austral (Tyson & Preston-Whyte, 2000). A percepção da gravidade de uma seca é também influenciada pela opinião pública. Em grande parte de África, as terras de pastoreio tendem a ser colocadas sob pressão excessiva pelos pastores, e mesmo os grandes parques nacionais estão frequentemente sujeitos a densidades demasiado elevadas de herbívoros. A junção dos impactos da pressão para o pastoreio e dos episódios de seca é comum nos relatos dos meios de comunicação social. As regiões áridas estão naturalmente sujeitas a elevados **coeficientes de variação** na precipitação interanual. A causa está muitas vezes nas práticas de gestão e não nas condições meteorológicas. Em Angola, o impacto das secas é menos drástico nas savanas mésicas do que nas áridas. As savanas áridas reflectem mais o acaso do fenómeno (**estocástico**) do que a dinâmica **determinista** do ecossistema (Scholes & Walker, 1993).

No Parque Nacional de Tsavo, no Quênia, e no Parque Nacional Kruger, na África do Sul, com ecossistemas muito semelhantes ao Parque Nacional da Quiçama e a zonas do sudoeste de Angola, as secas combinadas com altas densidades herbívoras resultaram na mortalidade em massa de animais e plantas lenhosas. No Iona, em 1973, a competição entre gado e órix resultou na elevada mortalidade de ambos. Em 2009, em locais onde tinham sido feitos furos como forma de abastecer de água áreas muito para além das áreas normais de pastoreio, o gado faminto procurou alimento nas folhas



Figura 2.2.22 Gado a recorrer às folhas duras da *Welwitschia mirabilis* durante a seca no Parque Nacional do Iona, 2009. Fotografia de Bill Branch.

duras da *Welwitschia mirabilis*, destruindo as populações locais destas plantas únicas do deserto. Figura 2.2.22.

Para distinguir entre uma seca perceptível e um fenómeno climático extremo real, os meteorologistas usam o **Índice de Extremos Climáticos** (IEC). São utilizados dois componentes estatísticos para calcular o IEC – o Índice de Precipitação Padronizada (IPP) e o Índice de Ondas de Calor Padronizadas (IOCP). Utilizando o IEC, Malherbe *et al.* (2020) identificaram quatro grandes fenómenos de seca no Parque Nacional Kruger no período entre 1980 e 2018 (Figura 2.2.23). Estes coincidiram com os fenómenos do *El Niño* e tiveram impactos severos tanto na vegetação como na fauna, influenciando a disponibilidade de forragens tanto para **ramejadores** (*bro-wsers*) como para **pastadores** (*grazers*), o combustível disponível para fogos e o aumento da mortalidade em búfalos, hipopótamos e outras espécies de mamíferos de grande porte. As secas são, por vezes, quebradas por episódios de chuva torrencial, com uma rápida recuperação das gramíneas anuais. O espasmo do crescimento de novas plantas desencadeia **erupções** populacionais pós-seca (explosões populacionais), como as registadas em roedores e em certas espécies de aves, como a nómada queleia-de-bico-vermelho – *Quelea quelea*. A coincidir com os períodos de seca referidos, Namíbia e Angola sofreram igualmente graves impactos. Todavia, embora os anos secos fossem experienciados em intervalos frequentes, foram apenas identificadas quatro grandes secas extremas neste período de 40 anos.

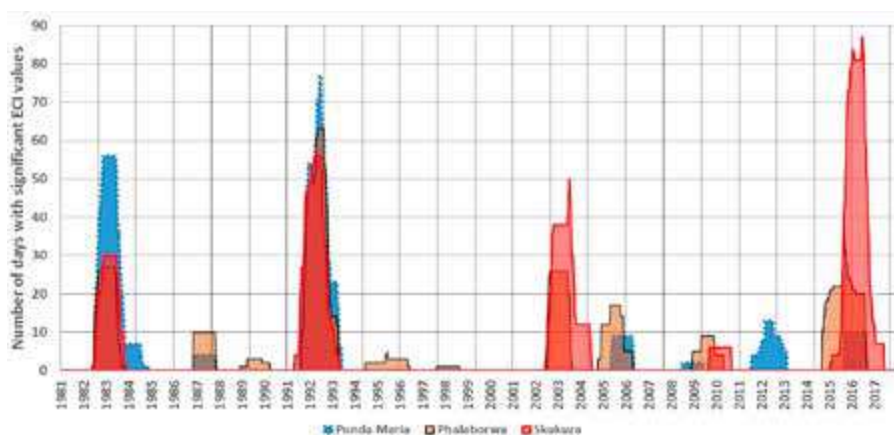


Figura 2.2.23 Número acumulado de dias, numa janela móvel de 12 meses, em que o Índice de Extremos Climáticos excedeu o valor percentil 90 em três locais no Parque Nacional Kruger. A partir de Malherbe *et al.* (2020). *African Journal of Range & Forage Science*, 37:1, 1-17.

CAIXA 2.2.1: INTERACÇÕES HOMEM/AMBIENTE – AS ALTERAÇÕES CLIMÁTICAS E OS IMPACTOS NO AUMENTO DO DIÓXIDO DE CARBONO NA ATMOSFERA

O problema ecológico mais importante e desafiante do século XXI é o da aceleração das alterações climáticas globais. É importante reconhecer que as alterações climáticas não são um fenómeno novo. Grandes mudanças nas concentrações de oxigénio atmosférico, de dióxido de carbono e outros gases, e na temperatura na superfície da Terra têm ocorrido ao longo de centenas de milhões de anos, isto é, desde que a vida apareceu pela primeira vez no planeta. Um exemplo da extensão das alterações climáticas sobre o que é hoje Angola é visível no vale do Cunene. Durante o período Pérmico/Carbonífero, há 300 milhões de anos, o Gondwana estava localizado sobre o Pólo Sul, e os glaciares cortaram o vale profundo do que é hoje o Cunene inferior (Figuras 2.1.6 e 2.1.7). No solo rochoso, e nas fachadas de penhascos do rio, é visível o estriamento glacial.

Ao longo de muitos milhões de anos, ligeiras mudanças na inclinação da Terra, ou no seu caminho elíptico em torno do Sol, resultaram em ciclos de condições climáticas que se repetem aproximadamente em 22 mil, 41 mil, 100 mil e 413 mil anos (**ciclos de Milankovitch**). Estes ciclos foram proeminentes durante a Idade do Gelo do Pleistocénico, a ser debatido no Capítulo 4.1 relativamente à biogeografia das florestas húmidas de Angola. No entanto, as alterações climáticas globais no século XXI devem-se, inequivocamente, à actividade humana, em particular à queima de combustíveis fósseis, que libertam dióxido de carbono (CO₂) para a atmosfera (Figura 2.2.24). Relatórios sucessivos do **Painel Intergovernamental sobre as Alterações Climáticas** (IPCC) confirmam as tendências globais que documentam um aquecimento induzido pelo homem de 1,5 °C desde os tempos pré-industriais. As projecções sugerem que o aquecimento vai aumentar até aos 3 °C em 2100. Os impactos irão diferir de uma região para outra, com as regiões polares a aquecerem mais do que os trópicos (IPCC, 2019). A velocidade da mudança é tão alarmante como a sua magnitude. As taxas actuais são 100 vezes superiores à velocidade das mudanças de temperatura que ocorreram entre os períodos frios e quentes da Idade do Gelo do Pleistocénico, afectando a capacidade que as plantas e os animais têm em se adaptarem a climas e ambientes em rápida mudança.

O impulsionador do ritmo actual das alterações climáticas é popularmente chamado **efeito estufa**. A Terra reflecte parte da energia que recebe do Sol para a atmosfera inferior. Aqui, parte da energia é absorvida pelo **vapor de água** e pelo **dióxido de carbono** (denominados **gases com efeito de estufa**) e parte desta energia é novamente reflectida para a Terra. Os gases com efeito de estufa rodeiam o planeta com um invólucro fino que mantém a temperatura da Terra. Como resultado deste escudo fino, embora eficaz, a Terra é um corpo muito mais fresco do que o Sol, com uma temperatura média de apenas 15 °C. Sem o invólucro protector de gases com efeito de estufa, a Terra perderia energia e tornar-se-ia num planeta gelado como Marte.

O termo “efeito de estufa” precisa de uma explicação. Advém da semelhança nos processos de aumento de temperatura experimentados dentro de uma **estufa** – ou de um carro estacionado – num dia soalheiro. Numa analogia com os gases que formam um invólucro em redor do mundo, a **radiação de ondas curtas** perpassa as janelas de vidro de uma estufa ou de um carro, mas não pode escapar porque a **radiação de ondas longas** não pode passar pelo vidro. A temperatura do ar dentro da estufa, do carro, ou da atmosfera inferior da Terra sobe rapidamente. As consequências ecológicas do **aquecimento global**, e o aumento do dióxido de carbono atmosférico e de outras concentrações de gases com efeito de estufa que impulsionam o aquecimento, constituem uma séria preocupação global.

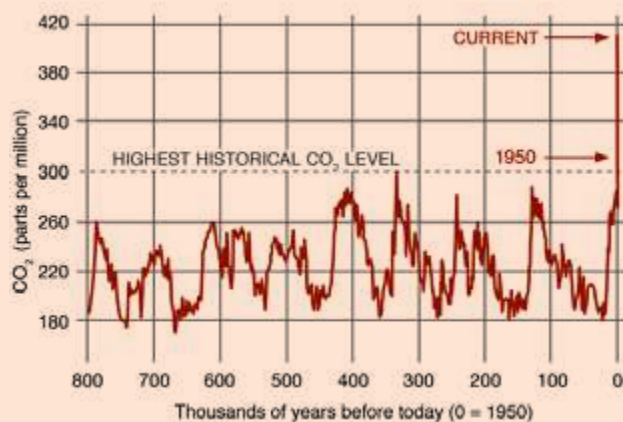


Figura 2.2.24
Níveis de dióxido de carbono atmosférico nos últimos 800 mil anos, com base em dados do núcleo de gelo. A partir de NOAA.

Um estudo recente (Carvalho *et al.*, 2017) fornece a primeira análise e comparação de um conjunto de quatro **Modelos Regionais do Clima** (RCM) que incluem Angola. São apresentados cenários para o século XXI de tendências de anomalias futuras em relação à temperatura e precipitação, bem como à frequência e intensidade das secas. Foram encontrados resultados consistentes para as projecções de temperatura, com um aumento de até 4,9 °C por volta de 2100. Os aumentos de temperatura são mais baixos para as zonas costeiras do norte e mais elevados para o sudeste de Angola. Em contraste com o aumento da temperatura, prevê-se que a precipitação caia ao longo do século, com uma média de -2% em todo o país. A mudança mais acentuada foi projectada para o sudeste, com decréscimos de até -4%. Prevê-se que a região costeira central venha a sofrer um ligeiro aumento de precipitação. Modelos mais recentes para a África Austral (Engelbrecht, 2018; Figura 2.2.25) sugerem fenómenos ainda mais extremos de aquecimento e seca do que as projecções descritas por Carvalho *et al.* (2017).

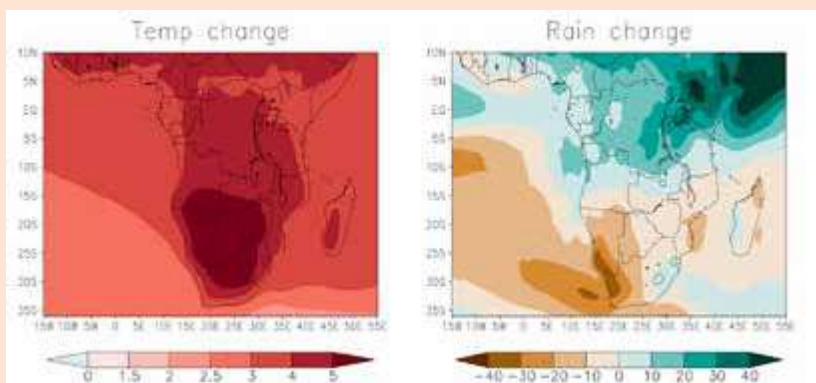


Figura 2.2.25 Padrões espaciais de variação da temperatura média anual (°C) e precipitação média anual (expressa como alteração percentual) projectados para o período 2081-2100 relativamente ao período 1979-2014, conforme avaliado a partir da média do conjunto de 30 modelos climáticos globais que contribuíram para o Coupled Model Intercomparison Project Phase Six sob o cenário de baixa mitigação SSP5-8.5. A partir de Engelbrecht & Monteiro (2021). *South African Journal of Science*: 117.

As projecções do IPCC e do RCM centram-se nas mudanças de temperatura e precipitação. De interesse ecológico é a influência que o aumento das concentrações de dióxido de carbono atmosférico terá na fotossíntese e no

equilíbrio da água do solo. As concentrações de CO₂ foram de 285 partes por milhão (ppm) em 1850, subindo para 300 ppm por volta de 1900 e para 410 ppm por volta de 2018. Prevê-se que até 2100 atinjam os 700 ppm. Como veremos no Capítulo 4.3, as savanas africanas são dominadas por gramíneas C₄, e assim têm sido desde que a via fotossintética C₄ evoluiu, há cerca de 30 milhões de anos, em resposta a um ambiente cada vez mais árido. As árvores, que são espécies C₃, beneficiarão do aumento das concentrações de CO₂ e poderão superar as gramíneas C₄. Alguns investigadores prevêem uma grande expansão das florestas, em detrimento das savanas, devido ao aumento das espécies lenhosas C₃. Outros modelos sugerem que um aumento dos fogos, causados pelo aquecimento global, irá manter as savanas. Contudo, outros factores para além do clima determinam igualmente o equilíbrio entre as plantas C₃ e C₄ e a composição do ecossistema, incluindo as práticas de gestão das terras de pastoreio e da agricultura. O futuro permanece incerto, salientando a urgência de uma investigação ecológica acrescida.

Referências: Capítulo 2.2 Energia solar, temperatura e precipitação

- Bond, W. J. (2019). *Open Ecosystems: Ecology and Evolution Beyond the Forest Edge*. Oxford University Press, Oxford. 191 pp.
- Cardoso, J. F., Duarte, M. C., Costa, E., et al. (2006). Comunidades vegetais da Serra da Leba. In: Moreira I. (Ed.). *Agricultura, Recursos Naturais e Desenvolvimento*. ISA Press, Lisboa, pp. 205-225.
- Carvalho, S. C. P., Santos, F. D., Pulquério, M. (2017). Climate change scenarios for Angola: an analysis of precipitation and temperature projections using four RCMs. *International Journal of Climatology*, 37: 3398-3412.
- Engelbrecht, F. A. and Monteiro, P. M. S. (2021). The IPCC Assessment Report Six Working Group I report and southern Africa: Reasons to take action. *South African Journal of Science* 117. <https://doi.org/10.17159/sajs.2021/12679>.
- Finckh, M., Revermann, R., Aidar, M. P. (2016). Climate refugees going underground – a response to Maurin et al. (2014). *New Phytologist*, 209(3): 904-909.
- Finckh, M., Wendefer, J. & Meller, P. (2021) Frost-driven lower treelines in Angola and their implications for tropical forest-grassland mosaics. *Journal of Vegetation Science*, 32:e13084. <https://doi.org/10.1111/jvs.13084>.
- Gouveia, D. H. G. (1956). Reconhecimento da baixa de Cassanje, Angola. Centro de Investigação Científica Alameda. *Memoria e Trabalhos* 24: 1-155.
- Holdridge, L. R. (1947). Determination of World Plant Formations from Simple Climatic Data. *Science* 105: 367-368.
- Humboldt, A. von, Bonpland, A. (1805). *Essai sur la géographie des plantes; accompagnée d'un tableau physique des régions équinoxiales*. Paris, France: Levrault, Schoell et Compagnie.

- Huntley, B. J. (1982). Southern African Savannas. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin, pp. 101-119.
- Köppen, W. (1900). Versuch einer Klassifikation der Klimate, Vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. *Geographische Zeitschrift*, 6: 593-611, 657-679.
- Lehmann, C. E., Archibald, S. A., Hoffmann, W. A., et al. (2011). Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist*, 191(1): 197-209.
- Lovegrove, B. (2021). *The Living Deserts of Southern Africa*. Penguin Random House, Cape Town. 296 pp.
- Malherbe, J., Smit, I. P. J., Wessels, K. J., et al. (2020). Recent droughts in the Kruger National Park as reflected in the extreme climate index. *African Journal of Range & Forage Science*, 37:1, 1-17.
- Mendelsohn, J., Jarvis, A., Robertson, T. (2013). *A profile and atlas of the Cuvelai-Etosha Basin*. Raison & Gondwana Collection, Windhoek. 170 pp.
- Mendelsohn, J. M., & Mendelsohn, S. (2019). *Sudoeste de/South West Angola*. Arte e Ciência. Porto. 424 pp.
- Mendelsohn, J., Weber, B. (2015). *Moxico: an atlas and profile of Moxico, Angola*. Raison, Windhoek, 44 pp.
- Rembold, F., Kerdiles, H. Lemoine, G., et al. (2016). Impact of El Nino on agriculture in Southern Africa for the 2015/2016 main season. *JRC Mars Bulletin*. DOI: 10.2788/900042.
- Sankaran, M., Hanan, N.P., Scholes, R.J., et al. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, 438: 846-9.
- Schimper, A.F.W. (1903). *Plant geography upon a physiological basis*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Scholes, R. J. & Walker, B. H. (1993). *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Silveira, M. M. (1967). *Climas de Angola*. Serviço Meteorológico de Angola, Luanda. 44 pp.
- Smith, T. M., & Smith, R. L. (2015). *Elements of Ecology*. (9th Edition). Pearson, Boston. 621 pp.
- Staver, A. C., Archibald, S., & Levin, S. A. (2011). The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science*, 334 (6053): 230-2.
- Thorntwaite, C. W. (1948). An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, 38 (1): 55-94.
- Trenberth, K. E. (2020). Understanding climate change through Earth's energy flows, *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 50:2, 331-347. DOI: 10.1080/03036758.2020.1741404.
- Tyson P. D., & Preston-Whyte, R. A. (2000). *The Weather and Climate of Southern Africa*. Oxford University Press Southern Africa, Cape Town, South Africa.
- Van Jaarsveld, E. A. (2010). Botanical Expedition into Angola. *Aloe*, 47:4-35.
- Walter, H., & Lieth, H (1967). *Klimadiagramm Weltatlas*. Gustaf Fischer Verlag, Jena.
- Whittaker, R. H. (1975). *Communities and Ecosystems*. McMillan, New York, USA.

CAPÍTULO 2.3

SOLOS, ÁGUA E NUTRIENTES

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *De que forma os solos se desenvolvem e quais são os seus papéis críticos como fontes de humidade e nutrientes para as plantas e, por sua vez, para os animais;*
- *Como variam os solos em propriedades físicas e químicas e na vegetação que suportam;*
- *Como são classificados os principais tipos de solo e onde ocorrem em Angola;*
- *Por que razão mais de metade da superfície terrestre de Angola é coberta pelas areias inférteis do Calaári e, mesmo assim, estes solos pobres em nutrientes dão origem a prados e bosques cerrados.*

Contexto: Solos, crescimento de plantas e tipos de solos

O solo é o substrato em que as plantas crescem, onde a água e os nutrientes são recicláveis, e onde os restos de plantas e animais são transformados nos seus elementos básicos através do processo de decomposição e mineralização, mediados por fungos e bactérias que vivem no solo. O conhecimento dos processos de desenvolvimento do solo, e das interações da química e da física para produzir as suas propriedades, representa uma base necessária para responder a questões sobre por que razão as plantas crescem onde crescem, e que raízes, caule e rebentos desenvolvem. Este capítulo examina os processos de desgaste físico e químico, e os mecanismos que determinam a disponibilidade de água e nutrientes para os filamentos das raízes e estomas das folhas das plantas – onde ocorrem as transferências de humidade, nutrientes e gases.

Os solos são geralmente formados *in situ*, mas em Angola o desgaste e o transporte de partículas de solo e minerais através da água e do vento resultam na distribuição de vastas áreas de areia que cobrem mais de metade do país. Estas são conhecidas como as areias do Calaári. Assim como a vegetação, os solos foram classificados em várias dezenas de Grupos de Solo principais, servindo assim de ponto de referência em qualquer debate

sobre a ecologia dos ecossistemas de Angola, e de que forma se relacionam com os solos de outras regiões de África e do globo.

2.3.1 Estrutura do solo

Um primeiro passo para a compreensão dos solos é examinar o seu **perfil** – exposto num corte à beira da estrada ou cavando um poço de solo (Figura 2.3.1). Os solos exibem uma sucessão de camadas, ou **horizontes**, que podem ou não estar presentes em qualquer tipo de solo. De cima para baixo são o O – **horizonte orgânico**, composto por material orgânico acumulado; A – **solo superior**, com elevada actividade biológica, compreendendo uma mistura de materiais orgânicos e minerais; B – **subsolo**, com uma concentração de argila de silicato, **sesquióxidos** (óxidos de ferro e alumínio) e matéria orgânica; C – o não consolidado **regolito desgastado** que se estende até ao substrato rochoso. Uma vez escavado um poço no solo, pode fazer-se uma amostragem dos horizontes e, recorrendo a critérios simples como **textura** e **cor**, identificar o tipo e proceder à análise das importantes propriedades da capacidade de **retenção da humidade** do solo e **da capacidade de troca de iões**.

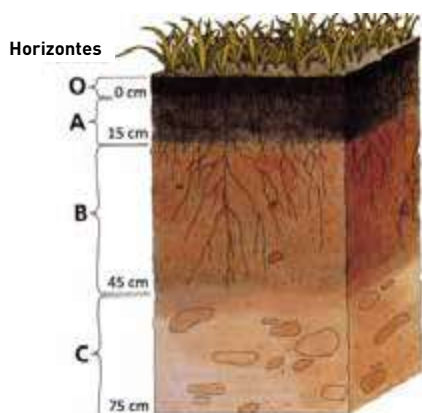


Figura 2.3.1 Perfil típico do solo a ilustrar os horizontes principais. O = horizonte orgânico; A = solo superior; B = Subsolo; C = regolito desgastado. Creative Commons, Atribuição 4.0.

O perfil do solo é influenciado por vários processos relacionados com a drenagem. **Eluviação** refere-se à remoção de material mineral ou orgânico do solo em suspensão ou solução de parte ou de todo o horizonte.

Lixiviação refere-se especificamente à remoção de nutrientes em solução. **Ilúviação** é a deposição de material do solo removido pela infiltração da água de uma parte do perfil do solo para outra. A importância destes processos é discutida na Caixa 4.3.1.

Diferentes **cores do solo** resultam do seu conteúdo orgânico (preto), óxidos (vermelho, roxo), minerais (branco, cinzento) e drenagem (sarapintado). Embora a cor seja útil na descrição do solo, tem pouca influência no crescimento e sobrevivência das plantas. Contudo, a cor do solo pode ser um excelente indicador de drenagem do solo, traduzindo-se num factor importante na influência da estrutura e composição da vegetação em muitas paisagens africanas:

- Os solos vermelhos indicam uma drenagem livre;
- Os solos amarelos indicam uma drenagem ligeiramente obstruída, o que implica terem mais humidade disponível do que os solos vermelhos, mas, em regra, não são alagados;
- Os subsolos cinzentos indicam uma drenagem deficiente, produzindo condições anóxicas que limitam a profundidade de enraizamento;
- Os solos sarapintados indicam frequentemente mudanças de profundidade de um lençol freático com atmosferas de solo tanto oxigenadas como reduzidas.

A textura é uma característica importante do solo, uma vez que influencia o fluxo de água e a disponibilidade de nutrientes. A **textura do solo** é definida pelas proporções relativas em peso de três constituintes principais – areia, silte e argila. É o **espaço poroso** dentro do solo que determina o movimento do ar e da água no solo através da sua porosidade e permeabilidade, e o acesso a estes pelas raízes. Os solos com 50% do seu volume como espaço poroso proporcionam condições ideais para o acesso da raiz ao ar, à água e a nutrientes. Os solos de areias grossas permitem a rápida infiltração e drenagem da água, enquanto os solos de argila muito finos podem ser mal arejados e facilmente compactados. Os cientistas do solo (**pedólogos**) usam um modelo simples para classificar a textura (Figura 2.3.2), e um gráfico de **Munsell** para descrever a cor.

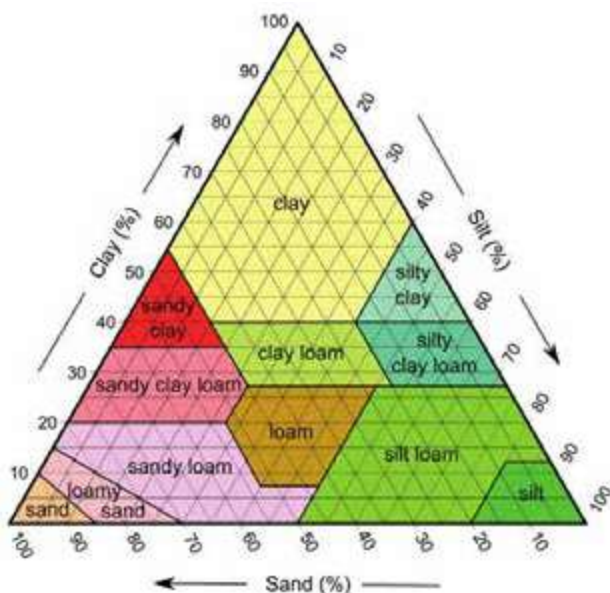


Figura 2.3.2 Um gráfico de textura do solo que mostra as percentagens de argila (menos de 0,0002 mm de diâmetro), silte (0,002-0,05 mm) e areia (0,05-2,00 mm) nas classes texturais básicas do solo. Por exemplo, um solo com 50% de areia, 30% de silte e 20% de argila seria classificado como marga arenosa. Creative Commons, Atribuição 4.0.

Uma outra característica da estrutura do solo diz respeito ao tipo de **minerais de argila** que contêm. São particularmente importantes dois tipos: argilas de encolher/expansivas (2:1 **montmorilonites** ou **esmetctites**) e argilas que não encolhem/não expandem (1:1 **caulim**). A numeração de 2:1 e 1:1 refere-se à estrutura atômica dos seus minerais. O caulim, produzido pelo desgaste químico dos minerais de silicato de alumínio em climas tropicais húmidos, tem baixa capacidade de troca catiónica e apresenta, frequentemente, coloração avermelhada devido aos óxidos de ferro, típicos dos ferrassolos. As montmorilonites desenvolvem-se em climas mais áridos, têm alto teor de sódio e coloração escura. Quando húmidas, as argilas montmorilonites podem expandir e adquirir três vezes a sua estrutura seca, caracterizando assim os vertissolos. Esta expansão e contracção limita o crescimento de plantas lenhosas, lacerando as suas raízes, e explica os extensos prados sem árvores de *Setaria welwitschii* das terras de Catete, que ocupam grande parte do Parque Nacional da Quiçama (Figuras 1.3.35 e 4.4.11).

2.3.2 Desenvolvimento do solo: meteorização e pedogénese

O **solo** é composto por elementos minerais e orgânicos, água e ar. É o produto de meteorização de rochas e minerais não consolidados, com a adição de nutrientes e componentes químicos derivados de materiais orgânicos. O solo foi descrito apropriadamente como “a epiderme da Terra”.

A meteorização compreende processos físicos, químicos e biológicos. São cinco os factores que influenciam o clima do substrato geológico e o desenvolvimento do solo.

- **Material parental.** A meteorização do **substrato rochoso** geológico em climas quentes e húmidos, como o de Angola, forma **saprólito**. A camada erodida de saprólito é referida como **rególito**. Pode ser muito superficial ou ausente, como nas encostas íngremes rochosas ou até aos 100 m de profundidade em relevo plano. Os substratos geológicos determinam os componentes minerais a partir dos quais o solo se desenvolve, e as propriedades que lhe estão associadas, tais como a estrutura, textura, porosidade e permeabilidade. Como exemplos, **os granitos** produzem solos ácidos e com baixo teor de nutrientes, enquanto **os basaltos** produzem **solos básicos** com maior número de nutrientes.
- O **clima** é a força motriz da maior parte dos processos de formação do solo. Ao longo dos 1270 km da latitude de Angola, o clima varia de forma drástica, e, por conseguinte, o produto final do processo de desenvolvimento do solo é fortemente influenciado pela temperatura e precipitação locais. O impacto da **lixiviação** de nutrientes solúveis através do solo é particularmente importante nas regiões de maior precipitação. Em geral, temperaturas mais baixas e climas mais secos apresentam um desenvolvimento mais lento do solo; climas mais quentes e húmidos apresentam taxas mais rápidas e um desenvolvimento do solo mais profundo.
- A **composição biológica** dos solos, desde os microrganismos às plantas e animais que os ocupam, é influenciada, e por sua vez influencia, pela natureza dos solos desenvolvidos, nomeadamente nos mosaicos florestais/prados. As raízes das plantas escavam activamente os solos à procura de fósforo e podem aumentar as taxas de erosão por uma

ordem de grandeza. O coberto vegetal influencia também as taxas de erosão, com taxas mais rápidas sob as florestas e mais lentas sob os prados.

- A **topografia** desempenha um papel fundamental no movimento e na natureza dos solos – desde cascalhos superficiais em encostas íngremes e de rápido desgaste – até solos aluviais profundos que se acumulam nas terras baixas e nos vales dos rios.
- **Tempo** é aquilo que é necessário para que os lentos processos físicos, químicos e biológicos desenvolvam tipos individuais de solo. Os solos requerem geralmente de 2000 a 20 mil anos para se formarem, mas o manto de solo de uma paisagem pode desaparecer em décadas, pela meteorização, devido à gestão imprudente dos solos.

Os produtos de meteorização desenvolvem-se ainda mais através de processos de formação do solo (**pedogénese**), que variam de acordo com o substrato, o clima, a vegetação e a hidrologia. Em Angola são reconhecidos cinco tipos principais de solo, resultantes de processos pedogenéticos distintos. Alguns dos termos aqui introduzidos são definidos no Capítulo 2.3.7.

- Os solos **lateríticos** são comuns em todos os **trópicos húmidos** do mundo onde a precipitação excede a evaporação. A rápida meteorização química das rochas e dos minerais resulta de um clima quente e húmido, com a lixiviação de nutrientes dos solos. Este tipo de solos caracteriza-se por baixa matéria orgânica, **eluviação** elevada e falta de estrutura do solo. Eluviação é o movimento de material mineral e orgânico dissolvido de uma camada num perfil do solo para outra camada. Os óxidos de ferro e alumínio (**sesquióxidos**) não são lixiviados e acumulam-se, como mostra a cor vermelha (através da oxidação do ferro) nos solos **ferralíticos** (ferrassolos – que incluem solos lateríticos) que dominam em grande parte do planalto angolano. Ao longo dos milhões de anos em que os solos se formaram nas extensas superfícies de aplanção do planalto africano, os **duricrusts** foram sendo formados através de processos químicos. Estes ocorrem na superfície do solo, ou pouco abaixo, e podem ter desde centímetros a vários metros de espessura. São resistentes à penetração da água por serem **endurecidos**

(resistentes à meteorização). Os três tipos mais comuns são **laterites**, **calcretos** e **silcretos**.

- Os solos **calcificados** ocorrem em climas subtropicais semiáridos, onde a evaporação excede a precipitação e onde o lençol freático flutua ao longo das estações do ano. A evaporação provoca um movimento ascendente de sais alcalinos dissolvidos, geralmente carbonato de cálcio, a partir das águas subterrâneas. O movimento ascendente é contraposto por um movimento descendente à medida que a água da chuva passa os sais para baixo do perfil do solo. Isto resulta numa suave lixiviação e eluviação, originando um solo de cor clara. Uma camada de “**hard-pan**” ou **calcreto** pode então ser formada no subsolo. Os pavimentos de calcreto ocorrem em grande parte das peneplanícies costeiras das províncias de Benguela e do Namibe. O **silcreto** é formado de modo semelhante, quando a areia e o cascalho são ambos cimentados por sílica dissolvida. Os silcretos encontram-se tanto nos **arenossolos** arenosos costeiros como nos do interior.
- Os solos **salinizados** seguem o processo evaporativo descrito para a calcificação, mas com os sedimentos de sal acumulados à superfície. Estes tipos de solo ocorrem por regra em regiões áridas, onde a evaporação excede a precipitação, com um saldo de água negativo, em especial quando bacias de drenagem interna (**endorreicas**) recebem água rica em minerais, como o Etosha Pan, na Namíbia. Exemplos de salinização podem ser vistos em Gunza, no Parque Nacional da Quiçama (Figura 2.3.3) e ao longo do vale do Curoca, no Namibe.
- Os **espodossolos** são solos geralmente encontrados nos climas frios e húmidos das zonas temperadas, onde a precipitação excede a evaporação e onde as florestas coníferas dominam, resultando em solos acídicos, fortemente lixiviados, com um horizonte E branco/cinza e um horizonte B castanho-escuro. A acumulação de matéria orgânica cria uma solução de solo fortemente ácido que resulta numa forte lixiviação de catiões, incluindo os sesquióxidos de alumínio e ferro do solo superior. Os espodossolos apresentam normalmente uma tênue camada cinzenta a branca no horizonte A, com um horizonte B de ferro escuro (ferrihumic). Em Angola, os espodossolos ocorrem nas zonas húmidas de vales húmidos e frescos das regiões mais altas do Bié e do Huambo.



Figura 2.3.3 Perfil de solo em Gunza, no Parque Nacional da Quiçama, ilustrando a formação de solos em condições climáticas em mudança. O perfil superior é muito provavelmente o de um cambissolo, formado pelos sedimentos coluviais de material arrastado das colinas próximas. O perfil branco inferior contém cloreto de sódio, trazido ao de cima pela acção capilar de um riacho adjacente durante as longas estações secas. O horizonte de sal profundo pode ter-se acumulado durante um período árido do Pleistocénico, com o horizonte coluvial a formar-se num período mais húmido. Fotografia de António Martins.

- Os **gleissolos** ocorrem em áreas mal drenadas, em que predomina o barro, tais como zonas húmidas e sopés das encostas em locais de elevada precipitação, onde a decomposição de abundante matéria orgânica é muito lenta e os ácidos orgânicos se acumulam. Sob condições anaeróbicas, os óxidos de ferro encontram-se na sua forma ferrosa reduzida, que é preta (e não em solos oxigenados com óxido férrico vermelho), resultando numa coloração preta a azulada e num odor característico a “ovo podre”. Extensas áreas de gleissolos ocorrem nas províncias do Moxico e do Cuando Cubango, como a planície de Bulozzi.

2.3.3 Relação solo/água

DISPONIBILIDADE DE ÁGUA

A água é essencial para a vida na Terra. Água a mais ou a menos pode ser fatal. A maior parte das plantas (e animais) são em grande parte compostas por água, mas, ainda que próxima dos 95% da massa vegetal, a água dentro de uma planta representa, em qualquer momento, uma pequena fracção da que passa através de si durante o crescimento, transportando nutrientes e fornecendo uma superfície húmida para a transferência de gases em

fotossíntese. O dióxido de carbono entra numa planta através de pequenos poros (**estomas**) nas folhas, permitindo, simultaneamente, que a humidade e o oxigénio escapem durante a fase de respiração da fotossíntese. Espera-se que um equilíbrio perfeito, entre os processos de troca de gás e humidade durante a transpiração, a fotossíntese e a respiração, seja alcançado. O solo é o meio que mantém e disponibiliza água aos organismos vivos.

O solo drena a chuva que cai sobre a superfície, mas, contrariando a gravidade, grande parte dela é retida por **forças capilares**. O tamanho e a distribuição dos poros do solo determinam a passagem da água da chuva através do perfil do solo. A penetração feita por **infiltração** pode ser rápida em solos arenosos, com poros grandes, mas lenta em solos argilosos. Os solos de argila apresentam poros muito finos e retêm muito mais humidade por unidade de volume do que os solos arenosos. Porém, o maior teor de água dos solos argilosos não significa uma maior disponibilidade de água para as plantas. A humidade nos solos argilosos é firmemente retida pela **tensão superficial** dos grãos finos e pela ligação química, não sendo, como tal, tão acessível aos filamentos das raízes das plantas como o é a humidade nos solos arenosos. As plantas que crescem em solos argilosos podem sofrer de **seca fisiológica**, incapazes de aceder à humidade retida pelas fortes **forças capilares** das partículas de argila fina.

ESPAÇOS POROSOS EM ARGILAS E AREIAS

Se os espaços porosos estiverem a transbordar, o solo está **saturado**. Se os espaços porosos permanecerem cheios após a drenagem do excesso de chuva, com a **água capilar** retida dentro do perfil pelas forças capilares, diz-se que o solo está na **capacidade de campo** – medida como o peso da água retida no solo, expressa como uma percentagem do peso do solo seco. Regra geral, o espaço poroso aumenta à medida que os solos se tornam mais finos. Os solos argilosos, com até 60% de espaço poroso por volume, têm uma capacidade de campo superior à dos solos arenosos, com 30% de espaço poroso. A água perde-se do perfil do solo para o **lençol freático** por drenagem gravitacional, pela transpiração das plantas em crescimento e por evaporação.

A perda por evaporação dos solos arenosos é limitada pela sua textura grossa, e a água abaixo dos 30 cm de profundidade no solo arenoso está razoavelmente protegida contra tais perdas. Em contrapartida, a maior

capacidade de retenção de água dos solos de textura mais fina (argila) resulta na retenção da água mais próxima da superfície do solo, o que leva a uma perda maior devido à evaporação, apresentando assim menos disponibilidade à absorção de plantas. Os solos argilosos são, por regra, mais secos e têm menos oxigénio do que os solos arenosos. As argilas expandidas (comuns em climas mais secos, como as terras de Catete, na Quiçama), restringem mais a infiltração de água do que os ferrassolos do clima mais húmido das savanas de miombo mésicas.

Assim que a água capilar deixa de estar disponível para uma planta, atinge o seu ponto de emurchecimento (*wilting point*). A diferença na quantidade de água retida no solo na capacidade de campo e no ponto de emurchecimento é conhecida como a **capacidade** de água disponível do solo. A textura do solo determina assim a capacidade de água disponível. As argilas têm um volume de área de superfície maior do que a dos solos arenosos, retendo, por isso, mais a humidade do que as areias (Figura 2.3.4).

MOVIMENTO DA ÁGUA DO FILAMENTO DAS RAÍZES AO ESTOMA DA FOLHA

Dentro da planta, o estado da água é expresso em termos da pressão de turgescência – que é a pressão exercida pela água na célula contra a parede celular. O ponto de emurchecimento ocorre quando o turgor cai em resposta à desidratação dentro do xilema da planta. As plantas têm de retirar água do solo, através das suas raízes, caules e rebentos, de modo a reterem a turgescência. O gradiente em água ao longo do contínuo solo/planta/atmosfera é medido como **potencial de água**. Simplificando, se a atmosfera que rodeia a folha estiver saturada (humidade relativa a 100%) e o solo estiver na capacidade de campo, o gradiente do potencial de água é zero.

Se o gradiente aumenta, com a perda de água através dos estomas das folhas, uma transferência de água ocorrerá ao longo do gradiente da área de maior potencial de água para a área de menor potencial, do solo aos filamentos das raízes e às folhas. À medida que a água disponível no solo diminui, o gradiente potencial de água entre o solo/planta/atmosfera aumenta. O estoma da folha acaba por fechar até que o potencial de água do solo volte a aumentar. A capacidade de maximizar a fotossíntese ao mesmo tempo que minimiza a perda de água através de estomas (transpiração) varia muitíssimo entre plantas que crescem em diferentes ambientes. À proporção de carbono fixado, através da fotossíntese, à água perdida por

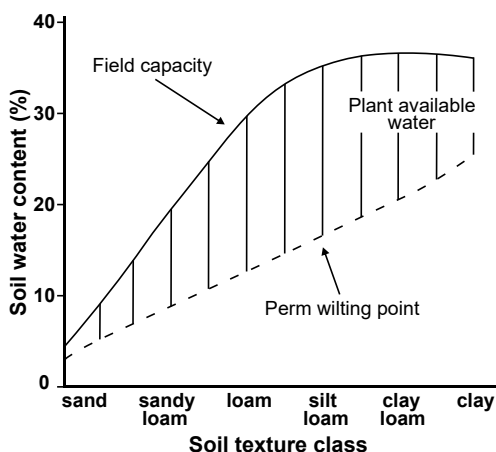


Figura 2.3.4 Água disponível em plantas de solos diferentes no ponto de emurchecimento permanente e na capacidade de campo. Os solos diferem em textura, de areia grossa a argila fina. A água disponível na planta é definida como a diferença entre a capacidade de campo e o ponto de emurchecimento. Tanto a capacidade de campo como o ponto de emurchecimento aumentam de solos de textura grossa para fina, e a maior capacidade de água disponível encontra-se nos solos de textura intermédia.

via da transpiração chama-se **eficiência do uso da água**. Como descrito no Capítulo 3.2.2, as ervas C_4 são mais eficientes em termos de água do que as ervas C_3 , contribuindo para o sucesso das ervas C_4 em savanas tropicais secas sazonalmente.

RESPOSTAS À SAZONALIDADE DA PRECIPITAÇÃO

A água disponível regula o acesso de uma planta à humidade e a nutrientes. A sazonalidade da precipitação é uma particularidade do clima de Angola, e é uma característica fundamental da caducidade, seja nas florestas cerradas do Maiombe seja nas savanas mésicas e áridas que compõem a maior parte da vegetação do país. O padrão de Verões quentes e húmidos, e Invernos temperados e secos traz consigo vários meses em que a humidade essencial ao crescimento das plantas é limitada ou está mesmo ausente no solo, podendo, assim, cair abaixo do ponto de emurchecimento por períodos prolongados. Além disso, os nutrientes não podem ser transportados na ausência de água disponível. As árvores criam raízes profundas para aceder à água em profundidade, e raízes finas perto da superfície do solo para absorção de nutrientes. Esta estratégia de enraizamento dimórfico contribui também para a utilização de raízes superficiais na absorção de água na estação das chuvas e para que as raízes profundas recorram a recursos mais profundos durante a estação seca. Como outra estratégia de conservação, as árvores em savanas mésicas (miombo) conservam nutrientes passando-os das suas folhas para os seus ramos terminais antes da queda

das folhas, o que ocorre geralmente antes das primeiras chuvas. Nas savanas méxicas, a queda das folhas é imediatamente seguida por uma torrente de novas folhas, tornada possível pelo recurso a reservas de água cativas no interior da planta e com o novo crescimento a dar-se antes das chuvas.

INTERSECÇÃO DAS CHUVAS

É importante notar que árvores, gramíneas e folhada têm um impacto importante na quantidade de água que chega à rizosfera. O processo pelo qual as plantas redistribuem a chuva que sobre elas cai (através da evaporação ou da escorrência pelos caules) é conhecido como **intersecção**. Um exemplo dos efeitos da intersecção na gestão da água da savana méxica em solos arenosos é retirado do Savanna Ecosystem Project, em Nylsvley (Scholes & Walker, 1993). Neste estudo de campo, do total da precipitação recebida 47% evaporou-se da superfície do solo; 36% perdeu-se por transpiração (árvores 21%, gramíneas 15%); 15% perdeu-se por evaporação da intersecção (por árvores 6%, gramíneas 3% e folhada 7%); e apenas 1% se infiltrou no lençol freático. Não se perdeu água para escoamento em solos arenosos. O estudo demonstrou que em savanas de folhas largas, apenas um terço da precipitação recebida é dada como perdida através dos processos metabólicos da planta via transpiração, com o resto a perder-se na evaporação das superfícies de plantas, folhadas e solos.

2.3.4 Composição química do solo e níveis de nutrientes

MACRO E MICRONUTRIENTES

A água no solo fornece o meio em que os químicos se dissolvem para formar uma solução de nutrientes permutáveis, disponíveis para serem absorvidos pelas plantas. Tanto a água como os nutrientes derivados de minerais são extraídos do solo pelos filamentos das raízes. Os sistemas radiculares são concebidos para procurar quer água quer nutrientes, de acordo com a sua distribuição no perfil do solo. Alguns nutrientes são necessários em grandes quantidades. Estes são chamados **macronutrientes** e incluem carbono (C), hidrogénio (H), oxigénio (O) – (os componentes básicos de toda a matéria orgânica), azoto (N), cálcio (Ca), fósforo (P), magnésio (Mg), enxofre (S) e potássio (K). O azoto é fixado por organismos vivos a partir do azoto atmosférico e não é derivado do material parental geológico dos solos.

Os **micronutrientes** (os oligonutrientes) são necessários ao crescimento da planta em quantidades muito pequenas e incluem cloro (Cl), ferro (Fe), manganês (Mn), boro (B), cobre (Cu), molibdénio (Mo), zinco (Zn) e níquel (Ni). Em concentrações elevadas, alguns micronutrientes, como o cobre e o alumínio, podem ser tóxicos ao crescimento das plantas.

IÕES: CATIONES POSITIVOS E ANIÕES NEGATIVOS

Os nutrientes compreendem partículas carregadas de forma oposta conhecidas como iões: os que têm uma carga positiva são os **cátions** (tais como cálcio Ca^{2+} , magnésio Mg^{2+} , potássio K^+ , sódio Na^+ e amónio NH_4^+); os que têm carga negativa são os **aniões** (cloreto Cl^- , nitrato NO_3^- , fosfato PO_4^{3-} , carbonato CO_3^{2-} e sulfato SO_4^{2-}). Estes iões ligam-se a sítios carregados negativa e positivamente em partículas do solo, disponibilizando essa a que se chama **capacidade de troca de iões**. Os agregados de solos minerais ou orgânicos carregados negativamente são chamados **colóides**. Os colóides são os constituintes mais activos do solo e determinam as suas propriedades físicas e químicas. O número total de sítios carregados negativamente, em partículas de argila e matéria orgânica, é referido como a **capacidade de troca catiónica (CTC)**, intimamente ligada ao seu teor total de argila.

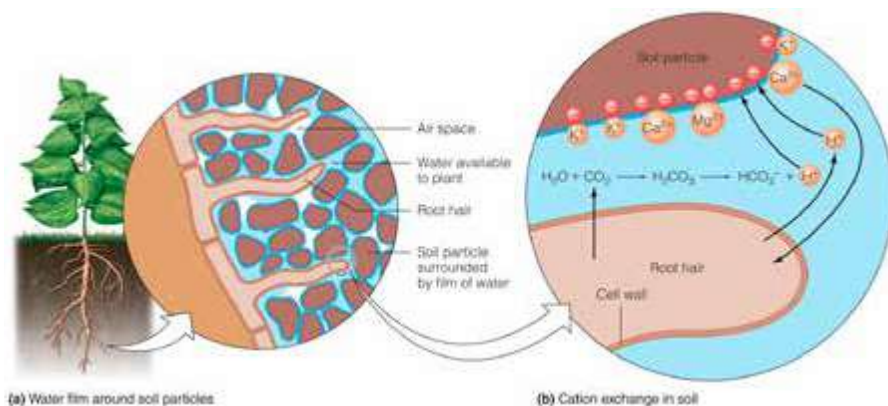


Figura 2.3.5 Processo de troca catiónica nos solos. Os cátions que ocupam as partículas negativamente carregadas no solo encontram-se num estado de equilíbrio dinâmico com cátions semelhantes na solução do solo. Os cátions na solução do solo são continuamente substituídos ou trocados por cátions em partículas de argila e húmus. Os cátions na solução do solo são também recolhidos por plantas e lixiviados em águas subterrâneas e superficiais. A partir de Smith & Smith (2015). *Elements of Ecology* (9th Edition). Pearson, Boston.

A maior parte dos solos contém mais sítios carregados negativamente do que positivamente, resultando em aniões como o nitrato e o fosfato, sendo lixiviados caso não sejam absorvidos pelas plantas. Como a textura do solo e a capacidade de retenção de água, a CTC é uma medida essencial da qualidade agrícola do solo. O processo de troca de catiões nos solos é ilustrado na Figura 2.3.5.

BASES, TEOR DA BASE E LIXIVIAÇÃO

A importância das partículas carregadas negativamente é previrem a **lixiviação** de catiões de nutrientes carregados positivamente (por exemplo, cálcio, magnésio, potássio e sódio). Os catiões são colectivamente conhecidas como “bases” (derivadas da base ou dos metais alcalinos) e perdem-se do ecossistema através da lixiviação. A “**saturação de base**” é a percentagem da capacidade de troca de catiões do solo preenchida com bases. Esta medida diminui com o aumento da precipitação e o aumento da intensidade de erosão, pelo que os solos das savanas áridas têm uma saturação de base mais elevada do que os das savanas e florestas méxicas. Em alguns solos áridos de savana, as bases excedem a CTC e o excesso de sais pode precipitar-se como horizontes de calcreto, salinos ou sódicos.

SOLOS DISTRÓFICOS, MESOTRÓFICOS E EUTRÓFICOS

Uma medida geral das propriedades dos nutrientes do solo é o seu **estado base** (também designado por valor-S) – essencialmente a soma dos seus permutáveis Ca, Mg, Na e K. Os solos **distróficos** (com estado base baixo) apresentam uma soma de Ca, Mg, Na e K permutáveis (em oposição a solúvel) inferiores a 5 milequivalentes por 100 g de argila. Estes solos são altamente lixiviados, como os de grande parte dos sistemas de miombo (savana méxica/distrófica) do planalto de Angola. Os solos **eutróficos** têm um estado de base elevado (catiões permutáveis de mais de 15 meq/100 g de argila). Os solos eutróficos encontram-se geralmente nas planícies áridas do sudoeste de Angola e ao longo da costa – as savanas áridas/eutróficas. Os solos **mesotróficos** têm capacidades de troca entre os 5 e 15 me/100 g de argila (MacVicar *et al.*, 1977). Grande parte da escarpa tem solos mesotróficos, bons para a produção agrícola.

PH DO SOLO: MEDIDAS DE ACIDEZ E BASICIDADE

Uma característica importante do solo é a do **pH**, uma medida de **acidez** ou de **basicidade**, controlada pela sua CTC. As águas pluviais e os ácidos provenientes da matéria orgânica no solo aumentam a concentração de iões de hidrogénio no solo e deslocam outros catiões, como o cálcio nos locais de troca do solo. O aumento dos iões de hidrogénio em relação a outros catiões faz com que o solo se torne cada vez mais ácido. O pH do solo é definido como o logaritmo negativo da concentração de iões de hidrogénio. O pH do solo varia entre pH 3 (extremamente ácido), pH 7 (neutro) e pH 9 (fortemente alcalino). Os solos ácidos, como a maior parte dos solos do planalto e do interior angolano, possuem elevados níveis de catiões de alumínio permutáveis que podem atingir concentrações tóxicas para as culturas agrícolas. A toxicidade do alumínio danifica os sistemas das raízes das plantas, reduzindo a sua capacidade de absorção de nutrientes. Os solos neutros, ou ligeiramente alcalinos, desenvolvem-se a partir dos calcários, como os que se encontram ao longo de partes da faixa costeira, onde sedimentos marinhos das bacias do Cuanza e de Benguela ocupam grandes áreas. A acidez do solo tem uma influência muito forte nas espécies de plantas encontradas não importa onde e nos processos ecológicos envolvidos na formação dos ecossistemas de Angola.

MINERALIZAÇÃO

Nos ecossistemas terrestres, os nutrientes mais importantes para o crescimento das plantas, para a estrutura do ecossistema e para a produção são o azoto e o fósforo. Estes encontram-se na forma orgânica (como parte de moléculas à base de carbono), em plantas mortas e na matéria animal. Esta ligação com o carbono precisa de ser quebrada (mineralizada) para que N e P sejam libertados como N e P inorgânicos, e, como tal, se tornem disponíveis para absorção por organismos de forma iónica. A **mineralização** domina tanto os ciclos de azoto como os de fósforo nas savanas e é, por sua vez, controlada pela disponibilidade de água e temperatura. Scholes & Walker (1993) consideram que o elo fundamental entre a precipitação e a produção primária nas savanas, como o ecossistema de folha larga da *Burkea africana* em Nylsvley (que é uma espécie importante de miombo), opera provavelmente através da influência da disponibilidade de água nos ciclos de azoto e fósforo, que, por sua vez, determinam o ciclo de carbono e, assim sendo, a fotossíntese e a

produtividade primária. As interações entre a luz, a água, o solo, os produtos químicos, as propriedades físicas, a estrutura vegetal e o crescimento, e as comunidades microbianas que impulsionam os processos de mineralização, demonstram a complexidade até do ecossistema mais simples. O papel dos microrganismos no processo de mineralização é discutido no Capítulo 3.2.5.

2.3.5 Solos e crescimento das árvores

Os solos são uma necessidade fundamental para o crescimento de todas as plantas menos para as altamente especializadas, como as epífitas e os parasitas. As árvores requerem solos suficientemente profundos para garantir um volume suficiente de raízes para fornecerem água, nutrientes e ancoragem. As árvores requerem, em média, uma profundidade de enraizamento de 7,5 m, os arbustos de 5,1 m, e as gramíneas de 2,6 m. Muitos ferrassolos angolanos têm horizontes endurecidos (*hardpan/duricrust*) a um metro da superfície do solo, limitando o tamanho das árvores que sobre eles podem crescer devido à alternância entre o alagamento durante as chuvas e a desidratação excessiva durante a estação seca. Alguns vertissolos compreendem argilas que ora expandem ora reduzem, o que danifica as raízes das árvores, mas não danifica as raízes superficiais, fibrosas das gramíneas. Os gleissolos são sazonalmente alagados, criando condições anóxicas que impedem o crescimento das árvores. Nas zonas que recebem menos de 250 mm de precipitação anual, dominadas por calcissolos tropicais áridos, estrangulamentos relativamente à água impedem que se estabeleçam mais do que árvores dispersas, excepto nas areias profundas dos rios efémeros que podem suportar pequenos bosques cerrados de acácias altas, figueiras e tamariscos. Mas para a maioria dos solos angolanos, as condições são favoráveis ao crescimento de árvores na ausência de queimadas recorrentes. O papel dos solos na determinação dos padrões de vegetação em Angola será discutido com maior detalhe na Parte IV, especificamente na Caixa 4.3.1. O mais importante para o bem-estar humano de Angola é a manutenção da fertilidade do solo e do seu potencial produtivo. A perda deste potencial sobre grande parte das suas terras mais produtivas é motivo de séria preocupação e um tema que exige que o conhecimento ecológico fundamental se inverta. Os problemas de deterioração do solo e de degradação do terreno são discutidos na Caixa 2.3.1.

CAIXA 2.3.1: INTERACÇÕES HOMEM/AMBIENTE: MEIOS DE SUBSISTÊNCIA E DEGRADAÇÃO DA TERRA

“Quase tudo o que o homem come e veste é derivado, em última análise, de alimentos vegetais retidos no fino envelope da superfície do solo... A boa saúde desta camada é, portanto, de importância vital para a prosperidade da humanidade.”

Elsbeth Huxley (1937)

As palavras de Huxley, e a sua descrição dos problemas e processos relacionados com a má gestão dos terrenos, são tão pertinentes hoje como o eram há mais de 85 anos. Com efeito, o Relatório Especial do IPCC sobre Alterações Climáticas, Desertificação, Degradação da Terra, Gestão Sustentável dos Solos, Segurança Alimentar e Fluxos de Gases com Efeito de Estufa nos Ecossistemas Terrestres (IPCC 2019) ecoa as suas palavras.

O relatório do IPCC conclui que a degradação dos solos é galopante por toda a África e ocorre em 46% da sua área total. A degradação dos solos e as alterações climáticas reforçam-se mutuamente, traduzindo-se em graves implicações para a segurança alimentar, a biodiversidade e o sustento em África. Os principais motivos da degradação dos solos incluem o crescimento demográfico, os deslocamentos sociais causados por conflitos, a gestão inadequada dos solos, a desflorestação, a agricultura itinerante, a insegurança da propriedade da terra e as características intrínsecas dos solos frágeis. Além disso, a mudança do uso dos solos através do desmatamento das florestas é uma das principais fontes de emissões de gases com efeito de estufa, tanto da biomassa vegetal como do carbono orgânico do solo. Todas estas conclusões do IPCC se aplicam a Angola.

A **degradação dos solos** refere-se à perda da sua capacidade produtiva, caracterizada pela perda da sua fertilidade, biodiversidade e pela deterioração global dos seus recursos naturais. A **erosão do solo** é uma componente fundamental de degradação do solo e envolve a deslocalização e perda de solo dentro ou a partir de um campo, um declínio na matéria orgânica, na estrutura do solo, no teor de nutrientes e na fertilidade do solo. É uma das maiores ameaças à capacidade de produção e sustentabilidade da agricultura e dos meios de subsistência rurais. Pode ser feita uma distinção entre **desflorestação** (em que as árvores são eliminadas de uma determinada área) e **degradação** dos bosques ou florestas (onde as árvores

são removidas selectivamente para madeira de construção, produção de carvão ou outros usos).

Têm sido poucos os estudos realizados em Angola, a nível das províncias, sobre a degradação da terra e a erosão dos solos, e os seus impactos socioeconómicos. Contudo, a utilização de imagens de satélite tornou possível algumas medidas gerais. Schneibel *et al.* (2018) e Mendelsohn (2019) facultam sínteses de conhecimento disponível e demonstram a deterioração generalizada do coberto florestal e a propensão para a erosão dos solos em Angola. Embora grande parte do planalto do Huambo, Bié e Huíla tenha sido desbravado na era colonial, para a agricultura, a taxa de desflorestação acelerou desde a independência, em particular desde os acordos de paz de 2002, após o qual muitos povos rurais deslocados regressaram às suas propriedades de origem. A constatação de que a cobertura florestal no Huambo caiu de 78%, em 2002, para 48%, em 2015, é deveras alarmante (Palacios *et al.*, 2015). Tendências semelhantes estão a ser testemunhadas em todas as províncias do norte, centro e sudeste.

A agricultura de subsistência em pequena escala por parte das comunidades rurais baseia-se no processo de agricultura itinerante (derrube e queima). Devido à pressão sobre as terras no planalto densamente povoado, não é dado tempo aos campos cultivados para que recuperem, entre plantações, as suas reservas de nutrientes e de carbono. A mudança na tradição de uma agricultura itinerante para culturas semipermanentes e permanentes, alimentadas pelas chuvas, está a contribuir para o esgotamento dos nutrientes do solo e para a diminuição do potencial de produção alimentar. Para além do milho, as queimadas regulares dizimam a vegetação que protege a superfície do solo da erosão causada pelo vento e pela chuva. O resultado é a perda rápida de produção alimentar, a perda de rendimentos gerado pelas colheiras e o aumento dos níveis de pobreza rural.

Numa análise detalhada das imagens do Landsat entre 1989 e 2013, Schneibel *et al.* (2016) encontraram um aumento constante na área de floresta desbravada, sobretudo para a produção de milho, no centro de Angola. A redução de serviços do ecossistema prestados pela mata de miombo é grave. Schneibel *et al.* (2016) concluíram que, durante o período entre 2009 e 2013, a remoção de 961 000 t de biomassa florestal por ano resultou numa cultura de milho de 1240 t por cada ano de produção (4 anos) de campos cultivados. A contrapartida negativa entre a desflorestação e a

produção alimentar, recorrendo a métodos agrícolas insustentáveis, é motivo de preocupação.

O problema geral da degradação dos solos rurais não é tão grave como o das povoações urbanas, o desenvolvimento de infra-estruturas e da mineração a céu aberto. Muitas cidades angolanas enfrentam crises regulares quando a má gestão das águas pluviais resulta em ravinas e desfiladeiros em rápido crescimento. As povoações informais de alta densidade (*musseques*) são as mais gravemente afectadas por inundações, erosão e deslizamentos de terra. No entanto, os níveis mais extremos de erosão do solo encontram-se nas zonas de extracção de diamantes da Lunda Norte, onde um século de exploração mineira descontrolada e desvio de rios originou vastas áreas de erosão e o derrame anual de milhões de toneladas de areia e de sedimentos nos afluentes do Congo, destruindo ecossistemas aquáticos vulneráveis e colocando em risco as comunidades humanas.

As consequências socioeconómicas de uma legislação deficitária, de má gestão dos solos e de falta de conhecimento e informação geral sobre os processos de conservação dos solos e da agricultura sustentável levam a uma crise nacional. Apontam para a necessidade urgente de investigação agro-ecológica ao nível da paisagem e para a formação de todos os utilizadores e administradores dos recursos do solo de Angola.

2.3.6 Classificação dos solos

Os solos, assim como as rochas, as plantas e os animais, foram classificados numa hierarquia de tipos. Foram classificados segundo critérios universalmente acordados em **Formas** e **Séries** – vagamente análogos às Ordens e Famílias Biológicas. Como acontece com os biomas e os ecossistemas, um conjunto de termos um pouco confusos tem sido utilizado por pedólogos de diferentes países para solos semelhantes. Felizmente, a Organização das Nações Unidas para a Alimentação e Agricultura (FAO) desenvolveu um sistema internacional de classificação padrão dos solos e um mapa dos solos de África (Jones *et al.*, 2013). A FAO reconhece 32 **Grupos de Solo de Referência** (RSG) como o nível mais elevado de classificação. O nível de classificação seguinte utiliza um conjunto de qualificações principais

e suplementares. Angola tem representantes de 17 grupos, mapeados na Figura 2.3.8, e delineados na Caixa 2.3.2.

2.3.7 Grupos-chave dos solos de Angola

A história geológica e a génese dos solos de Angola são complexas e inter-relacionam-se e, como descrito anteriormente, são influenciadas pela chuva, drenagem, evaporação, vento e acção do tempo, bem como pelas propriedades e dinâmicas dos ecossistemas. À escala regional, é importante reconhecer os contrastes acentuados na idade, estratigrafia e composição da estrutura geológica de Angola, como apresentado no Capítulo 2.1, sobre geologia, e na Figura 2.1.5. A predominância de uma vasta faixa de sistemas rochosos cristalinos proterozóicos do Pré-Câmbrico (2700-541 Ma) ao longo da margem ocidental do país, com os sistemas de areia do Calaári (66 Ma até ao presente) a ocupar a maior parte da metade oriental, é algo impressionante. A geologia determina as principais divisões do solo. Mais de três quartos do país está coberto por dois principais grupos de solos (arenossolos e ferralsolos), ocasionando assim, para sua compreensão, uma introdução essencial à classificação do solo angolano.

As características de Referência da FAO relativamente aos Grupos de Solo de Angola, mapeadas na Figura 2.3.8, encontram-se resumidas na Caixa 2.3.2. Segue-se um perfil mais abrangente dos principais grupos.

ARENOSOLOS

O principal grupo de solos de Angola compreende arenossolos arenosos (*solos psamíticos*) que cobrem mais de 53% do país. Estas areias são características dominantes de três grandes paisagens: as dunas do deserto do Namibe; as “terras vermelhas do musseque” da faixa costeira a norte do Sumbe (Figura 2.3.6); e a vasta bacia do Calaári. A maior parte dos arenossolos situa-se a leste, aproximadamente a 18° de longitude, compreendendo as areias eólicas (depositadas pelo vento) da **bacia do Calaári** – que cobrem quase 50% de Angola e que escondem quase todas as formações geológicas subjacentes. A bacia do Calaári, que se estende por 2500 km desde o Cabo, a sul, até à bacia do Congo, a norte, e que atinge os 1500 km de largura, é o maior corpo contínuo de areia do mundo. As areias da bacia do Calaári foram depositadas pelo vento e pela água ao longo dos

últimos 66 milhões de anos, com as camadas superiores a aparentarem uma idade mais recente, talvez tão recente quanto os últimos 5-2 Ma. Compostas por grãos de quartzo, com muito pouca matéria orgânica acumulada, apresentam uma fertilidade muito baixa, são ácidas e têm pouca capacidade de retenção de água. As águas que atravessam as vastas bacias do Congo, Cubango e Zambeze, e que drenam as areias do Calaári, são, assim, extremamente puras. Como os nutrientes minerais estão concentrados no húmus da zona da raiz das árvores e das gramíneas nos 20-50 cm superiores do solo, a remoção da vegetação para efeitos de plantação resulta, inevitavelmente, em perda de fertilidade e do valor ecológico e económico (Ucuassapi & Dias, 2006).



Figura 2.3.6 Um representante típico dos arenossolos “terras de musseque” do planalto de Luanda. É de notar a ausência de horizontes de diagnóstico claros no perfil do solo. Fotografia de António Martins.



Figura 2.3.7 Perfil ferralítico que ilustra um solo desgastado, com a presença de pisolites (grãos concrecionários), e com uma formação escura de laterite na base. Wako Kungo, província de Cuanza Sul. Fotografia de António Martins.

FERRALÍTICOS

O terreno mais elevado da metade ocidental de Angola (o maciço antigo) é dominado pelo segundo maior grupo de solos, **os ferralíticos**, que derivam de rochas cristalinas subjacentes (gnaisses, granitos, sedimentos metamorfoseados do complexo basal do Pré-Câmbrico, xistos, calcários e quartzos do sistema do Congo ocidental). Os ferralsolos são profundos, inférteis e denominam-se argilas de “baixa actividade”, como as **caulinites** e outros óxidos de alumínio. Os ferralsolos cobrem cerca de 23% de Angola. Os solos apresentam, na sua maioria, baixa capacidade de retenção de água. Os ferralsolos têm geralmente vários metros de espessura, com limites difusos do horizonte do solo (Figura 2.3.7). O quartzo é o mineral primário. A maioria dos ferralsolos são argilosos, consequência de um estado avançado de erosão. A presença de microagregados (partículas compostas por materiais minerais, orgânicos e bióticos ligados durante a formação do solo) explica a excelente porosidade, a boa permeabilidade e as elevadas taxas de infiltração dos ferralsolos. A boa permeabilidade e a microestrutura estável tornam este tipo de solos menos susceptíveis à erosão do que a maior parte dos outros solos tropicais. Os minerais dissolvidos estão ausentes e a retenção de cationes é fraca. Sob a vegetação natural, alguns elementos absorvidos pelas raízes acabam por ser devolvidos às folhas e a outros detritos vegetais que caem à superfície. Mas a maior parte desses nutrientes absorvidos é mantido nas árvores vivas. Assim, quase todos os nutrientes vegetais disponíveis no solo (e raízes vivas) estão concentrados na camada superior do solo, entre os 10 e 50 cm. Embora os ferralsolos possuam boas propriedades físicas, a sua baixa fertilidade natural é um sério desafio à nutrição vegetal e à produção de culturas na ausência de fertilizantes agrícolas. A adição de cal é utilizada para aumentar o valor do pH da superfície do solo, para combater a toxicidade do alumínio e para aumentar a capacidade de troca catiónica do solo. Os solos ferralíticos têm caracteristicamente um tom avermelhado, laranja ou amarelo (Figura 2.3.7) devido à oxidação do seu alto teor de ferro e alumínio, o que contribui também para a presença de **ferricreto/laterite** em muitas áreas de horizontes endurecidos, um ou dois metros abaixo da superfície, impedindo a penetração de raízes e água, e resultando na formação de extensas áreas de laterite.

Estes dois grupos de solo de baixa fertilidade (arenossolos e ferralsolos) cobrem mais de 76% do país. Apesar do nível adequado de precipitação

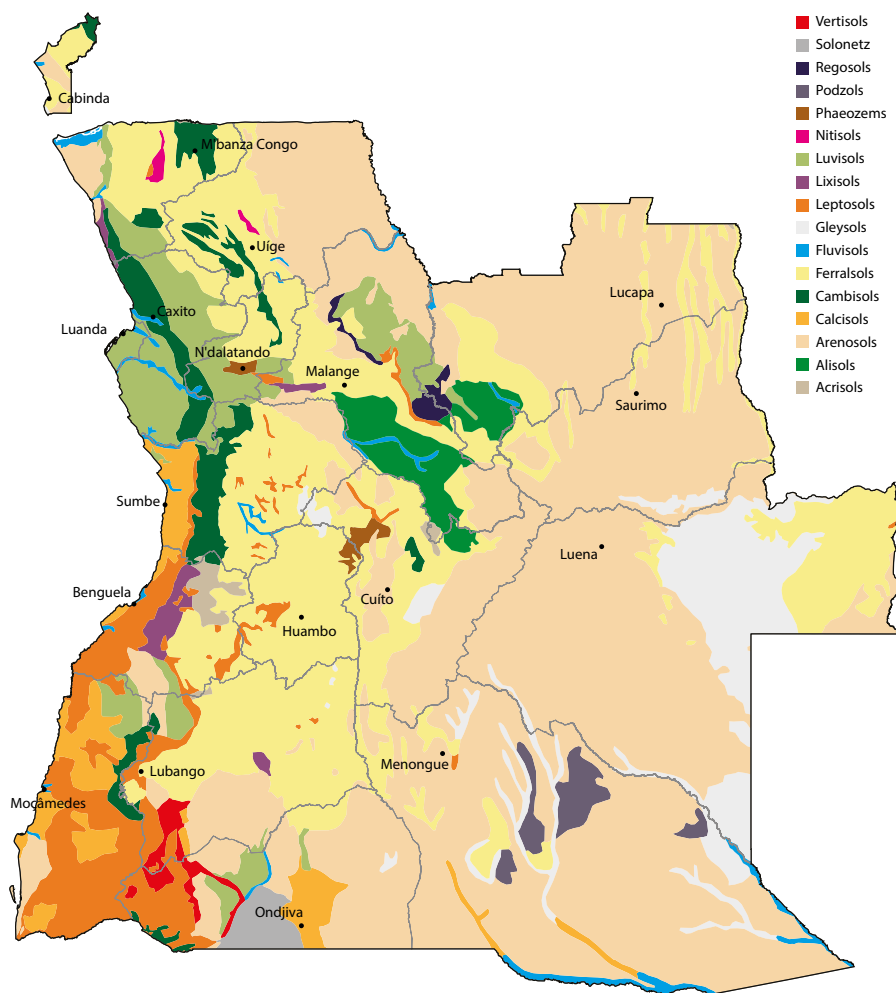


Figura 2.3.8 Esboço dos principais tipos de solo de Angola (retirado do Mapa dos Solos de África, da FAO), ilustrando o domínio dos arenossolos na metade oriental do país, e dos ferralsolos nos planaltos ocidental e central. A partir de Huntley (2019), baseado em Jones *et al.* (Eds.) (2013). *Atlas dos Solos de África*. Comissão Europeia, Serviço de publicações da União Europeia, Luxemburgo.

sobre grande parte de Angola, a produção agrícola enfrenta os desafios da baixa fertilidade dos solos. Os solos são ácidos e têm elevados níveis de silício, que não é um nutriente vegetal. Os tipos de vegetação natural, que cobrem tanto arenossolos como ferralsolos – predominantemente matas de miombo –, adaptam-se bem a estas condições do solo, e a paisagem

não transformada confere-lhe a aparência ilusoriamente enganadora de grande vitalidade e exuberância. Estes solos dominam a antiga superfície lixiviada de aplanção africana do planalto centro-africano, datando do longo período de estabilidade após a separação do Gondwana. Para o resto de Angola, a elevação e a incisão deixada pelos rios durante o ciclo de erosão pós-africano rejuvenesceram os substratos do solo, produzindo solos potencialmente mais ricos, em geral nas paisagens mais baixas e jovens de vales mais quentes e secos. Os processos de erosão expuseram rochas de origem vulcânica, como basaltos, gabros e doleritos, originadores de solos com elementos minerais que sustentam o crescimento de plantas, com argilas de “elevada actividade” como a **montmorilonite**. Os solos mais jovens apresentam habitualmente um nível de nutrientes maior, contudo, ocorrem sobretudo nas paisagens de menor elevação e mais secas de Angola, exigindo, assim, irrigação para a produção agrícola.

LEPTOSSOLOS, CALCISSOLOS E CAMBISSOLOS

Os restantes 24% da cobertura do solo de Angola incluem uma vasta gama de tipos de solo, em substratos geológicos específicos ou posições na paisagem. Em termos de cobertura, o terceiro maior grupo de solos, ocupando 6% de Angola, são os leptossolos ou regossolos superficiais (*litossolos*) de colinas rochosas e planícies de cascalho, mais extensos no sudoeste árido. Outros tipos importantes de solo, descritos na Caixa 2.3.2, incluem os luvisolos, os calcissolos e os cambissolos (*solos calcários*, *solos calcialíticos*), que fornecem solos férteis para as culturas (incluindo as “florestas cafeeiras” da Zona de Escarpa); fluvisolos aluviais (*solos aluvionais*) em linhas de drenagem com alto teor orgânico e elevada capacidade de retenção de água, adequados a culturas, desde que não estejam alagadas; argilas de gleissolos (*solos hidromórficos*), geralmente acídicas e alagadas e, por vezes, muito extensas, como em planícies alagadas sazonalmente, como a planície de Bulozhi.

CAIXA 2.3.2: GRUPOS DE SOLOS DE REFERÊNCIA (RSGS) REPRESENTADOS EM ANGOLA

(Nomes portugueses, de acordo com Diniz, 1991)

- **Leptossolos** (*Litossolos*) – solos com uma profundidade de perfil muito superficial (indicando pouca influência dos processos de formação do solo). Contêm frequentemente grandes quantidades de cascalho. Extensos na zona árida do sudoeste.
- **Solonetz** (*juntamente com arídicos tropicais*) – solos argilosos densos, fortemente estruturado, apresentando uma alta proporção de Na adsorvido e, também, em alguns casos, iões Mg. Os solos solonetz que contêm carbonato de sódio (Na_2CO_3) são fortemente alcalinos ($\text{pH} > 8,5$). São também conhecidos como solos sódicos.
- **Vertissolos** (*barros*) – estas argilas pesadas são conhecidas como Terras de Catete na Bacia Sedimentar do Cuanza, norte e sul de Luanda. Compreendem argilas alcalinas ou argilas salinas montmorilonites que encolhem e expandem. Estes solos quando secam formam grandes rachas desde a superfície. Encontram-se em grandes áreas na Quiçama, onde estão cobertos por um prado monoespecífico, alto e denso, de *Setaria welwitschii*.
- **Gleissolos** (*hidromórficos*) – este tipo de solo cobre as extensas planícies de Bulozzi do Moxico e outras planícies da vasta rede de rios de Angola. Os gleissolos são muito mais abundantes e consideravelmente distribuídos do que os dados mapeados indicam, pois ocorrem como faixas estreitas na parte inferior das paisagens ondulantes que cobrem a maior parte do interior angolano. Estas zonas são demasiado estreitas para serem mapeadas à escala nacional. Os solos hidromórficos podem ficar saturados por longos períodos, levando à redução de oxigénio e resultando num solo anaeróbico. Estes processos de oxidação/redução (redox) removem o ferro, deixando a camada gleica desprovida da coloração castanha e vermelha, normalmente derivada do ferro. A camada de horizonte A, mais alta, é rica em matéria orgânica e pode atingir os 50 centímetros de espessura. Esta camada superior é também relativamente fértil e bem-adaptada à produção de culturas em pequena escala.
- **Espodossolos** – estes solos inférteis (*podzols*) encontram-se geralmente nas regiões temperadas húmidas do mundo. Em Angola, os espodossolos

encontram-se nas nascentes superiores dos grandes sistemas fluviais das areias do Calaári. Estes espodossolos desenvolveram-se sob a influência de húmus acídicos em prados com lençol freático elevado e zonas húmidas, nas províncias do Bié, Moxico e Cuando Cubango. Os solos têm um horizonte eluvial lixiviado e baixa capacidade de troca catiónica, apresentando, habitualmente, laterites de subsuperfície impermeáveis, formadas pela migração vertical de óxidos de ferro e alumínio.

- **Nitissolos** (*paraferalíticos*) – solos tropicais avermelhados, profundos, bem drenados, encontrados sobretudo ao nível de terras montanhosas, sob vegetação de floresta ou de savana, no Zaire e no Uíge. Contam-se entre os solos mais produtivos dos trópicos húmidos.
- **Ferralssolos** (ferralíticos) – o grupo dominante dos solos do planalto ocidental, típico dos solos de terra batida avermelhada dos trópicos, com um estado de base baixo e argilas de caulino, e alto teor de sesquióxidos e fertilidade limitada. As laterites são comuns.
- **Phaeozems** – Solos jovens de prados húmidos, porosos, escuros, ricos e férteis, dentro de miombo.
- **Calcissolos** (*calcários; arídicos tropicais*) – solos caracterizados por uma camada de carbonato de cálcio translocado – macio e coberto de pó ou duro e cimentado. Cobrem grande parte da Bacia Sedimentar do Cuanza, para além das planícies costeiras e interiores do Namibe (muitas vezes como pavimentos de calcreto, entremeado com gipso) e Baixo Cunene, e para o norte ao longo da escarpa. A translocação de carbonato de cálcio do horizonte de superfície para uma camada de acumulação, a alguma profundidade, é o processo de formação do solo mais proeminente nos calcissolos, e é comum encontrar o horizonte de superfície total ou parcialmente descalcificado. Os calcissolos contêm apenas 1-2% de matéria orgânica, mas são ricos em nutrientes vegetais. O pH é quase neutro à superfície, mas ligeiramente mais elevado a uma profundidade de 80-100 cm, onde o teor de carbonato pode atingir os 25%.
- **Acrissolos** – solos ácidos fortemente erodidos com baixa saturação de base, no miombo. Estes solos formam-se, geralmente, em superfícies antigas com topografia ondulante, e em regiões com um clima tropical húmido. Os acrisolos são caracterizados pela predominância de argilas de caulino e pelo défice geral de minerais de base ou de catiões, bem como de grande parte dos outros minerais que foram lixiviados. O ferro

e o alumínio são exceções. Os níveis de nutrientes vegetais são baixos e a toxicidade do alumínio limita o crescimento das plantas. É possível haver alguma regeneração dos acrisolos se os campos forem utilizados por períodos curtos (apenas 1-3 anos) e depois deixados em pousio por longos períodos de até dez anos.

- **Lixissolos** (*ferralsíticos*) – solos desenvolvidos em paisagens antigas. A sua idade e mineralogia de argila de caulino levaram a níveis de nutrientes baixos a moderados, e a uma elevada erosão ao longo da escarpa. São frequentes as camadas lateríticas endurecidas. Os lixissolos são solos fortemente erodidos em que a argila foi escorrendo das camadas superficiais para um horizonte de acumulação a alguma profundidade. Estes solos ocorrem em áreas com um clima quente e uma estação seca pronunciada, e são muito semelhantes aos acrisolos. Os lixissolos apresentam baixos níveis de nutrientes disponíveis e baixas reservas de nutrientes. Contudo, as suas propriedades químicas são geralmente melhores do que as dos ferralsolos e dos acrisolos devido ao seu pH mais elevado e à ausência de toxicidade severa de alumínio.
- **Alissolos** (*oxissialíticos*) – solos com saturação de base baixa, altamente ácido, mal drenados e propensos à toxicidade do alumínio e à erosão pela água. Alto Cuanza, Bié e Malange.
- **Luvissolos** (*calsialíticos*) – solos moderadamente férteis e moderadamente saturados de paisagens mais jovens da Baixa de Cassange.
- **Cambissolos** (ver calcissolos) – solos jovens mal desenvolvidos de declives alcantilados da escarpa, com fertilidade moderada a alta.
- **Arenossolos** (*psamíticos*) – solos ácidos e inférteis de areia profunda, com baixo teor orgânico, que ocupam a maior parte do leste de Angola nas areias do Calaári, dunas do deserto do Namibe e as areias vermelhas do *musseque* do planalto de Luanda.
- **Fluvisolos** (*aluvionais*) – os jovens e férteis solos aluviais de sedimentos mistos dos vales fluviais e margens de planície bem drenadas, como os que ocorrem ao longo dos rios Cuanza, Longa e Luando. Os fluvisolos formam-se a partir de sedimentos aluviais de lodo e argila depositados pelas inundações periódicas de planícies ao longo dos rios, e em deltas e leques aluviais e lagos. A saturação permanente ou sazonal com água preserva a natureza estratificada dos sedimentos originais. Com o tempo, os sedimentos mudam (ou amadurecem), tornando-se estratificados por

processos químicos associados à secagem (oxidação) e à humidade (redução). Os fluvisolos têm geralmente valores de pH neutros ou quase neutros, que não comprometem a disponibilidade de nutrientes.

- **Regossolos** (ver leptossolos) – solos desenvolvidos, deficitariamente, em material não consolidado de paisagens em erosão ao longo de escarpas, como as que rodeiam a Baixa de Cassange.

Referências: Capítulo 2.3 Solos, água e nutrientes

- Diniz, A. C. (1991). *Angola, o meio físico e potencialidades agrárias*. Instituto para a Cooperação Económica, Lisboa. 189 pp.
- Diniz, A. C. (2006). *Características mesológicas de Angola*. Instituto Português de Apoio ao Desenvolvimento, Lisboa. 546 pp.
- Huntley, B. J. (2019). Angola in Outline: Physiography, Climate and Patterns of Biodiversity. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 15-52.
- Huxley, E. (1937). The menace of soil erosion. *Journal of the Royal African Society* 36:357-370.
- IPCC (2019). *IPCC Special Report on Climate Change, Desertification, Land degradation, Sustainable Land Management, Food Security and Greenhouse gas fluxes in Terrestrial Ecosystems*. Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Jones, A., Breuning-Madsen, H., Brossard, M., et al. (Eds.) (2013). *Soil Atlas of Africa*. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- MacVicar, C. N., De Villiers, J. M., Loxton, R. F., et al. (1977). *Soil Classification. A binomial system for South Africa*. Department of Agricultural technical Services, Pretoria. 150 pp.
- Mendelsohn, J. M. (2019). Landscape changes in Angola. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 123-140.
- Palacios, G., Lara-Gomez, M., Márquez, A., et al. (2015) Spatial dynamic and quantification of deforestation and degradation in Miombo Forest of Huambo Province (Angola) during the period 2002-2015. *SASSCAL Proceedings*, Huambo. 182 pp.
- Scholes, R. J., & Walker, B. H. (1993). *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schneibel, A., Röder, A., Stellmes, M., et al. (2018). Long-term land use change analysis in south-central Angola. Assessing the trade-off between major ecosystem services with remote sensing data. *Biodiversity and Ecology*, 6: 360-367.
- Schneibel, A., Stellmes, M., Röder, A., et al. (2016). Evaluating the trade-off between food and timber resulting from the conversion of miombo forests to agricultural land in Angola using multi-temporal Landsat data. *Science of the Total Environment*. 548: 390-401.
- Smith, T. M., & Smith, R. L. (2015). *Elements of Ecology* (9th Edition). Pearson, Boston. 621 pp.
- Ucuassapi, A. P., Dias, J. C. S. (2006). Acerca da fertilidade dos solos de Angola. In: Moreira, I. (Ed.) *Angola: Agricultura, Recursos Naturais e Desenvolvimento*. ISA Press, Lisboa, pp. 477-495.

CAPÍTULO 2.4

O PAPEL ECOLÓGICO DOS FOGOS

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *Por que razão os fogos são tão importantes na dinâmica do ecossistema e a estruturar a vegetação de Angola;*
- *Os fogos provocados por relâmpagos são naturais e uma característica muito antiga das savanas africanas;*
- *Por que razão os fogos são considerados os maiores consumidores de vegetação em savanas méxicas africanas;*
- *Por que razão têm sido as gramíneas das savanas africanas tão bem-sucedidas, apesar das condições quentes e secas e dos repetidos fogos;*
- *Como respondem, positiva e negativamente, as plantas e os animais ao impacto dos fogos;*
- *Como impulsionam os fogos a manutenção de estados alternativos estáveis entre a savana e os ecossistemas florestais;*
- *A importância de um entendimento dos regimes de queimadas, comportamento e impactos potenciais como base para o desenvolvimento e implementação de sistemas de gestão de incêndios.*

Contexto: Fogo – o grande consumidor de África

Para os continentes Gondwana (América do Sul, África, Austrália e Índia), os fogos naturais (queimadas) são os principais responsáveis por modelar os ecossistemas de savana e por limitar a distribuição de florestas cerradas. De forma surpreendente, a maior parte dos livros sobre os fundamentos da ecologia têm pouco ou nada a dizer sobre o fogo como uma força motriz ecológica, apesar do longo historial da investigação de fogos em África (Phillips, 1931; Booysen & Tainton, 1984).

Nas savanas méxicas, as queimadas, mais do que os herbívoros, são as grandes consumidoras de biomassa vegetal. Anualmente, os fogos assolam mais de 3% do globo vegetado. Desta percentagem, as savanas africanas contribuem com 70%. Os fogos têm impulsionado algumas das mais

importantes adaptações ecológicas, moldando formas de vida vegetal e estruturas de nicho animal. Todo um conjunto de adaptações ao fogo, como a reserva de bancos de sementes nas inflorescências de próteas e pinheiros (*serotiny*), a espessa casca suberosa das árvores de savana e a evolução das gramíneas C_4 devem a sua existência a fogos regulares. No entanto, durante a maior parte dos últimos dois séculos, grande parte dos ecologistas do Norte atribuiu as savanas às queimadas levadas a cabo pelo homem, e à transformação das terras. Muitos seguidores da teoria da sucessão de plantas viram as savanas de África como artefactos de fogo posto e desflorestação.

A origem antropogénica dos fogos florestais não é apoiada por investigações recentes, como sintetizado de forma abrangente e elegante pelo ecologista sul-africano William Bond (2019). Com base em evidências ecológicas, paleoecológicas, filogenéticas e fisiológicas, ficou demonstrado que as savanas e os seus prados e bosques constituintes são características naturais e antigas da dinâmica da paisagem tropical. Mais importante ainda, as savanas tropicais são moldadas pelo fogo, natural e humanamente induzido.

2.4.1 A antiga história dos fogos em África

As queimadas nos ecossistemas africanos desde há muito que têm sido atribuídas às actividades de antigos caçadores-colectores, pegando fogo às savanas para tornar a caça mais eficiente. África, reconhecida como o Berço da Humanidade, tem membros do género *Homo* presentes há cerca de 2,6 milhões de anos, e o moderno *H. sapiens* ocupou as savanas africanas há cerca de 200 mil anos. Mas tanto o fogo como as savanas eram características dominantes das paisagens africanas (e a nível global) muitos milhões de anos antes da evolução dos humanos modernos. Os relâmpagos, não os humanos, têm sido o principal agente para a ignição de fogos em todo o mundo. O relâmpago é um fenómeno natural, com milhões de clarões por dia. A maioria destes não desencadeia fogos florestais, mas os relâmpagos continuam a ser importantes fontes de ignição em grande parte de África, não obstante o crescente papel dos humanos a atear fogos.

Estudos paleoecológicos de carvão, fósseis e isótopos de carbono indicam que o fogo tem sido uma característica dos ecossistemas terrestres há 400 milhões de anos, surgindo, pelo menos, 100 milhões de anos antes da evolução dos primeiros herbívoros vertebrados, e 300 milhões de anos antes

das primeiras angiospérmicas emergirem das florestas para *habitats* mais abertos (Bond, 2019). O aparecimento de ecossistemas de savana aberta, caracterizada por uma mistura de árvores e prados, ocorreu com o ressurgimento do fogo no final do Mioceno (ca. 10 Ma), possivelmente ligado ao aumento da sazonalidade das chuvas nos trópicos e ao crescente domínio das gramíneas C_4 na época (Caixa 2.1.1). As evidências filogenéticas (Figura 2.4.1) apontam para um aumento acentuado da actividade de fogos nos prados C_4 nos últimos 10 milhões de anos (Bond, 2019), evidenciando as estreitas ligações entre savanas, fogos e gramíneas C_4 . A incidência de fogos nas paisagens globais aumentou devido às actividades humanas durante o Holocénico, porém, à medida que a agricultura extensiva, o pastoreio e os povoamentos humanos aumentaram, globalmente, a área ardida por ano diminuiu nos últimos 150 anos (Marlon *et al.*, 2008). Contudo, o papel ecológico do fogo é uma força evolutiva profundamente enraizada e antiga.

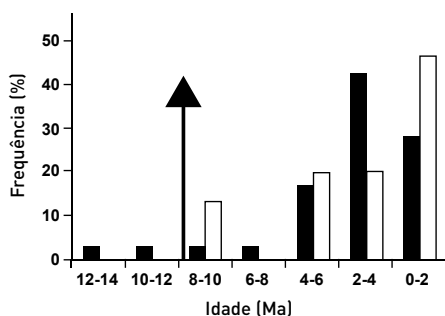


Figura 2.4.1 Idade estimada e frequência de clados lenhosos adaptados ao fogo de savanas em África (a preto) e no Brasil (a branco). A seta indica a onda de actividade dos fogos depois dos 10 Ma. A partir de Bond (2015). *Frontiers in Plant Science*, 5, 749. Creative Commons, Atribuição Licença (CC BY).

À medida que as populações humanas crescem, e as exigências de recursos aumentam, tanto nos países industrializados como nos países em desenvolvimento, os conflitos na interface urbano/selvagem atingem proporções sérias, como demonstram os eventos de fogos na Austrália, Brasil, Califórnia, Portugal, Grécia e África do Sul. A necessidade de compreender os regimes e o comportamento dos fogos, e de desenvolver estratégias de gestão ao seu combate, tem estimulado programas de investigação intensivos em todos os continentes. A ecologia do fogo tornou-se, por si só, uma ciência, e os trabalhadores da África Austral lideram esta investigação em muitos aspectos (Bond, 2019, e referências incluídas). De particular relevância e valor para Angola são os resultados de experiências de fogos de longo prazo e projectos de investigação de fogos como os do Parque Nacional

Kruger e do Parque Hluhluwe-Imfolozi, onde há mais de 60 anos têm sido realizados ensaios de fogos tanto em savana árida como na savana mésica (Caixa 2.4.1).

Os resultados quer da investigação básica quer da aplicada sobre o papel dos fogos nos ecossistemas naturais foram sintetizados dentro de um modelo (Figura 2.4.2) que apresenta as ligações das forças biológicas e geofísicas e *feedbacks* em escalas de tempo a longo e curto prazo (Archibald *et al.*, 2018). O modelo fornece um quadro útil para o desenvolvimento do conhecimento dos múltiplos factores envolvidos nos processos ecológicos do fogo e da sua evolução, como será discutido neste capítulo.

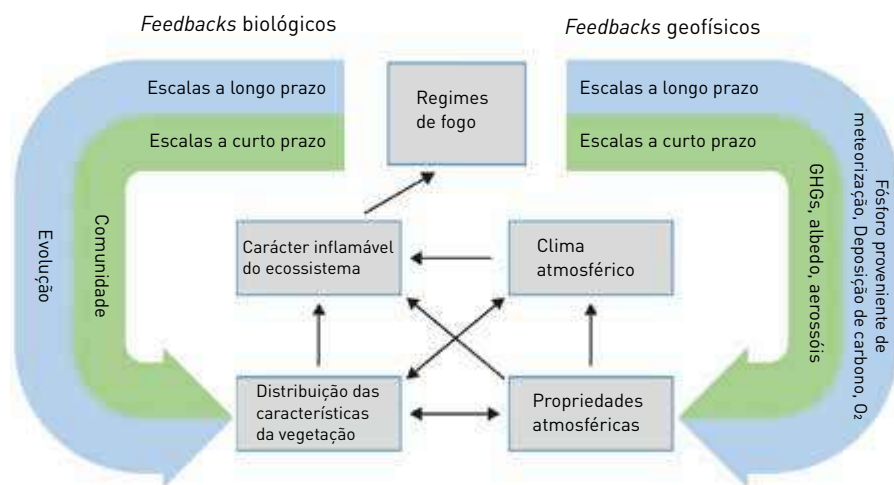


Figura 2.4.2 O fogo actua através de processos geofísicos (troca de energia e matéria entre a biosfera e a atmosfera) e processos biológicos (estrutura comunitária e evolução). As inovações vegetais que alteram o grau de tolerância ao fogo e a inflamabilidade da vegetação podem alterar os regimes de queimada e afectar potencialmente os processos biogeoquímicos globais. Com *feedbacks* biológicos e geofísicos, o tipo de processos com impacto depende das escalas de tempo envolvidas. A partir de Archibald *et al.* (2018). Creative Commons, Atribuição 3.0

2.4.2 Regimes de fogos e piromas

Os investigadores de fogos reconheceram **regimes distintos** para descrever os padrões repetidos de fogo num determinado local, baseados em características mensuráveis de fogos isolados (Bond & Keeley, 2005; Keeley *et al.*, 2012). Estas características são:

- **Frequência dos fogos** (período de tempo para o crescimento das plantas e acumulação de combustível entre fogos);
- **Intensidade dos fogos** (taxa de energia libertada);
- **Gravidade dos fogos** (os impactos nos ecossistemas afectados, como a biomassa consumida, danos nos pontos de crescimento);
- **Época de fogos** (período do ano em que os fogos normalmente ocorrem);
- **Dimensão dos fogos** (extensão do impacto dos fogos).

A estação, a frequência, a gravidade e a intensidade estão interligadas e influenciam a composição da planta (ao seleccionarem adaptações tolerantes ao fogo) e desencadeiam *feedbacks* entre a estrutura do fogo e da vegetação. Os regimes de fogos integram o comportamento do fogo, o comportamento climático, a vegetação, a fauna e actividades humanas, sendo, como tal, mais bem concebidos como propriedades emergentes de um determinado ecossistema.

Para além das características, os **fogos** estão agrupados em três **tipos**:

- **Fogos terrestres** (fogos em camadas orgânicas do solo, comuns na turfa dos ecossistemas **taiga** do Norte);
- **Fogos de copas** (fogos que ardem na canópia das árvores, comuns em arbustos mediterrânicos e em algumas florestas coníferas da América do Norte e Eurásia);
- **Fogos superficiais** (fogos que queimam combustíveis contíguos ao solo). Em Angola, os fogos superficiais dominam, queimando as camadas de gramíneas sob as copas das árvores de savana com danos mínimos nas árvores acima.

Recentemente, foram feitas tentativas para classificar e mapear regimes de fogos à escala global, chamando às unidades **piromas** (Archibald *et al.*, 2013), análogas aos biomas. O sistema é muito generalizado, mas tem alguma aplicabilidade para a África Austral. Em Angola há três piromas importantes. Os maiores, que incluem grande parte das savanas húmidas e mésicas, caracterizam-se como **FCS** (frequentes, moderados, de pequena dimensão), referindo-se à alta frequência dos fogos, à sua baixa intensidade e à pequena dimensão das suas manchas. Este piroma é típico das

As savanas áridas do sudoeste pertencem ao **piroma RIL** (raro, intenso, muito extenso), relacionado com a infrequência dos fogos, uma vez em 30 anos, devido à baixa biomassa das savanas áridas, à infrequência de episódios de alta precipitação, que proporcionam uma rápida acumulação de biomassa de gramíneas e transportam fogos raros, ainda que extensos. Na maior parte dos anos, a baixa pluviosidade e os elevados níveis de herbivoria de pastos palatáveis reduzem a biomassa combustível para níveis baixos. Após eventos episódicos e de precipitação elevada, a biomassa em savanas áridas aumenta para um nível em que os fogos podem espalhar-se por vastas áreas. No século passado, os herbívoros autóctones foram substituídos por gado doméstico (gado, ovinos e caprinos) como os principais consumidores de vegetação de potencial combustível para os fogos, com a consequência de os RIL serem muito incomuns nas savanas áridas angolanas (Figura 2.4.4). No norte de Angola, as chuvas torrenciais suportam florestas altas e densas, demasiado húmidas para arderem em circunstâncias normais (Van Wilgen *et al.*, 1990).

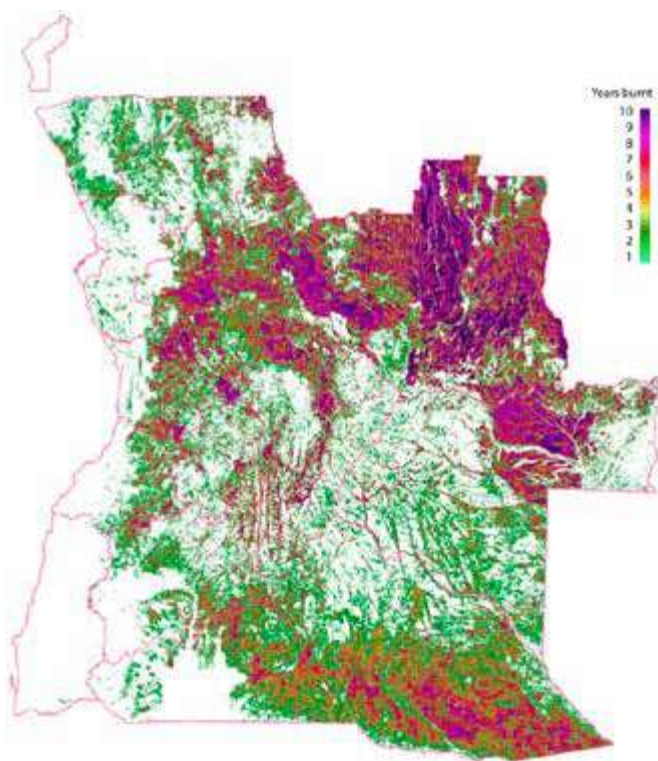


Figura 2.4.4

Frequência dos fogos expressos como o número de anos em que cada área de 500 x 500 m ardeu entre 2000 e 2010. A frequência vai de menos de um fogo em dez anos (a branco) a fogos em cada ano (a roxo). Note-se a ausência ou a baixa frequência de fogos na faixa costeira e no sudoeste árido e a alta frequência nas províncias de Cuanza Sul, Malange, Lunda Norte, Lunda Sul, Moxico e Cuando Cubango. De Mendelsohn (2019) a partir de Archibald *et al.* (2010), e dados disponíveis em <http://wamis.meraka.org.za/products/firefrequency-map>.

Um estudo detalhado das tendências espaciais e temporais de fogos nas paisagens angolanas, de 2001 a 2019 (Catarino *et al.*, 2020), revelou que cerca de 30% da área do país ardeu todos esses anos, com a maior percentagem de queimadas no nordeste e sudeste, como referido anteriormente nos estudos de Archibald *et al.* (2010), Figura 2.4.3. A frequência crescente de fogos acompanhou a tendência do crescimento populacional humano e da agricultura de subsistência em pequena escala nas ecorregiões do centro de Angola, com a conversão de florestas e bosques em prados e zonas arbustivas. Catarino *et al.* (2020) registam uma incidência crescente de fogos em 23% da área do Parque Nacional do Bicuár entre 2001 e 2019.

2.4.3 Intensidade dos fogos

A intensidade do fogo é uma função da carga do combustível, do rendimento térmico e da taxa de propagação. A taxa de propagação é influenciada, por sua vez, pela velocidade do vento: quanto mais forte for o vento, mais intenso é o fogo. O impacto no recrutamento de árvores ou mortalidade aumenta à medida que a cobertura de gramíneas (**carga de combustível**) se acumula e seca no final do Inverno, devido à diminuição do teor de humidade das folhas, de 88% no Verão para 28% no final da estação seca. A carga de combustível não se acumula linearmente, aumentando nos primeiros três a quatro anos após o fogo, altura em que a decomposição reduz a taxa de aumento do material combustível.

A acumulação de combustível é rápida em solos pobres em nutrientes, como os de miombo angolano, onde as gramíneas são de baixa palatabilidade e os herbívoros são escassos. As savanas méxicas, regra geral, sofrem fogos de baixa intensidade uma vez em cada um a três anos, porém tanto as árvores como as gramíneas sobrevivem graças às suas adaptações tolerantes ao fogo. Em savanas áridas, a pastagem feita por herbívoros remove grande parte da biomassa e reduz o potencial de fogos que se espalham a partir do ponto de ignição. Os fogos são pouco frequentes e, habitualmente, de baixa intensidade em savanas áridas, excepto após episódios de precipitação elevada, com subsequente acumulação rápida de combustível.

A intensidade do fogo é medida em **kW/m** – energia libertada na frente do fogo por área de unidade à medida que o fogo se desloca pela paisagem. Os fogos no miombo africano e no cerrado brasileiro têm uma intensidade

semelhante, entre 2000 kW/m e 15 000 kW/m. Os fogos de 3000 kW/m são suficientes para resultar no *top-kill* (destruição das pontas em crescimento, o que leva à morte do caule das plantas), de 90% das árvores jovens, com um metro de altura, mas apenas de 40% das que apresentam dois metros. As árvores que sobrevivem à morte causadas por **armadilhas de fogo** de elevada intensidade, típicas de queimadas no final do Inverno, podem crescer até à maturidade. O fogo, através do seu controlo do crescimento das árvores, determina a densidade das árvores nos sistemas de savana. A incapacidade do fogo para penetrar nas florestas cerradas determina a distribuição da savana ou da floresta em paisagens tropicais, onde as condições climáticas não limitam o crescimento florestal (Capítulo 3.2.6).

A experiência na África Austral indica que, devido à combinação simultânea de três factores meteorológicos que aumentam a intensidade do fogo, as florestas fechadas são particularmente vulneráveis a danos durante as tempestades: temperatura do ar acima dos 30 °C, humidade relativa abaixo dos 30%, e uma velocidade do vento superior a 30 km/h. Tais **tempestades de fogo** podem gerar as suas próprias condições meteorológicas criando uma coluna convectiva abrasadora, erguendo-se acima dos fogos (Archibald *et al.*, 2017). O calor e o fumo gerados por tempestades podem ser colossais. A formação local de cúmulos acima da planície do Cuanza, à medida que o calor sobe de pântanos em chamas, e arrefece e condensa, é uma visão familiar no Parque Nacional da Quiçama durante a “temporada de fogos”, a estação seca. Da mesma forma, os pores-do-sol chamejantes sobre Angola durante a época de fogos, criados pela dispersão dos raios solares por partículas de fumo na atmosfera inferior, são indicativos da vasta extensão dos fogos florestais (*queimadas*) por todo o interior angolano de Abril a Outubro.

2.4.4 Época dos fogos

Em Angola, a sazonalidade dos fogos varia entre as queimadas de início de época (Maio-Junho), no norte, e o final da época (Julho-Setembro), no sul (Figura 2.4.5).

Faltam ensaios relativamente a fogos em Angola, mas estudos em ecossistemas semelhantes na Zâmbia, no Zimbabué e na Costa do Marfim demonstram os efeitos dos fogos anuais nas árvores. Padrões distintos do seu impacto no início da estação seca, no final da estação seca e com

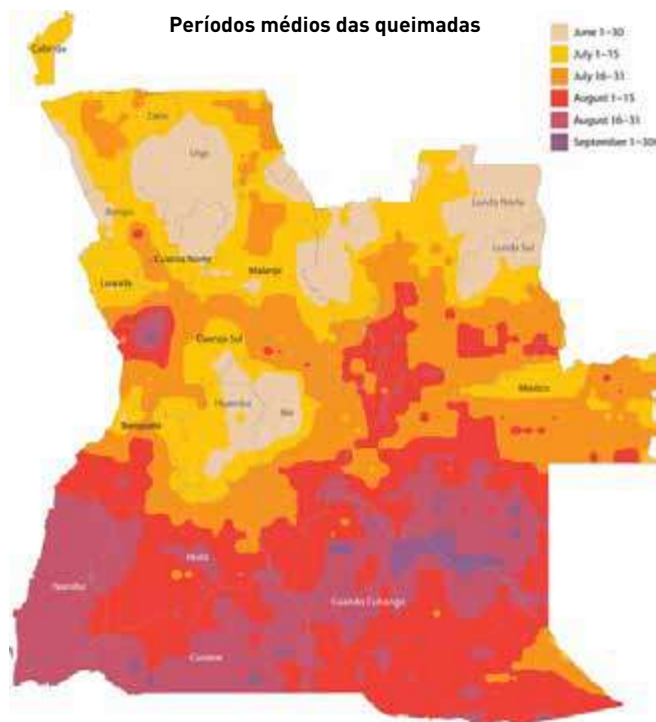


Figura 2.4.5
Sazonalidade dos fogos em Angola. Os primeiros fogos no início da época começam em Maio no norte (a amarelo), com fogos no final da época a iniciarem-se entre Julho e Setembro no sul (a vermelho). A partir de Mendelsohn (2019), redesenhado de Archibald *et al.* (2010) e dados disponíveis em <http://wamis.meraka.org.za/products/firefrequency-map>.

exclusão total de fogo (Figura 2.4.6) foram registados em ensaios iniciados, em 1936, na Costa do Marfim (Laris & Wardell, 2006). Sessenta anos depois tinha-se desenvolvido no local, no final da época, uma savana aberta, em que fogos de alta intensidade impediam o crescimento de árvores em todas as espécies, exceptuando as que se encontram mais bem-adaptadas ao fogo. No local do início da época, em que a intensidade dos fogos era moderada, tinha-se estabelecido um bosque denso com as espécies mistas mais típicas das savanas mésicas. No local a partir do qual o fogo fora excluído, estabelecera-se uma floresta cerrada de árvores de florestas húmidas. Ensaios semelhantes a longo prazo, levados a cabo na África do Sul, constataram que as tendências para o estabelecimento florestal em locais a partir dos quais o fogo tinha sido excluído foram apenas observadas em locais que receberam mais de 700 mm de precipitação por ano (Bond *et al.*, 2003). Fogo, herbivoria, chuva e estação interagem para determinar o impacto do fogo.

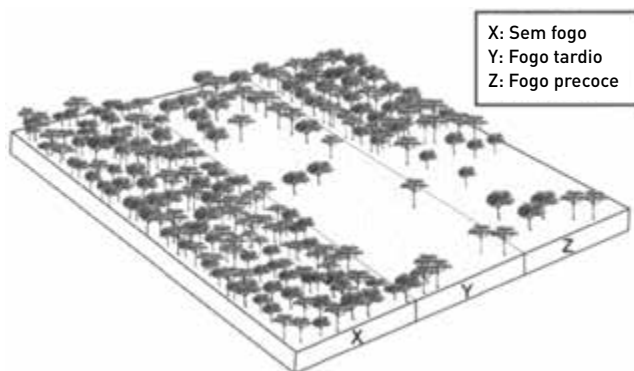


Figura 2.4.6 Layout da experiência de fogos em Lamto, na Costa do Marfim. Um fogo “tardio” é mais intenso do que um fogo “precoce”, devido à maior acumulação de biomassa e à carga de combustível mais seca. Actualmente, o bloco “sem fogo” regressou a uma floresta húmida, o “fogo tardio” é savana aberta. A partir de Laris & Wardell (2006). *Geographical Journal*, 172(4): 271-290, e baseado em Louppe *et al.* (1995).

2.4.5 Frequência dos fogos

Períodos de mais de quatro anos isentos de fogo são raros em savanas méxicas, como o miombo de Angola. Os investigadores estimam que, no caso das savanas méxicas, possam ocorrer intervalos de nove anos uma vez por século. As actividades humanas tornam tais eventos altamente improváveis em Angola. Já no Gabão, as tentativas de restabelecer comunidades de savana aberta, dentro das reservas florestais (de modo a fornecer *habitats* abertos para os turistas poderem avistar os elefantes-de-floresta e as pacaças), têm sido frustradas pela rápida recolonização dos locais por árvores florestais, a não ser nos casos em que os fogos da época seca sucedam anualmente. Uma vez que as florestas se estabeleceram nos trópicos húmidos, o regresso a uma savana aberta é algo extremamente raro sem que haja intervenção humana.

2.4.6 Impacto dos fogos nos solos

Ao longo da maior parte de Angola, com excepção das florestas do Congo e da savana árida, os fogos são um fenómeno frequente. Os fogos intensos resultam frequentemente na perda de azoto, fósforo e carbono orgânico, embora os fogos mais ligeiros possam facilitar a libertação de nutrientes da

matéria vegetal para o solo. A perda de azoto e enxofre é particularmente elevada (90% e 60% respectivamente), através da **volatilidade** (vaporização), assim que um fogo atinge temperaturas superiores a 700 °C. A perda de catiões por volatilidade não é tão elevada. Apesar destas perdas, o principal efeito do fogo é o aumento a curto prazo da disponibilidade de praticamente todos os nutrientes inorgânicos, adicionados ao solo como cinzas.

A passagem de calor durante um fogo também estimula a **mineralização** biológica na camada orgânica, devido ao aumento do pH resultante da adição de cinzas. Um fluxo de nutrientes pode ocorrer durante vários meses após um fogo, com aumentos acentuados nas taxas de crescimento das plantas e maior concentração de azoto nas folhas. Os fogos podem, assim, favorecer as gramíneas, como as da espécie *Panicum*, que possuem elevados requisitos de luz e azoto, e que são também bastante preferidas pelos herbívoros. O despontar da vegetação após os fogos, a mineralização do azoto do solo e o aumento do teor proteico das folhas, constituem um chamativo para todos os herbívoros, com o movimento correspondente de populações de pastoreio de áreas não ardidas para áreas ardidas. O fluxo nutricional da agricultura após o **derrube e queima**, que dura dois ou três anos antes de os nutrientes esgotarem, é a base para esta prática agrícola de subsistência por todo o continente africano.

Um dos poucos estudos sobre os fogos realizados em Angola, em bosques abertos e densos perto de Savate, no Cuando Cubango, encontrou níveis de nutrientes muito mais baixos a céu aberto do que nos densos solos florestais. Esta diferença foi provavelmente uma consequência das áreas abertas a serem queimadas com frequência e intensidade, enquanto as densas florestas raramente ardiam (Stellmes *et al.*, 2013; Wallenfang *et al.*, 2015).

Os fogos deixam de forma característica margens esbatidas, arenosas e escassamente arborizadas em torno dos bosques de savana no leste de Angola (Figura 2.4.7). Os processos envolvidos não foram investigados. No entanto, vários factores podem revelar-se importantes. A sombra causada por árvores de grande porte na margem exterior de aglomerados arborizados pode favorecer gramíneas curtas, escassas e tolerantes à sombra, que acabam por formar uma protecção eficaz contra os fogos. Uma segunda possibilidade é a de que as árvores florestais possam produzir uma substância química **alelopática** que suprime o crescimento das gramíneas

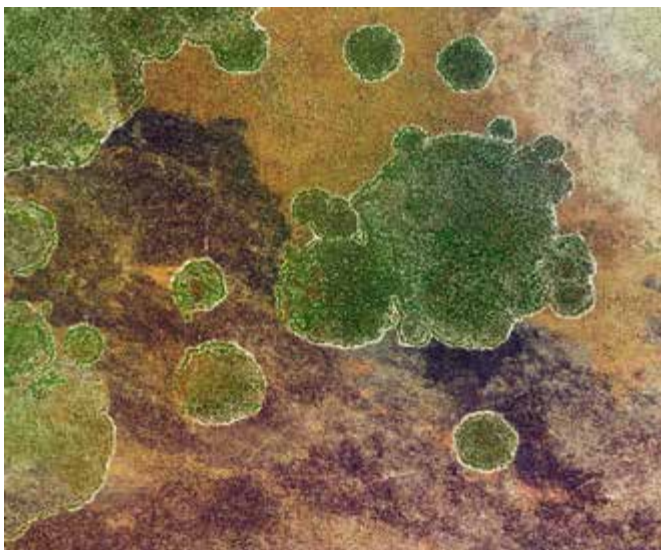


Figura 2.4.7 “Círculos de fadas florestais” em Angola. Os dois círculos no topo da imagem têm cerca de 700 metros de diâmetro. Os anéis despidos, esbranquiçados à volta dos círculos de fadas, e dos grandes blocos arredondados de floresta, estão desprovidos de vegetação. A área escura presente em grande parte da zona inferior da imagem passou recentemente por queimadas. O centro da imagem está 15,587 a sul e 19,3435 a leste, a cerca de 60 km SSE do Cuíto Cuanavale. Imagem da base de fotografia aérea da Microsoft Bing. A partir de Mendelsohn *et al.* (2022).

em torno do seu perímetro. Em terceiro lugar, a faixa de solo arenoso pode resultar de processos de água do solo, como a **linha de infiltração** (*seepline*) nas catenas típicas dos ecossistemas de miombo. Finalmente, a acumulação de folhada seca em torno da margem florestal promove fogos de combustão lenta que destroem o crescimento das plantas numa faixa estreita, depositando uma camada fina de cinzas que pode ser também alelopática. Este é apenas um dos muitos fenómenos ecológicos de Angola a merecer mais investigação.

2.4.7 Reacção das plantas aos fogos

Os fogos são uma pressão selectiva muito forte nos ecossistemas mantidos pelo fogo. O fogo é um consumidor de matéria vegetal e comporta-se como um herbívoro, consumindo compostos orgânicos vegetais e convertendo-os em subprodutos. Mas, ao contrário dos herbívoros, o fogo é um consumidor não-selectivo, não é controlado por predadores, nem evita material vegetal com elevado teor de celulose e lignina ou baixo em azoto. As respostas das

plantas ao fogo são simples: sobrevivência ou morte. As plantas enquadram-se numa de duas categorias – **pirófitas** (tolerantes ao fogo) ou **pirofóbicas** (intolerantes ao fogo). As adaptações das plantas ao fogo variam com a frequência dos fogos, a sua intensidade e a estação em que ocorrem. As gramíneas, as herbáceas floríferas, os arbustos e as árvores respondem de diferentes formas, resultando num gradiente de estruturas fisionómicas, desde prados abertos a prados com árvores e arbustos dispersos, a bosques com coroas abertas, a florestas cerradas. As savanas dependem do fogo para a sua existência, enquanto as florestas dependem da sua capacidade para o excluírem.

Como forma de sobreviverem aos fogos recorrentes, as árvores de savana desenvolveram cinco adaptações fundamentais – **casca grossa**, **rebentos epicórmicos** profundamente incorporados, ***lignotubers*** subterrâneos, **perda anual de ramos** e **hidráulica**. As primeiras quatro características são conhecidas há mais de um século e protegem os caules das árvores contra danos directos causados pelo fogo, permitindo o rápido desabrochar de rebentos lenhosos após a passagem dos fogos. Fornecem igualmente armazenamento subterrâneo de reservas de água e nutrientes. Além disso, ao deixar cair regularmente galhos e ramos velhos, as árvores de savana impedem que o fogo suba à copa. Contudo, as árvores florestais não possuem tais adaptações, e a mortalidade pós-fogos é muito elevada nos locais onde o fogo transgride a margem florestal.

A mortalidade das árvores após a passagem do fogo foi atribuída à destruição do **câmbio** (tecido de crescimento) e do **xilema** (tecido de transferência de água) das árvores, mas investigadores sul-africanos (Midgley *et al.*, 2011) sugeriram que a morte súbita das árvores florestais é causada pela “**morte hidráulica**”. O fluxo térmico de um fogo causa o bloqueio (**cavitação**) dos vasos de xilema por bolhas de ar – semelhante a uma **embolia** (o bloqueio de uma artéria por um coágulo sanguíneo) em humanos. As árvores das savanas desenvolveram uma maior resistência à cavitação e sofrem uma mortalidade mais baixa do que as árvores florestais.

Uma outra vantagem para a sobrevivência, o crescimento e a reprodução das árvores das savanas, é a capacidade de os espécimes jovens emergirem rapidamente acima da “armadilha de fogo” dos fogos reiterados, atingindo habitualmente mais de 2 m de altura antes da época de fogos seguinte. Abaixo dos 2 m de altura, as árvores jovens são vulneráveis ao *topkill*. A presença de grandes órgãos de reserva subterrâneo (*lignotubers*) e de

outras adaptações de resistência ao fogo permite que algumas sobrevivam a fogos sucessivos até emergirem acima da zona das chamas, em especial durante largos períodos sem fogo. Uma adaptação extrema do fogo é a das **geoxilas** (também conhecidas como subarbustos geoxílicos) – árvores e arbustos que apresentam um crescimento muito limitado acima do solo, excepto durante o período pós-fogo imediato (Caixa 4.3.3).

Entre as gramíneas das savanas, espécies de *Andropogoneae* (que dominam as savanas húmidas e mésicas de Angola) são as “gramíneas do fogo”. Ardem regularmente, são habitualmente intolerantes à sombra, e acumulam taninos, que, por sua vez, desencorajam a herbivoria e retardam a decomposição. Em resumo, as gramíneas das savanas mésicas crescem muito depressa após um fogo, acumulando uma nova carga de material combustível, com um processo de secagem igualmente rápido, e criando uma camada combustível que permite uma célere propagação da queimada. As gramíneas das savanas áridas estão menos adaptadas ao fogo, mas mais adaptadas ao pastoreio.

2.4.8 Reacção dos animais aos fogos

Os estudos sobre a reacção dos animais ao fogo são muito menos comuns do que os estudos sobre a das plantas. No entanto, sínteses alargadas de conhecimento sobre a resposta dos animais ao fogo nos ecossistemas africanos são fornecidas por Bigalke e Willan (1984), Frost (1984), Smit e Coetsee (2019) e Nieman *et al.* (2021a). Podem ser feitas algumas generalizações.

Contrariamente à opinião popular, as elevadas taxas de mortalidade são incomuns na maioria dos grupos animais durante os eventos de fogos. A maior parte das espécies animais reage ao fogo por evasão ou dispersão imediata. Muitos insectos fogem antes da frente do fogo, e a maioria dos vertebrados é capaz de se mover mais rápido do que os fogos. Excepções, como répteis, anfíbios e pequenos mamíferos, sobrevivem em refúgios dentro da matriz do *habitat* que não arde. Exemplos disso são as termiteiras, buracos de roedores, aglomerados de arbustos, afloramentos rochosos ou manchas despidas onde o sobrepastoreio ocorre. Alguns invertebrados, como as carraças, são capazes de sentir as substâncias voláteis libertadas com a aproximação dos fogos e de caírem ao chão para se refugiarem em fendas na superfície do solo.

O fluxo térmico dos fogos de savana raramente excede alguns centímetros de profundidade, tornando possível a fuga para muitos dos animais que habitam o solo (Frost, 1984). Estudos nas savanas mésicas da Costa do Marfim encontraram uma baixa taxa de mortalidade em organismos do solo. Os insectos sobreviveram em árvores e arbustos cerca de dois metros acima da zona de fogo. No estudo da Costa do Marfim (Gillon, 1973), grande parte dos insectos voadores fugiu antes de ser consumida pelo fogo, com apenas 5% dos gafanhotos a serem mortos, 7% a sobreviveram *in situ* e 88% a dispersaram das áreas queimadas.

Os fogos atraem numerosas espécies de aves (cegonhas, milhafres, calaus, drongos) para se alimentarem dos insectos em fuga, causando uma mortalidade mais elevada às suas presas do que a provocada, directamente, pelo fogo. A curto prazo, roedores e outros pequenos mamíferos dispersam de áreas ardidas, assim como muitas espécies maiores, regressando assim que os primeiros rebentos, em recuperação, e plantas lenhosas surgem. Para muitos mamíferos pequenos, a cobertura e o refúgio dos predadores podem ser mais importantes do que as limitações alimentares para determinar o regresso às áreas que vão regenerando após um fogo. Aves de nidificação terrestre, como petinhas, cotovias e pildras nidificam geralmente após a época das queimadas.

Após os fogos, a regeneração da vegetação estimula o regresso dos herbívoros, com a densidade populacional a ser frequentemente bastante superior aos níveis pré-fogo. Os efeitos dos fogos diferem em termos de intensidade, frequência, sazonalidade e extensão espacial e padrão de áreas ardidas e não ardidas. Além disso, a taxa de recuperação do coberto vegetal influencia a composição das espécies e a biomassa das populações animais sobreviventes ou colonizadoras. Uma rápida rotatividade de espécies animais ocorre muitas vezes com o aumento imediato de predadores (especialmente de aves que se alimentam de insectos) durante as queimadas, seguidos por herbívoros e animais de pastoreio, à medida que a cobertura de gramíneas e plantas lenhosas vão recuperando. Os predadores de mamíferos aproveitam a alta densidade de espécies de presas que convergem nos pastos ricos disponíveis em áreas pós-fogos.

Estudos sobre os padrões comportamentais de vários pequenos mamíferos (roedores e musaranhos) sugerem a existência de pré-adaptações para a recuperação da população em caso de fogos (Bigalke & Willan, 1984). Estas

incluem sociabilidade não territorial, um amplo nicho de alimentação não especializado, actividade nocturna, e tolerância a cobertos vegetais baixos.

Numa síntese de estudos sobre 51 espécies de mamíferos maiores (massa corporal superior a 5 kg) de savanas e prados africanos, Nieman *et al.* (2021a) encontraram uma forte correlação entre o tamanho do corpo e a resposta ao fogo. A maior parte dos estudos foram realizados em savanas áridas/eutróficas de áreas protegidas, como o Parque Nacional do Serengeti e Kruger. As espécies de pastadores eram mais propensas a responder de forma positiva ao fogo (mostrando uma preferência por queimadas relativamente a áreas não ardidas) do que as espécies de ramejadores. Espécies muito grandes de animais que se alimentam de plantas com fibras densas, como búfalos e elefantes, foram consideradas ambivalentes nas suas respostas ao fogo.

Nieman *et al.* (2021b) sugerem que os herbívoros mais pequenos (5-200 kg) requerem mais energia e nutrientes em relação à sua massa corporal e são assim mais influenciados pelos aumentos de nutrientes encontrados em áreas recentemente ardidas. Como descrito na Caixa 2.5.1, herbívoros de porte maior têm maior capacidade digestiva e tempo de retenção, podendo assim extrair nutrientes de forragens de baixa qualidade em áreas não queimadas.

Os mamíferos, tal como outros animais, podem ser mortos ou feridos pelo fogo durante um fogo, mas respondem por dispersão. Ao longo de períodos mais longos, tanto os ramejadores como os animais de pastoreio reagem, concentrando-se nas áreas ardidas à medida que ocorre o crescimento de plantas lenhosas e gramíneas, resultando em alterações na estrutura vegetativa.

Os herbívoros são atraídos pela vegetação ardida devido ao aumento da qualidade nutritiva da regeneração, especialmente em áreas onde as ervas antigas, moribundas e de baixo valor se acumularam na ausência de fogos. Muitas espécies de antílopes de savana largam as suas crias no final do Inverno, após a temporada de fogos de Outono, beneficiando do aumento da qualidade da forragem para as necessidades nutricionais dos juvenis em rápido crescimento. Embora o aumento das concentrações de caça proporcione maiores oportunidades para os predadores, os *habitats* abertos após os fogos também proporcionam uma maior visibilidade dos predadores pelas suas presas. Há claramente um equilíbrio entre as vantagens e as desvantagens tanto para os predadores como para as presas.

Os mamíferos africanos parecem estar bem-adaptados aos fogos e muitos retiram deles benefícios. Apesar da expectativa de que possam causar uma taxa mortalidade elevada entre os mamíferos, são raros os relatos a respeito das mortalidades induzidas pelo fogo. Num caso isolado, após oito anos sem fogos, ocorreu um de grandes dimensões no Parque Nacional Kruger que se espalhou por 25% do parque, provocando a morte ou ferimentos em nove espécies de mamíferos, incluindo leões, elefantes e antílopes (Brynard, 1972). Em geral, a mortalidade em mamíferos maiores é muito baixa, excepto no caso onde barreiras, como rios ou cercas, impeçam a sua fuga para refúgios.

CAIXA 2.4.1: INTERACÇÕES HOMEM/AMBIENTE – IMPACTO DOS FOGOS E GESTÃO DO ECOSSISTEMA

“O fogo é um dos principais motores dos ecossistemas naturais em África. No entanto, a actividade humana e as alterações climáticas mudaram a frequência e a gravidade dos fogos, com consequências negativas para a conservação da biodiversidade. Angola está entre os países com maior actividade no que respeita a fogos na África subsariana.”

Catarino *et al.* (2020)

Os fogos florestais, em especial os fogos extensos que podem ameaçar povoaamentos humanos e meios de subsistência, são, por regra, justificadamente considerados como forças ambientais negativas. Porém, fogos naturais e relâmpagos existem no planeta há centenas de milhões de anos, atingindo a sua actual importância nas savanas dos trópicos sazonalmente secos há cerca de dez milhões de anos. O *Homo sapiens* evoluiu, assim, nos ecossistemas adaptados aos fogos de África e aprendeu desde logo a tirar partido do fogo e a geri-lo como uma ferramenta útil. Sendo o “Berço da Humanidade”, não é de estranhar que África seja desde há muito conhecida como o “continente do fogo”, detendo hoje a maior incidência de fogos, naturais e antropogénicos, da Terra. Na relação homem/ambiente, o fogo é simultaneamente uma ferramenta útil e uma força perigosa, dependendo de como se manifesta.

Em Angola, a taxa de perda de bosques e de florestas para a produção de carvão, e com a agricultura de subsistência itinerante, conta-se entre as mais elevadas de África. O fogo é um elemento-chave no processo de transformação da terra. Uma análise detalhada aos dados de satélite de imagem de resolução moderada (MODIS) por Catarino *et al.* (2020) indica que, anualmente, até 30% da paisagem angolana arde. A extensão e a frequência dos fogos florestais variam de uma ecorregião para outra, mas, na maior parte do país, os impactos dos fogos causados por actividade humana excedem em muito os naturais (desencadeados por relâmpagos). Os impactos negativos dos fogos florestais descontrolados são particularmente graves ao longo das margens das áreas de manchas isoladas remanescentes das florestas guinéu-congolesas, afromontanas e mangais. Estes ricos centros de biodiversidade encontram-se criticamente ameaçados por fogos reiterados. Da mesma forma, as extensas savanas mésicas do planalto – o cabaz de pão para muitas comunidades rurais – estão também ameaçadas na vasta área ocupada pelos bosques de miombo da África Central.

A crescente incidência e intensidade dos fogos em grande parte de Angola coincide com o rápido aumento das populações urbanas e rurais desde a independência, com as populações humanas a aumentarem de 6,5 milhões para 32 milhões entre 1975 e 2022. O problema é ambíguo. A maioria da população urbana em rápido crescimento não pode dar-se ao luxo de contar com fontes de energia baseadas em combustíveis fósseis e depende para as suas necessidades domésticas de carvão e lenha importados das zonas rurais. Em resposta a esta procura, o carvão substituiu as frutas e os legumes como a principal cultura a gerar rendimento produzida pelas comunidades rurais. Sistemas tradicionais e ecologicamente sustentáveis de agricultura itinerante, em que os campos repousavam após quatro ou cinco anos de colheitas, permitindo que a fertilidade recuperasse talvez durante 30 anos antes do ciclo seguinte de utilização, foram abandonados. Os solos notoriamente pobres do planalto ficam desde logo depauperados dos seus nutrientes, e novos campos são abertos pela desflorestação e pelos fogos. Os sistemas tradicionais não foram substituídos por sistemas modernos de gestão de fogos.

Em algumas áreas de conservação africanas, o fogo tem sido usado para gerir ecossistemas a favor de *habitats* seleccionados, espécies raras ou protecção de infra-estruturas. Os modernos sistemas de gestão de fogos são complexos e dispendiosos de implementar. Exigem um conhecimento

avanzado do comportamento do fogo e respostas aos *habitats* com base em muitos anos de investigação. Poucos países africanos conseguem suportar o investimento necessário para implementar queimadas rotativas, controladas, sobre grandes áreas. Por esta razão, aprender com a experiência de outros países, como a Namíbia, a África do Sul, a Tanzânia e o Zimbabué, torna-se a abordagem mais pragmática. Foram desenvolvidos princípios gerais e orientações para a gestão de fogos para as savanas áridas e mésicas do Parque Nacional Kruger, cujos ecossistemas são semelhantes aos de muitos parques nacionais angolanos. As conclusões destes estudos são úteis a gestores de fogos nas áreas protegidas de Angola (Bond & Van Wilgen, 1996; Van Wilgen *et al.*, 2007; Govender *et al.*, 2006; Archibald *et al.*, 2017). Como princípio orientador, as queimadas mais frequentes, logo no início da estação seca, e, como tal, menos intensas, são recomendadas para as savanas mésicas.

Convém lembrar que o fogo tem de ser respeitado tanto pelos seus atributos positivos como pelos negativos. As palavras de John Phillips (1965), pioneiro ecologista africano, são pertinentes quando se consideram opções de gestão de fogos: “O fogo é um bom servo, mas um mau amo.”

Referências: Capítulo 2.4 O papel ecológico dos fogos

- Archibald, S., Scholes R., Roy, D., *et al.* (2010). Southern African fire regimes as revealed by remote sensing. *International Journal of Wildland Fire*, 19: 861-878.
- Archibald, S., Lehmann, C. E., Gómez-Dans, J. L., *et al.* (2013). Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(16): 6442-7.
- Archibald, S., Beckett, H., Bond, W. J., *et al.* (2017). Interactions between Fire and Ecosystem Processes. In: Cromsigt, J. P. M. G., Archibald, S., & Owen-Smith, N. (Eds.). *Conserving Africa's Mega-Diversity in the Anthropocene*, Cambridge University Press, pp. 234-261.
- Archibald, S., Lehmann, C. E. R., Belcher, C. M., *et al.* (2018). Biological and geophysical feedbacks with fire in the Earth system. *Environmental Research Letters*, 13(3): 033003.
- Bigalke, R. C., & Willan, K. (1984). Effects of fire regime on faunal composition and dynamics. In: Booysen, P. de V., & Tainton, N. M. (Eds.). *Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems*. Springer, Heidelberg, pp. 255-271.
- Bond, W. J. (2019). *Open Ecosystems: Ecology and Evolution Beyond the Forest Edge*. Oxford University Press, Oxford. 191 pp.
- Bond, W. J., Midgley, G. F., & Woodward, F. I. (2003). What controls South African vegetation–climate or fire? *South African Journal of Botany*, 69(1): 79-91.
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 387-94.
- Bond, W. J., & Van Wilgen, B. W. (1996). *Fire and plants*. Chapman and Hall, London, UK.

- Booyesen, P. de V., & Tainton, N. M. (Eds.) (1984). *Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems*. Springer, Heidelberg.
- Brynard, A. M. (1972). Controlled Burning in the Kruguer National Park – History and Development of a Veld Burning Policy. *Tall Timbers Fire Ecology Conference Proceedings* 11: 219-321.
- Catarino, S., Romeiras, M. M., Figueira, R., et al. (2020). Spatial and Temporal Trends of Burnt Area in Angola: Implications for Natural Vegetation and Protected Area Management. *Diversity* 12: 307. DOI: 10.3390/d12080307.
- Frost, P. G. H. (1984). The Responses and Survival of Organisms in Fire-prone Environments. In: Booyesen, P. de V., & Tainton, N. M. (Eds.). *Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems*. Springer, Heidelberg, pp. 273-310.
- Gillon, D. (1973). Recherches biologiques et écologiques sur les Hémiptères Pentatomides d'un milieu herbe tropical. Ph.D. thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Govender, N., Trollope, W. S., & Van Wilgen, B. W. (2006). The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. *Journal of Applied Ecology*, 43(4): 748-758.
- Keeley, J. E., Bond, W. J., Bradstock, R. A., et al. (2012). *Fire in Mediterranean ecosystems: ecology, evolution and management*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Laris, P., & Wardell, D. A. (2006). Good, bad or 'necessary evil'? Reinterpreting the colonial burning experiments in the savanna landscapes of West Africa. *Geographical Journal*, 172(4): 271-290.
- Louppe, D., Oattara, N. K., & Coulibaly, A. (1995). The effects of brush fires on vegetation: the Aubreville fire plots after 60 years. *The Commonwealth Forestry Review*, 74(4): 288-92.
- Marlon, J. R., Bartlein, P. J., Carcillet, C., et al. (2008). Climate and human influences on global biomass burning over the past two millennia. *Nature Geoscience*, 1(10): 697-702.
- Mendelsohn, J. M. (2019). Landscape changes in Angola. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: a Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 123-140.
- Mendelsohn, J., Shangano, E., & Shatipamba, F. (2022). About fairies of all sizes. *Conservation and Environment in Namibia*. (No prelo).
- Midgley, J. J., Kruger, L. M., & Skelton, R. (2011). How do fires kill plants? The hydraulic death hypothesis and Cape Proteaceae 'fire-resisters'. *South African Journal of Botany*, 77(2): 381-6.
- Nieman, W. A., Van Wilgen, B. W., & Leslie, A. J. (2021a). A review of fire management practices in African savanna-protected areas, *Koedoe* 63(1), a1655. <https://doi.org/10.4102/koedoe.v63i1.1655>.
- Nieman, W. A., Van Wilgen, B. W., Radloff, G. T., et al. (2021b). A review of the responses of medium to large-sized African mammal species to fire. *African Journal of Range and Forage Science*. DOI: 10.2989/10220119.2021.1918765.
- Phillips, J. F. V. (1931). Fire: Its influence on biotic communities and physical factors in South and Eastern Africa. *South African Journal of Science*, 27: 352-367.
- Phillips, J. F. V. (1965). Fire – as master and servant: its influence in the bioclimatic regions of trans-Saharan Africa. *Proceedings of the Tall timbers Fire Ecology Conference*, 11:1-7.
- Smit, I. P. J., & Coetsee, C. (2019). Interactions between fire and herbivory: Current understanding and management implications. In: Gordon, I. J., & Prins, H. T. (Eds.). *The Ecology of Browsing and Grazing*. Springer Ecological Studies 239.
- Stellmes, M., Frantz, D., Finckh, M., et al. (2013). Fire frequency, fire seasonality and fire intensity within the Okavango region derived from MODIS fire products. *Biodiversity & Ecology*, 5: 351-362.
- Van Wilgen, B. W., Higgins, K. B., & Bellstedt, D. U. (1990). The role of vegetation structure and fuel chemistry in excluding fire from forest patches in the fire-prone fynbos shrublands of South Africa. *Journal of Ecology*, 78: 210-222.
- Van Wilgen, B. W., Govender, N., & Biggs, H. C. (2007). The contribution of fire research to fire management: a critical review of a long-term experiment in the Kruger National Park, South Africa. *International Journal of Wildland Fire*, 16(2): 519-530.
- Wallenfang, J., Finckh, M., Oldeland, J., et al. (2015). Impact of shifting cultivation on dense tropical woodlands in southeast Angola. *Tropical Conservation Science*, 8: 863-892.

CAPÍTULO 2.5

HERBIVORIA: MAMÍFEROS PASTADORES E RAMEJADORES

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *Como evoluíram e interagiram os solos, o clima, os fogos e os herbívoros para moldar a vegetação e as comunidades animais de Angola;*
- *Por que razão os solos e a qualidade nutricional da vegetação que contêm influenciam os padrões dos impactos dos herbívoros nos ecossistemas africanos;*
- *Que factores determinam a distribuição e a estrutura das comunidades herbívoras de mamíferos de Angola;*
- *De que forma os impactos de bovinos e de cabras substituíram os dos herbívoros autóctones.*

Contexto: A coevolução das gramíneas C₄, das savanas, dos herbívoros e dos humanos

“Os herbívoros são um factor determinante dos padrões e processos do ecossistema nas savanas semiáridas, e os seus efeitos revelam-se claramente observáveis quando excluídos das paisagens.”

Wigley-Coetsee *et al.* (2022)

Os ecossistemas africanos suportaram e adaptaram-se a, pelo menos, oito milhões de anos de fogos regulares nos prados C₄ altamente inflamáveis, e nos bosques tolerantes ao fogo das suas savanas mélicas/distróficas. As suas savanas áridas/eutróficas coevoluíram na presença de uma fauna rica em mamíferos herbívoros, em particular de antílopes, que caracterizam África como um paraíso da vida selvagem. No aspecto climático, África não passou pelos episódios drásticos de glaciação que transformaram as paisagens dos continentes do hemisfério norte durante a fria e seca Idade do Gelo do Pleistocénico. Nem testemunhou a extinção de mega-herbívoros que ocorreu na Austrália, nas Américas, em Madagáscar e na Nova Zelândia (Owen-Smith, 1987, 2021) nos últimos 40 mil anos, à medida que o *Homo sapiens* caçador/recolector se espalhava por todo o mundo a

partir das savanas da África Oriental e Austral – o Berço da Humanidade. A feliz coincidência da evolução inicial do *H. sapiens* nas savanas de África é, possivelmente, a razão por que os grandes herbívoros modernos de África foram capazes de coevoluir com a espécie humana. Os mamíferos puderam adaptar-se à pressão da caça ao longo de muitas dezenas de milhares de anos, em vez de desaparecerem, como aconteceu noutros continentes onde o encontro foi comparativamente rápido.

Mais recentemente, nos últimos 10 mil anos, os bovinos e as cabras domesticados foram introduzidos em África a partir da Eurásia. O seu impacto nas terras de África tem sido drástico. Uma sinopse do papel dos herbívoros autóctones (em grande parte em liberdade) na formação da vegetação das savanas, e as mudanças provocadas pela introdução pelas sociedades humanas de animais de pasto e de pastoreio domésticos (em grande parte sedentários) em África, traduzem-se em conhecimento acerca dos padrões de mudança da herbivoria em todo o continente.

Os herbívoros, sejam eles pastadores ou ramejadores, têm impactos negativos e positivos nas plantas em que se alimentam. Os herbívoros podem:

- Estimular o crescimento das gramíneas, ou destruir plantas;
- Contribuir para o ciclo de nutrientes;
- Manter ou alterar a relação entre a densidade de gramíneas e de plantas lenhosas;
- Abrir as copas das árvores e o coberto de gramíneas;
- Reduzir a taxa de acumulação de combustível e, como tal, da intensidade do fogo;
- Retardar ou acelerar o ritmo de recuperação da desfoliação.

Os herbívoros variam em tamanho, dos invertebrados mais pequenos ao maior dos mamíferos terrestres. Nas savanas mélicas/distróficas da África Central e Ocidental, a biomassa de herbívoros vertebrados é muito mais baixa do que nas savanas áridas/eutróficas da África Oriental e Austral. Nas savanas mélicas, minhocas, térmitas e microrganismos em decomposição desempenham, juntamente com o fogo, o papel dos grandes mamíferos herbívoros das savanas áridas. As estreitas relações evolutivas entre os herbívoros e as plantas de que dependem, e as paisagens que habitam, explicam a diversidade das comunidades herbívoras em todo o continente.

2.5.1 A evolução dos mamíferos herbívoros africanos e as savanas áridas/eutróficas

O nosso conhecimento acerca da distribuição e densidade da fauna africana, como a da sua flora, evoluiu dos relatos orais das comunidades tradicionais, e das observações documentadas dos naturalistas da era colonial, para as sínteses mais objectivas e ricas em dados das últimas décadas. Embora o conceito centenário de bioma tenha sido, recentemente, muito aplicado às formações de vegetação africana (Burgess *et al.*, 2004), foram propostos novos conceitos, como *piomas* (Archibald *et al.*, 2013) e *herbivomas* (Hempson *et al.*, 2015a), às características colectivas dos fogos e herbívoros. Trata-se de enquadramentos conceptuais úteis e que ajudarão a orientar a compreensão do papel dos mamíferos herbívoros na formação dos biomas de Angola.

As respostas das plantas à herbivoria são há muito reconhecidas, mas a distinção entre os padrões de resposta aos fogos e à herbivoria em savanas áridas/eutróficas e savanas mélicas/distróficas tem sido esbatida por muitos estudos que tratam todas as savanas africanas como um único bioma. Estudos recentes de Bond (2019 e referências afins) trouxeram provas filogenéticas, paleoecológicas e ecológicas convincentes que contribuem para o conhecimento da longa história das vias evolutivas distintas dos dois biomas de savana.

A característica-chave das savanas tropicais (as suas gramíneas C_4 evoluíram em resposta ao fogo e à seca sazonal) surgiu há ca. 30 Ma, com uma rápida expansão para a sua predominância actual, datada de ca. 8 Ma. A disjunção entre as savanas áridas/eutróficas, dominadas pela herbivoria, e as savanas mélicas/distróficas, dominadas pelo fogo (Huntley, 1982; Archibald *et al.*, 2017), pode datar do mioceno médio (ca 16 Ma). Foi nessa altura que surgiram os espinhos caulinares nas plantas lenhosas (para reduzir o impacto dos ramejadores), e que acelerou a diversificação dos bovídeos africanos (Charles-Dominique *et al.*, 2016, Figura 2.5.1). As savanas mélicas sem espinhos terão evoluído mais tarde. Ficaram bem estabelecidas antes da origem dos subarbustos geoxílicos, característicos das savanas mélicas, e que datam do Plioceno, há menos de 5,3 Ma (Maurin *et al.*, 2014).

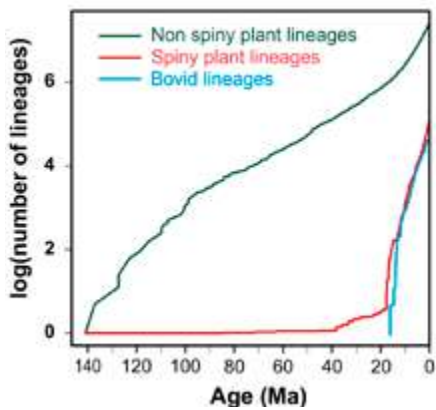


Figura 2.5.1
Diversificação das plantas espinhosas e das linhagens bovíneas (incluindo antílopes) em África. A partir de Charles-Dominique *et al.* (2016). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(38), E5572–E5579.

Tanto a **arquitectura** das plantas lenhosas (com espinhos/sem espinhos) como a **qualidade nutricional** de gramíneas (elevada/baixa) são características-chave de diferentes savanas africanas, e da composição herbívora resultante. Uma distinção importante entre as gramíneas das savanas africanas são as diferenças nas proporções do respectivo investimento em constituintes metabólicos (M), e em carboidratos estruturais (C) (Bell, 1982). Para o seu crescimento, os **herbívoros** necessitam de **constituintes metabólicos** (proteínas e carboidratos solúveis). Já as gramíneas precisam de **componentes estruturais de carboidratos** (celulose, hemicelulose e lignina). A proporção de M/C determina o valor das ervas para os herbívoros. Os nutrientes do solo disponíveis na planta determinam a capacidade de as gramíneas produzirem proteína, enquanto a água limita a biomassa total do produto final do seu crescimento. As consequências das diferentes condições de nutrientes do solo nos dois biomas de savana encontram-se resumidas na Tabela 2.5.1.

Tabela 2.5.1 Características da cobertura de gramíneas das savanas áridas/eutróficas e mésicas/distróficas.

Savanas áridas/eutróficas	Savanas mésicas/distróficas
• As gramíneas têm elevado valor nutritivo • Fraca precipitação/gramíneas de baixa biomassa • A elevada biomassa de herbívoros controla a estrutura de gramíneas • Animais com dieta mista • Material combustível variado • Fogos infrequentes	• As gramíneas têm baixo valor nutritivo • Elevada precipitação/elevada biomassa de gramíneas • A baixa biomassa de herbívoros tem baixo impacto na cobertura de gramíneas • Animais com uma dieta selectiva ou em quantidade • Elevada biomassa de combustível • Fogos frequentes

As interacções fogos/herbivoria em savanas áridas e mésicas são típicas dos sistemas de resposta da natureza, que mantêm o equilíbrio do ecossistema e incluem:

- Uma elevada proporção de gramíneas palatáveis de savanas áridas a serem consumidas por herbívoros, traduzindo-se em menos combustível para os fogos;
- Uma elevada proporção de gramíneas pouco palatáveis em savanas mésicas, com baixos níveis de herbivoria, fornecendo mais combustível para os fogos.

Os mecanismos envolvidos nestas interacções têm sido demonstrados nos ecossistemas áridos e mésicos do Parque Nacional Kruger (Smit & Archibald, 2019) e são relevantes para sistemas semelhantes em Angola. As respostas evolutivas dos mamíferos herbívoros a estes e outros desafios de qualidade alimentar são bem ilustradas pelas adaptações dos seus sistemas digestivos (Caixa 2.5.1).

CAIXA 2.5.1 SISTEMA DIGESTIVO DOS RUMINANTES E DENTES HIPSODONTES: SER BEM-SUCEDIDO COM UMA QUALIDADE DE FORRAGEM FRACA

Os mamíferos herbívoros mais bem-sucedidos são os ruminantes, que incluem membros das famílias Bovidae, Giraffidae e Tragulidae. Os bóvidos incluem 35 espécies autóctones de Angola (incluindo, por exemplo, a impala, a cabra-de-leque, a palanca-negra-gigante, o olongo e a pacaça). A girafa-de-angola (*Giraffa giraffa angolensis*), outrora o símbolo do Parque Nacional da Mupa, está agora extinta no país. O cabrito-do-rio (*Hyemoschus aquaticus*), conhecido de Cabinda e do Uíge, é uma espécie ancestral (Tragulidae) relacionada com os primeiros ruminantes pequenos que evoluíram há 50 milhões de anos. Pouco se sabe sobre a ecologia deste mini-ungulados das florestas do Maiombe e do Uíge. Actualmente, os ruminantes mais numerosos em Angola, e no mundo, são gado doméstico, ovino e caprino, com uma população global massiva de 3,6 mil milhões exemplares,

traduzindo-se numa ordem de grandeza mais abundante do que as espécies de ruminantes autóctones.

A rápida especiação de ruminantes pode ser explicada pelas adaptações à vida nos prados e savanas abertas de África durante o árido Mioceno (Capítulo 2.1, Caixa 2.1.1). No entanto, os primeiros mamíferos herbívoros enfrentaram dois desafios. Primeiro, as ervas C_4 tolerantes ao fogo que dominam as savanas tropicais têm alto teor de **celulose** e de sílica. Para digerir a celulose é necessária uma enzima especial, a **celulase**, ausente nos mamíferos. Segundo, os dentes dos mamíferos herbívoros primitivos foram rapidamente desgastados pelas gramíneas arenosas. Surgiram então duas respostas evolutivas:

- As relações mutualistas evoluíram com **microrganismos** (bactérias, protozoários) que têm celulasas que facilitam a digestão no estômago herbívoro. Estes microrganismos decompõem a celulose em ácidos gordos, proteínas e açúcares, essenciais para a energia e crescimento. Este mutualismo resolveu o primeiro desafio;
- O problema das gramíneas arenosas foi resolvido pela evolução de dentes com coroas altas (**hipsodontes**), cobertos de esmalte – o material mais duro da natureza –, que se projectam para além da linha das gengivas, reduzindo consideravelmente o desgaste. Estes molares trituradores foram adaptados para mastigar as folhas e os caules grossos das gramíneas e preparar material vegetal áspero para a digestão.

As gramíneas, em resposta ao pastoreio feito por herbívoros, desenvolveram **meristemas intercalares**. São estes os pontos de crescimento nos caules e na base das folhas das gramíneas que permitem um rápido crescimento pós-danos, como os causados pelo pastoreio frequente. As gramíneas têm também o tecido meristemático dos seus principais rebentos localizados na superfície do solo (**rebento basilar**), proporcionando protecção contra o fogo e pastoreio intenso. A maioria das gramíneas de savana formam tufos multicaule que podem viver durante longas décadas. As gramíneas dependem da desfoliação regular (causada pelos animais de pastoreio ou pelo fogo) para estimular o crescimento. Demasiada pressão de pastoreio pode danificar os meristemas e causar a morte. Pouca desfoliação pode resultar num denso tapete de gramíneas mortas, propenso ao fogo, e, em última análise, capaz

de matar as plantas. Tem sido sugerido que fogo, gramíneas (com broto basal e meristemas intercalares), e antílopes (com dentição hipsodonte e pernas longas, patas com cascos, ideais para fugirem velozmente aos predadores em prados abertos), coevoluíram durante a rápida expansão da savana através do Mioceno/Plioceno (Caixa 2.1.1).

É importante notar que os ungulados (mamíferos com cascos) recaem em dois grupos distintos – os ungulados com um número par de dedos nas patas (artiodáctilos – porcos, hipopótamos, antílopes), e os ungulados com um número ímpar de dedos (perissodáctilos – zebra, rinocerontes). Além disso, são agrupados de acordo com dois sistemas digestivos diferentes – fermentação do intestino posterior (*hindgut*), e ruminação do intestino anterior (*foregut*). Os artiodáctilos (com exceção dos porcos e dos hipopótamos) são ruminantes, o que requer alimentos de qualidade relativamente elevada; os perissodáctilos são fermentadores do intestino posterior, podendo recorrer a alimentos de baixa qualidade. Os dois sistemas digestivos são ilustrados na Figura 2.5.2.

- Nos fermentadores do intestino posterior (que incluem o elefante, bem como a zebra e o rinoceronte), o alimento é mastigado uma vez e passado para o estômago, onde é digerido. Seguidamente, passa para o ceco e cólon, onde é fermentado por microrganismos. Este processo revela-se apenas 50% eficaz na digestão da celulose, mas como se trata de um procedimento relativamente simples, fica concluído em 48 horas. O excremento dos digestores do intestino posterior é áspero, reflectindo a fraca decomposição das celulosas.
- Os ruminantes (excluindo o primitivo cabrito-do-rio) têm o estômago dividido em quatro compartimentos. Os alimentos são consumidos, mastigados com uma mistura de saliva, e entram na primeira câmara – o **rúmen**. O rúmen funciona como um compartimento de armazenamento, permitindo a continuação do processamento dos alimentos muito tempo depois de consumidos. As partes mais grossas do material vegetal (o bolo ruminal ou o bolo alimentar) são então regurgitadas de volta à boca, onde são novamente mastigadas (mastigando o bolo ruminal), um processo conhecido como **ruminação**. De volta ao rúmen, é fermentado por actividade microbiana. Este material é então passado para o segundo compartimento – o **retículo**. Aqui é ainda fermentado e passado para o terceiro

compartimento – o **omaso**, onde é filtrado. A seguir passa para o quarto compartimento, o **abomaso** – o “verdadeiro estômago” – e para o **intestino delgado** e para o **ceco**, onde ocorre mais digestão e absorção. Este processo complexo leva cerca de 80 horas, mas é 80% eficaz na decomposição (hidrolisação) da celulose e de outros nutrientes contidos no material vegetal áspero. Os excrementos dos ruminantes são, assim, de grão fino.

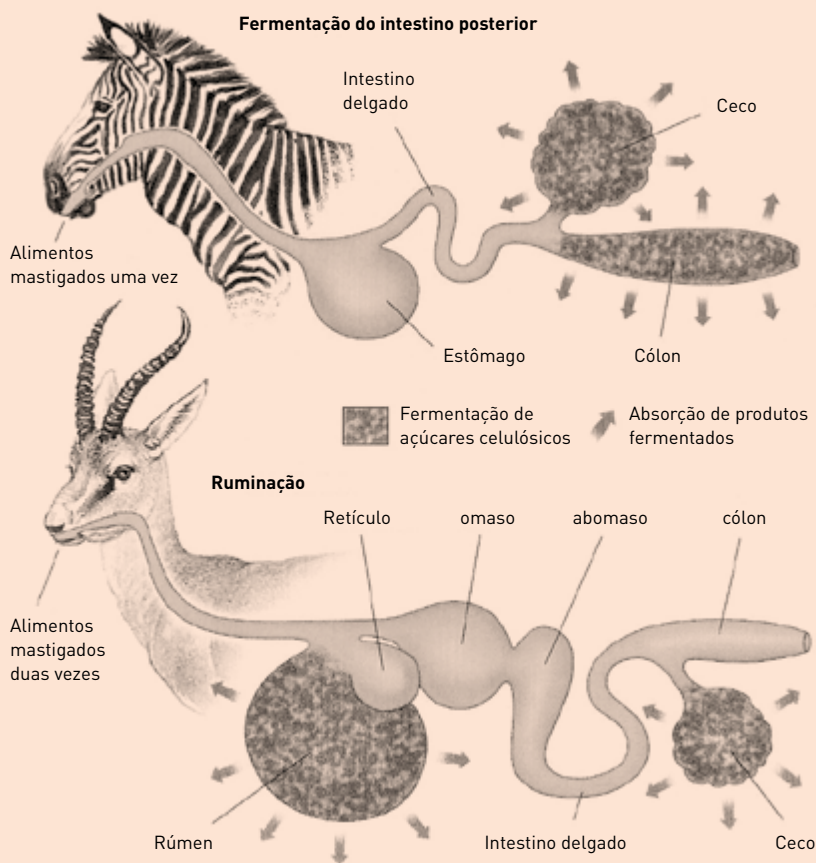


Figura 2.5.2 Comparação estilizada dos sistemas digestivos de fermentação e ruminação. A partir de Shorrocks (2007). *The Biology of African Savannas*. Oxford University Press, Oxford.

O nível mínimo de proteína exigido pelos ruminantes para manterem a actividade da microflora é de 6%. Apesar de a selecção de forragens de qualidade ser relativamente elevada, o processo de digestão lenta que apresentam tem um grave constrangimento. Se o nível proteico descer abaixo de 6% (frequente nas savanas mésicas/distróficas de miombo), o processamento lento dos alimentos pode levar à perda de peso e de condição física. Não obstante a elevada produtividade primária (vegetal) de savanas mésicas de baixos nutrientes, não podem transportar uma produtividade proporcional (herbívora). Em contraste, as savanas áridas/eutróficas, com teor de proteína sustentada, podem transportar uma biomassa ungulada muito maior do que as savanas mésicas.

A coevolução de gramíneas C_4 , os dentes hipsodontes e a ruminação explica o sucesso dos herbívoros da savana em toda a África.

2.5.2 Os herbivomas de África

O ecologista sul-africano Gareth Hempson e os seus colegas realizaram uma síntese ambiciosa da biomassa e das **características funcionais** de 92 espécies de mamíferos herbívoros africanos. Juntamente com a precipitação, o regime de fogos, o bioma e os dados do solo delimitaram regimes herbívoros que, seguindo a linguagem dos biomas e dos piomas, são apelidados de **herbivomas** (Hempson *et al.*, 2015a). Os seus cinco **tipos funcionais** (Figura 2.5.3) e quatro herbivomas fornecem enquadramentos conceptuais altamente relevantes para o conhecimento dos padrões de distribuição dos mamíferos herbívoros angolanos. O conceito de tipo funcional (ou característica funcional) é usado pelos ecologistas para simplificar a estrutura das comunidades em unidades manejáveis para estudo e como forma de responder a questões básicas sobre as suas relações com outras espécies e o ambiente. Todos estes cinco tipos funcionais e quatro herbivomas estão representados em Angola.

TIPOS FUNCIONAIS

- O tipo funcional do pequeno **ramejador não-social** é característico do antílope das florestas húmidas fechadas de Cabinda, Zaire, Uíge e Lunda Norte (cabra-do-mato-de-banda-dorsal-negra, cabra-do-mato-de-barriga-branca, cabra-do-mato-de-fronte-negra, seixa; cabrito-do-rio). Este grupo de pequenos ramejadores não-sociais também inclui o caxine e o punja do árido sudoeste;
- Os **animais sociais de tamanho médio e dieta mista** são espécies das savanas áridas (cabra-de-leque, órix);
- Os **ramejadores de grande porte** (olongo, girafa) são espécies das savanas áridas;
- Os **pastadores** dependentes de água incluem espécies das savanas áridas e místicas (boi-cavalo, palanca-negra, palanca-ruana, songue, puco);
- O quinto grupo inclui os não-ruminantes (zebra, rinoceronte-preto, elefante-de-savana e elefante-de-floresta) que, devido à sua capacidade de utilizar ervas ásperas e pobres em nutrientes, são caracterizados como animais que se alimentam de plantas com fibras densas (*bulk feeders*).

De acordo com o tipo funcional, a distribuição da biomassa herbívora em África é dominada pelo grupo não-ruminante, em que o elefante só por si excede a biomassa de todas as outras 91 espécies herbívoras combinadas (Hempson *et al.*, 2015a). Fritz *et al.* (2002) demonstram que a biomassa de mega-herbívoros, em particular do elefante, é limitada pela quantidade de alimentos, e não pela qualidade dos mesmos, pela sua capacidade de tolerar alimentos de baixa qualidade em zonas de precipitação mais elevada e com solos de baixa fertilidade.



Figura 2.5.3 Classificação funcional para os herbívoros africanos. A partir de Hempson *et al.* (2015). *Science*, 350 [6264]: 1056-61.

HERBIVOMAS

Uma análise do conjunto de dados compilado por Hempson e colegas revelou quatro **herbivomas** baseados no tipo funcional, comportamento social e *habitat* (Figura 2.5.4).

- O **herbivoma da “cabra-do-mato”** encaixa-se nos *habitats* florestais da África Central e Ocidental, incluindo o norte de Angola;
- O **herbivoma da “gazela árida”** associa as savanas áridas do sudoeste de África, do Corno de África e do Sahel.
- O terceiro grupo, e o mais diverso, é o **herbivoma dos animais que se alimentam de plantas fibrosas**, com distribuições que se adaptam às savanas méxicas/distróficas (incluindo miombo). Este herbivoma compreende uma elevada proporção de pastadores não-ruminantes dependentes da água, mas com os elefantes a darem a

maior contribuição para a biomassa global. O *habitat* deste grupo está em grande parte confinado a solos de baixos nutrientes, onde as gramináceas têm um valor nutricional baixo, produzem biomassas elevadas de combustível, e onde os fogos, não a herbivoria, são os principais consumidores.

- O quarto agrupamento é o herbívoro da “**elevada variedade e abundância de espécies maiores**” (VALS). Este grupo inclui as savanas áridas/eutróficas de África, em especial as savanas de solos ricos em nutrientes e, consequentemente, com ervas mais nutritivas.

Na África Austral, este quarto herbívoro inclui as planícies alagadas e as savanas abertas adjacentes do Cuando Cubango/Okavango, e as savanas áridas do Botsuana, do Zimbabué e da África do Sul. Em séculos anteriores, incluiu igualmente a zona costeira árida de Angola, do Namibe a Benguela, e até mesmo a Luanda, onde vestígios de uma outrora abundante fauna herbívora de grande porte sobreviveram na Quiçama até à década de 1970. Na África Oriental, incluiu as planícies basálticas do Serengeti. Estes são os epicentros de diversidade e abundância de antílopes do mundo e os locais dos principais parques nacionais e classificados como Património Mundial, como o Okavango, o Kruger, o Hwange, a Gorongosa, o Tsavo e o Serengeti.

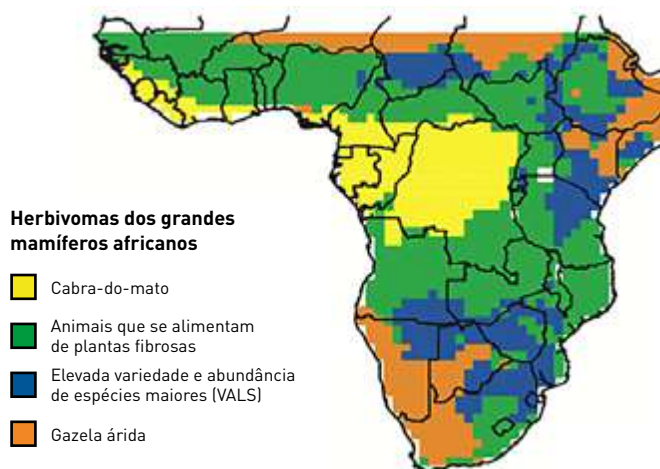


Figura 2.5.4
Distribuição dos herbívoros dos grandes mamíferos africanos. A partir de Hempson *et al.*, 2015a.

2.5.3 Padrões de impacto de pastadores e ramejadores

África mantém hoje, pelo menos em áreas efectivamente protegidas, uma colecção de megafauna que se assemelha à do Pleistocénico. É o continente ideal para estudar o papel dos mamíferos herbívoros na dinâmica do ecossistema, em particular em termos dos seus impactos no ciclo de nutrientes, danos nas árvores, consumo de rebentos, sementes e folhas, dispersão de frutos e abertura de clareiras por pisoteio.

Os herbívoros (consumidores especializados) concorrem também com o fogo (um consumidor generalista) no consumo de matéria potencialmente inflamável, reduzindo assim a intensidade e o impacto das queimadas. Em densidades elevadas, os ramejadores criam uma linha de pastoreio (*browse line*) em árvores e arbustos, a níveis proporcionais ao seu alcance. Se removerem as pontas em crescimento das árvores jovens, os efeitos combinados do pastoreio e do fogo causarão mortalidade e, possivelmente, uma mudança na estrutura da vegetação. As árvores jovens têm de ultrapassar tanto a **armadilha do fogo** como a **armadilha do pastoreio** para atingirem a maturidade (Capítulo 3.2, Figura 3.2.14).

Em certas áreas, os herbívoros mostram-se capazes de manter uma savana aberta desde que o potencial climático seja a floresta, embora a evidência de tais controlos herbívoros mediados seja limitada em zonas de elevada precipitação. A estrutura de savana méstica raramente é determinada por herbívoros. As savanas mésticas são conhecidas pela sua baixa biomassa de herbívoros. Inversamente, em savanas áridas, os herbívoros exercem controlos significativos na estrutura vegetativa. Mega-herbívoros (com massa corporal superior a 1000 kg) como o elefante podem causar danos físicos em árvores grandes e reduzir um bosque alto a uma zona arbustiva. No Parque Nacional Kruger, a exclusão herbívora ao longo de 22 anos revelou uma cobertura lenhosa 11 vezes maior em áreas sem herbívoros, quando comparada com locais expostos a mamíferos herbívoros (Asner *et al.*, 2009). Experiências de longo prazo de exclusão de herbívoros em savanas áridas/eutróficas de *Colophospermum* no Parque Nacional Kruger (Wigley-Coetsee *et al.*, 2022; e Figuras 2.5.5 e 2.5.6) demonstram o impacto do elefante na estrutura da vegetação. Impactos semelhantes não foram notados em exclusão em savanas mésticas/distróficas com as mesmas densidades de elefantes (Asner & Levick, 2012). Herbívoros de grande porte,

como o hipopótamo e o rinoceronte-branco, também conseguem abrir caminho por entre gramíneas densas e cobertura arbustiva, estabelecendo “**pastos relvados**” (Hempson *et al.*, 2015b). Waldram *et al.* (2008) descrevem o rinoceronte-branco como engenheiros ecológicos, por causa dos efeitos de “cima para baixo” na estrutura do ecossistema, criando um mosaico de manchas de ervas curtas e nutritivas, livres de fogos, facilitando assim a utilização do *habitat* por outras espécies herbívoras.

Owen-Smith (1982, 2021) observa a distinção entre herbívoros de pasto (que seleccionam espécies vegetais e partes de plantas com vista a obterem o máximo aporte **energético**) e animais de pastoreio (que se concentram na qualidade das plantas para dali retirarem o máximo aporte de **nutrientes**). Enquanto o *Colophospermum mopane* (mutiati) não tem defesas estruturais contra a herbivoria, o mesmo não acontece com muitas espécies lenhosas de savanas áridas/eutróficas, como as adaptações espinescentes de géneros como a *Acacia*, *Adenium*, *Balanites*, *Capparis*, *Dichrostachys*, *Euphorbia*, *Gymnosporia*, *Maytenus* e *Zizyphus*. Estas defesas nem sempre impedem os herbívoros de consumirem folhas e rebentos, mas reduzem a taxa e a quantidade removidas por esforço unitário. Estas plantas, e os mamíferos que se alimentam delas, coevoluíram.

Os mamíferos que se alimentam em árvores e arbustos espinhosos possuem focinhos mais estreitos, línguas mais compridas e lábios preênses, permitindo-lhes lidar com plantas espinhosas melhor do que as espécies de boca larga dos pastadores. Uma comparação instrutiva é a das duas espécies de rinoceronte africano. O rinoceronte-negro (também conhecido como rinoceronte-de-lábios-preênses) é ramejador, enquanto o rinoceronte-branco (ou rinoceronte-de-lábios-quadrados) é pastador. As duas espécies têm hábitos alimentares e impactos ecológicos distintos. O rinoceronte-negro consome arbustos espinhosos, abrindo balcedos. O rinoceronte-branco recorre a “pastos relvados”, o que mantém as áreas livres de fogo.

A girafa, o antílope mais alto, geralmente com impacto limitado na estrutura do *habitat*, pode exercer sérios danos às espécies das savanas áridas se a sua densidade exceder a **capacidade de suporte** da comunidade arbórea (Bond & Loffell, 2001). Após a introdução de girafas na Concessão Etendeka, no noroeste da Namíbia, estas causaram a supressão local do seu pasto preferido (*Maerua* e *Boscia*) e o desaparecimento de algumas espécies de aves (Christopher Hines, comunicação pessoal, 2020). Esta situação pode

mesmo surgir em locais com pouca densidade de girafas (e outros herbívoros), onde a baixa disponibilidade de pasto resulta da seca ou de elevados níveis de concorrência.



Figura 2.5.5 Estragos feitos por elefantes na savana árida/eutrófica de *Colophospermum mopane* no Parque Nacional Kruger. Fotografia de Merle Huntley.



Figura 2.5.6 Mata de *Colophospermum mopane* (mutiati) protegida de elefantes no interior de uma vasta zona de exclusão. Fotografia de William Bond.

Enquanto os elefantes têm a capacidade física de transformar bosques em zonas arbustivas, o mesmo acontece com os porcos-espinhos, na extremidade oposta do espectro de biomassa herbívora. Yeaton (1988) descreve uma sequência de danos causada por porcos-espinhos na casca basal da *Burkea africana*, seguida de reiterados danos causados pelo fogo no xilema exposto, e terminando no colapso das árvores durante os vendavais. O processo desenvolveu-se ao longo de uma sequência de quatro ou cinco fogos em 20 anos, com cada fogo a destruir mais profundamente o tronco danificado, e resultando em até 2% das árvores grandes a serem derrubadas

anualmente. Em savanas mélicas/distróficas, como as dominadas por *Burkea africana*, que apresentam um baixo estado de nutrientes do solo e um crescimento muito lento das árvores, até mesmo uma mortalidade de 2% pode ter um impacto significativo na estrutura florestal.

CAIXA 2.5.2 INTERACÇÕES HOMEM/AMBIENTE – A TRANSFORMAÇÃO DAS SAVANAS PELO GADO DOMÉSTICO

Vivemos num mundo que foi muito transformado pelas actividades humanas, especialmente ao longo dos últimos dois séculos de industrialização (o **Antropoceno**). Tais transformações foram precedidas por alterações que ocorreram ao longo do final do Pleistocénico – em particular nos últimos 40 mil anos –, como descrito na introdução a este capítulo. À medida que as transformações ecológicas impulsionadas pelo homem se intensificam através do Antropoceno, o foco tem sido direccionado para os progressivos impactos socioeconómicos do aquecimento global, previstos no século actual (Caixa 2.2.1). Mas, em África, devido a distorções na estrutura e biomassa dos herbívoros, resultantes da agricultura, pastoreio e desflorestação, mudanças muito mais rápidas ocorreram durante o século passado. Numa série de estudos que abrangem a África subsariana, Hempson e colegas sintetizaram uma vasta base de dados sobre os mamíferos herbívoros (ambos animais autóctones e gado introduzido) da região (Archibald *et al.*, 2013; Archibald & Hempson, 2016; Hempson *et al.*, 2015a, 2017). Estes autores fizeram descobertas notáveis e importantes. Comparando comunidades herbívoras actuais e históricas geo-referenciadas, com base em dados de biomassa ao nível das espécies, com dados sobre a frequência dos fogos, o impacto herbívoro e as características do solo demonstram perdas totais substanciais de biomassa em savanas mélicas, e aumentos de biomassa em savanas áridas. Relacionam estas alterações a uma série de pressões ambientais (caça, precipitação, queimadas e aumento do gado).

As tradições pastoris com o gado doméstico (gado, ovinos, caprinos) são praticadas em toda a África há pelo menos dois mil anos, e o número de indivíduos e a biomassa total de espécies domésticas ultrapassam agora largamente os das espécies autóctones. O gado doméstico modifica, em grande medida, os ecossistemas através dos efeitos que tem na frequência e intensidade dos

fogos, no coberto arbóreo e na dispersão de nutrientes. Os animais domésticos competem também directamente com os herbívoros autóctones por um pastoreio mais nutritivo. Actualmente, a biomassa do gado corresponde ou excede a biomassa da vida selvagem passada (excluindo os elefantes), em áreas com precipitação até 1000 mm por ano (Hempson *et al.*, 2015a; Figura 2.5.7). Nas áreas que recebem mais de 1000 mm MPA, a biomassa de gado fica abaixo da dos antigos níveis de biomassa da vida selvagem.

As populações actuais de gado doméstico excedem a biomassa da vida selvagem passada em savanas áridas, onde a provisão suplementar de água e de forragem aumentou a capacidade de suporte e eliminou um constrangimento fundamental no número de herbívoros – como determinado pela variabilidade interanual na disponibilidade de água e alimentos. Hempson *et al.* (2017) demonstram que acima de um limiar de biomassa de 1500 kg/km², os herbívoros reduzem a acumulação de gramíneas e aumentam assim a supressão de fogos. Esta situação acontece em Angola, tanto em savanas áridas (Cunene, Namibe, Benguela) como nas margens de savanas místicas (Huíla), onde sistemas pastoris intensivos foram desenvolvidos ao longo do século passado. Enquanto o número de mamíferos autóctones flutua de forma significativa em resposta à variabilidade dos recursos, o número de animais domésticos tende a ser marcado pela percepção do criador acerca das condições médias definidas pelas tradicionais taxas de lotação.

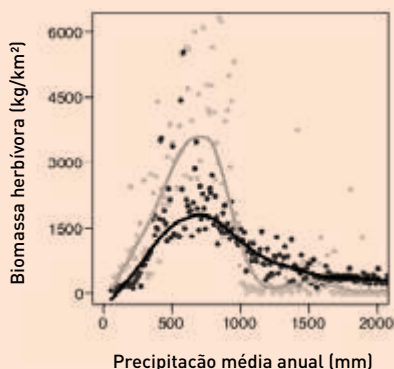


Figura 2.5.7 Biomassa herbívora em relação à precipitação média anual. Ambos os factores reconstruíram o pico da biomassa herbívora passada – excluindo elefantes – (pontos e linha a preto) e da biomassa animal presente (pontos e linha a cinzento) a cerca de 650-750 mm de precipitação média anual, onde as savanas áridas/eutróficas e as savanas místicas/distróficas se entrelaçam. A partir de Hempson *et al.* [2015a]. *Science*, 350 (6264): 1056-61.

Uma consequência do pastoreio intensivo, e da redução de carga combustível para os fogos, é a formação de balcedos (**invasão de mato**) em muitas partes da África Austral. As espécies espinhosas de *Acacia* e *Dichrostachys cinerea* são particularmente propensas à formação de mato em áreas onde o fogo foi suprimido por sobrepastoreio. No entanto, após episódios de elevada precipitação e rápido crescimento de espécies de gramíneas anuais, e a acumulação de combustível seguido de fogos raros mas intensos, as sementes de *Dichrostachys cinerea* são conhecidas por germinar rapidamente. O fogo é, assim, tanto um estimulante para a germinação de sementes como um supressor do seu desenvolvimento, interagindo de forma complexa com herbívoros.

A contrastar com as savanas áridas, na maior parte das savanas místicas/distróficas (miombo) a biomassa pecuária, passada e presente, permanece baixa devido à vegetação herbácea pobre em nutrientes, em solos fortemente lixiviados e de baixos nutrientes, e à presença de doenças como a tripanossomíase.

Tanto o elefante-de-savana como o elefante-de-floresta exerceram historicamente um forte impacto na vegetação lenhosa, porém, a drástica redução das áreas de distribuição e da dimensão das populações de elefantes ao longo das últimas décadas resultou em aumentos mensuráveis na cobertura lenhosa (Stevens *et al.*, 2016). A alteração resulta directamente da redução dos danos nas árvores causados por elefantes, e, indirectamente, através da redução da abertura de comunidades arborizadas ao crescimento de gramíneas e, como tal, do aumento da penetração de fogo e de danos nas árvores. Inversamente, o aumento das populações de cabras em savanas áridas suprimiu o crescimento das plantas lenhosas em algumas áreas devido ao seu impacto negativo no estabelecimento de mudas.

Com o encurralamento dos animais durante a noite, o que os protege dos predadores, os impactos a longo prazo da distorção do perfil herbívoro em África incluíram alterações nos padrões de dispersão de nutrientes. Os herbívoros autóctones dispersam nutrientes por uma vasta área, enquanto o gado, recolhido dentro de cercas, concentra nutrientes em áreas confinadas. Tais pontos de nutrientes podem ter efeitos significativos na estrutura do ecossistema, mesmo em escalas espaciais precisas. Nas savanas místicas/distróficas de *Burkea africana*, em Nylsvley, na África do Sul, os locais das aldeias pastoris da Idade do Ferro reflectem-se em bolsas de *Acacia tortilis* em savanas

áridas/eutróficas, dentro da ampla matriz da savana mélica/distrófica de *Burkea africana*. A acumulação de nutrientes provenientes do encurralamento de gado doméstico resultou numa mudança na química e textura do solo, numa mudança na estrutura e composição da vegetação, e numa mudança nas comunidades de aves que persistiram durante centenas de anos após o abandono dos currais (Scholes & Walker, 1993). Alargados a toda a África subsariana, os impactos de tais mudanças na difusão de nutrientes (estimadas por Hempson, Archibald & Bond (2017) que tenham sido reduzidas para 5% dos níveis anteriores) podem introduzir novas distorções nos padrões dos ecossistemas.

África é, portanto, única na sua riqueza de ungulados autóctones, e as interações próximas que estas têm com a diversidade de biomas, ecorreções e ecossistemas que, durante milhões de anos, evoluíram em paralelo. O continente é também único na longa história da coevolução do *Homo sapiens*, fazedor de fogos e pastoralista, ao longo de muitas dezenas de milhares de anos, mais do que em qualquer outro continente.

Referências: Capítulo 2.5 Herbivoria: mamíferos pastadores e ramejadores

- Archibald, S., Lehmann, C. E., Gómez-Dans, J. L., *et al.* (2013). Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(16): 6442-7.
- Archibald, S., & Hempson, G. P. (2016). Competing consumers: contrasting the patterns and impacts of fire and mammalian herbivory in Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 371(1703), 20150309.
- Archibald, S., Beckett, H., Bond, W. J., *et al.* (2017). Interactions between Fire and Ecosystem Processes. In: Cromsigt J. P. M. G., Archibald, S. & Owen-Smith, N. (Eds.). *Conserving Africa's Mega-Diversity in the Anthropocene*, Cambridge University Press, pp. 234-261.
- Asner, G. P., Levick, S. R., Kennedy-Bowdoin, T., *et al.* (2009). Large-scale impacts of herbivores on the structural diversity of African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(12), 4947-52.
- Asner, G. P., & Levick, S. R. (2012). Landscape-scale effects of herbivores on treefall in African savannas. *Ecology Letters*, 15(11): 1211-17.
- Bell, R. H. V. (1982). The effect of soil nutrient availability on community structure in African ecosystems. In: Huntley, B. J., & Walker B. H. (Eds.). *Ecology of Tropical savannas*. Springer, Berlin, pp. 193-216.
- Bond, W. J. (2019). *Open Ecosystems: Ecology and Evolution Beyond the Forest Edge*. Oxford University Press, Oxford. 191 pp.
- Bond, W. J., & Loffell, D. (2001). Introduction of giraffe changes acacia distribution in a South African savanna. *African Journal of Ecology*, 39(3): 286-94.

- Burgess, N. D., Hales, J. D., Underwood, E., et al. (2004). *Terrestrial ecoregions of Africa and Madagascar – a conservation assessment*. Island Press, Washington DC. 499 pp.
- Charles-Dominique, T., Davies, T. J., Hempson, G. P., et al. (2016). Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(38), E5572–E5579.
- Fritz, H., Duncan, P., Gordon, I. J., et al. (2002). Megaherbivores influence trophic guilds structure in African ungulate communities. *Oecologia*, 131(4): 620-625.
- Hempson, G. P., Archibald, S., & Bond, W. J. (2015a). A continent-wide assessment of the form and intensity of large mammal herbivory in Africa. *Science*, 350(6264): 1056-61.
- Hempson, G. P., Archibald, S., & Bond, W. J., et al. (2015b). Ecology of grazing lawns in Africa. *Biological Reviews*, 90: 979-994.
- Hempson, G. P., Archibald, S., & Bond, W. J. (2017). The consequences of replacing wildlife with livestock in Africa. *Scientific Reports*, 7(1): 17196.
- Huntley, B. J. (1982). Southern African Savannas. In: Huntley, B. J., & Walker, B. H. (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin, pp. 101-119.
- Maurin, O., Davies, T. J., Burrows, J. E., et al. (2014). Savanna fire and the origins of the ‘underground forests’ of Africa. *New Phytologist*, 204(1): 201-14.
- Owen-Smith, N. (1982). Factors influencing the consumption of plant products by large herbivores. In: Huntley, B. J., & Walker, B. H. (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin, pp. 359-404.
- Owen-Smith, N. (1987). Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. *Paleobiology*, 13: 351-62.
- Owen-Smith, N. (2021). *Only in Africa. The Ecology of Human Evolution*. Cambridge University Press. 350 pp.
- Scholes, R. J., & Walker, B. H. (1993). *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shorrocks, B. (2007). *The Biology of African Savannas*. Oxford University Press, Oxford. 279 pp.
- Smit, I. P. J., & Archibald, S. (2019). Herbivore culling influences spatio-temporal patterns of fire in semi-arid savanna. *Journal of Applied Ecology*, 56: 711-721.
- Stevens, N., Erasmus, B. F. N., Archibald, S., & Bond, W. J. (2016). Woody encroachment over 70 years in South African savannas: Overgrazing, global change or extinction aftershock? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371(1703).
- Waldram, M. S., Bond, W. J., & Stock, W. D. (2008). Ecological engineering by a mega-grazer: White rhino impacts on a South African savanna. *Ecosystems*, 11(1), 101-112. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9109-9>.
- Yeaton, R. I. (1988). Porcupines, fire and the dynamics of the tree layer of the *Burkea africana* savanna. *Journal of Ecology* 76: 1017-29.

PARTE III
CONCEITOS ECOLÓGICOS E PROCESSOS
DO ECOSISTEMA

PARTE III

CONCEITOS ECOLÓGICOS E PROCESSOS DO ECOSISTEMA

Contexto: Conceitos, princípios e leis na estrutura, função e dinâmica

A ecologia, “o estudo científico da distribuição e abundância de organismos, e as interacções que determinam essa distribuição e abundância”, tem sido uma profissão activa há mais de um século. Foi desenvolvido um conjunto sólido de conceitos, princípios e leis sobre os quais se baseia a ciência e a prática da ecologia. Neste livro, apenas é possível dar descrições significativas de alguns dos conceitos e princípios-chave. Exemplos de fenómenos e relações de ecossistemas angolanos, e outros da África Austral, serão usados para ilustrar o que muitas vezes são ideias complexas e até contenciosas. Uma maior profundidade está disponível nos manuais escolares abrangentes, e nos trabalhos de investigação originais listados para uma leitura suplementar.

Como se pode ler na introdução deste livro, os sistemas ecológicos reflectem uma hierarquia de níveis de organização de espécies, populações e comunidades a ecossistemas, biomas e biosfera. Para cada nível da hierarquia, e para as interacções entre eles, existem conceitos e princípios orientadores, ligados pela teoria da evolução, pela selecção natural e pelas leis da termodinâmica. Para que o leitor se possa centrar em conceitos e princípios relevantes para os biomas e ecossistemas de Angola, serão apresentados três níveis de detalhe:

- Em primeiro lugar, serão delineados conceitos gerais básicos para o estudo de qualquer ecossistema ou bioma. Embora não sejam exaustivos, incluem muitos dos elementos de ecologia que precisam de ser familiares ao aluno;
- Em segundo lugar, o funcionamento dos ecossistemas terrestres será examinado em termos de vias energéticas regidas pelas leis da termodinâmica. As interacções e dinâmicas estruturais/funcionais

serão consideradas à escala paisagística. Estudos do bioma de savana mészica e a sua interface com o bioma de floresta húmida serão usados como modelos;

- Em terceiro lugar, serão descritas as múltiplas formas adoptadas por animais e plantas para poderem sobreviver, crescer e reproduzir-se em ambientes desafiantes, utilizando o bioma do deserto do Namibe como modelo, fornecendo pontos de vista sobre os incríveis produtos da evolução por selecção natural.

CAPÍTULO 3.1

CONCEITOS GERAIS EM ECOLOGIA

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *De que forma são os ecossistemas estruturados e como funcionam, em níveis sucessivos, dentro de uma hierarquia de interações;*
- *Por que razão a evolução pela selecção natural é um princípio fundador da biologia;*
- *De que forma são as populações estruturadas espacialmente e em termos de idade, movimento e padrões de história da vida;*
- *Por que razão a riqueza das espécies, a equabilidade e o domínio são elementos-chave da estrutura comunitária;*
- *Como é que as inter-relações de espécies dentro de uma comunidade criam cadeias alimentares e teias alimentares;*
- *Por que razão é necessária uma visão paisagística da estrutura comunitária para identificar padrões e relações dentro e entre habitats e biota;*
- *Como é que as teorias da biogeografia insular e das metapopulações explicam a diversidade e a dinâmica das populações isoladas;*
- *Por que razão as vantagens competitivas de certas espécies não-nativas (invasoras) podem exercer impactos fortemente negativos em meios de subsistência rurais.*

Contexto: Processos ecológicos – níveis-chave e termos relacionados

Os manuais escolares sobre os fundamentos da ecologia seguem, em geral, uma sequência lógica do organismo para a população e para os níveis comunitários. Como tal, os processos são examinados em escalas mais elevadas de integração, tais como a energia do ecossistema, os padrões de distribuição e abundância, e as propriedades emergentes dos ecossistemas. Iremos introduzir neste ponto alguns dos conceitos e princípios fundamentais a estes níveis sucessivos, e fornecer exemplos seleccionados das suas características nos capítulos que se seguem. Os termos-chave destacados em **negrito**, conforme mencionado, serão discutidos mais detalhadamente

nos capítulos seguintes. A estrutura deste esboço segue-se à apresentada por Smith & Smith (2015) no seu excelente livro *Elements of Ecology*.

CONCEITOS A NÍVEL DO ORGANISMO

Como salientado na definição de ecologia, a ciência começa no estudo dos **organismos**, pelo que tem de considerar tanto o **genótipo** (em que os **genes** são unidades de herança no processo de adaptação por selecção natural) como o **fenótipo** (que é a expressão física do genótipo moldado pelo meio ambiente). A **adaptação** por selecção natural (ou outros processos, como a deriva genética) ocorre através do mecanismo de **variação genética** dentro das populações e pode resultar em **diferenciação genética**, e, em certos ambientes, à formação de **espécies geograficamente isoladas** e subespécies. Ao longo de períodos mais longos, a diferenciação pode levar à criação de **espécies** distintas.

CONCEITOS A NÍVEL POPULACIONAL

Uma **população** é um grupo de indivíduos da mesma espécie que habita uma determinada área. As populações variam em termos da área que abrange todos os indivíduos da espécie, representando a sua **extensão geográfica**. Uma espécie pode incluir muitas populações, frequentemente isoladas. Estas populações individuais fazem parte do que é referido como **metapopulação** (Capítulo 3.1.7). Espécies e subespécies **endémicas** ocupam uma área definida e limitada, regra geral referindo-se a um único país ou bioma, como a palanca-negra-gigante do centro de Angola e a *Welwitschia mirabilis* do deserto do Namibe. **Espécies ubíquas** ocorrem numa vasta área geográfica, muitas vezes em diversos países e *habitats*, como a árvore dominante do miombo, *Brachystegia spiciformis*. O termo **dominante** é usado tanto para uma espécie que, devido ao tamanho, abundância ou outras características pode ser visivelmente proeminente, ou onde é mais abundante em número de indivíduos ou dominante em termos de biomassa. A abundância e distribuição de uma população dentro da sua extensão fornece uma medida de densidade, e o padrão espacial dentro da área de distribuição pode ser **uniforme, aleatório ou agrupado**. Enquanto as populações vegetais são fixadas no local onde germinam, radiculam e crescem até atingirem a maturidade, a maioria das espécies animais são móveis e podem ser **migradoras** ou **nómadas** (como acontece com muitas aves e

alguns antílopes), ou as populações podem ser **sedentárias** dentro de uma **área de distribuição natural**, sazonal ou permanentemente definida, e, em muitos casos, um **território** protegido.

A **estrutura** de uma população varia geralmente ao longo do tempo, tanto no sexo como na idade. A compreensão da **demografia** das populações, em termos de taxas de nascimento e de morte, e o momento em que tais acontecimentos ocorrem na história da vida dos indivíduos, é uma exigência para o estudo da dinâmica das populações e das comunidades. As características da história de vida das espécies podem ser usadas para entender como se relacionam com as forças ambientais, através das conhecidas **estratégias r e K** .

Dentro das populações de espécie única, as interações **intra-específicas** incluem a competição por recursos, em que factores ambientais (como a disponibilidade de água e luz, recursos alimentares e abrigo) podem limitar o crescimento de acordo com a capacidade de suporte do *habitat*. A concorrência intra-específica pode resultar no autodesbaste dentro das populações vegetais, como ocorre em populações monoespecíficas de árvores em bosques de miombo. O autodesbaste é o declínio progressivo em densidade e o aumento em biomassa (crescimento) dos indivíduos restantes causado pelos efeitos combinados da mortalidade dependente da densidade, e do crescimento dentro de uma população. Dentro das espécies de antílopes, o comportamento territorial pode funcionar como um regulador do crescimento populacional.

CONCEITOS DE NÍVEL COMUNITÁRIO

A estrutura das comunidades é um dos temas centrais da investigação ecológica. As principais medidas da estrutura comunitária são **a riqueza e a equabilidade das espécies**. Relacionado com estes dois factores está o conceito de domínio, que pode referir-se ao número ou tamanho de indivíduos de uma espécie. As espécies que predominam (em número ou tamanho) numa comunidade são chamadas **dominantes**. Em savanas áridas, indivíduos de uma única espécie de gramíneas podem superar substancialmente as árvores dispersas. Árvores como os imbondeiros, pelo seu tamanho, pela sombra que projectam e pela alteração da água do solo e dos nutrientes à volta da sua base, podem dominar tanto o funcionamento da comunidade de savana como a aparência visual da paisagem. Inversamente,

as gramíneas podem encobrir as sementes dos imbondeiros ou, através da acumulação de combustível e de um fogo resultante, impedir o seu crescimento e, como tal, ter um papel dominante na história da vida e na demografia das árvores fisicamente muito maiores. Tamanho ou abundância não são as únicas medidas de importância ou domínio. **Espécies-chave** (*keystone species*) para o ecossistema são aquelas que influenciam a estrutura comunitária e funcionam de forma desproporcional em relação ao seu número ou tamanho. Por exemplo, os porcos-espinhos têm demonstrado influenciar a mortalidade das árvores de savana a um nível semelhante aos grandes “engenheiros do ecossistema” – os elefantes.

O conceito de estrutura diz respeito não apenas à forma fisionómica (prado, savana, floresta) ou à composição das espécies (florais e faunais), mas também às adaptações fisiológicas, morfológicas e comportamentais por que as espécies passaram para terem sucesso num determinado local, ao longo de um gradiente ambiental. O conjunto particular de condições, recursos e adaptações necessários para uma espécie ser bem-sucedida num determinado ecossistema determina o seu **nicho fundamental**. Outros factores, como a concorrência, determinam o **nicho efectivo** de uma espécie, dentro da variedade de condições em que pode ser fisiologicamente bem-sucedida.

Dentro das comunidades, a **competição interespecífica** para os recursos é definida como uma relação que afecta negativamente as populações de duas ou mais espécies. Os ecologistas reconhecem duas formas principais de competição: a **competição de interferência** ou **concurso** ocorre quando alguns indivíduos – recorrendo a ameaças **directas** como luta ou venenos – acedem a recursos, excluindo outros concorrentes (alguns vencedores, alguns perdedores). A **exploração** ou a **competição** ocorre **indirectamente** onde quer que a intensidade crescente da concorrência esgote os recursos uns dos outros. Este processo reduz o crescimento e a reprodução em todos os indivíduos numa população (todos os indivíduos perdem de igual modo) e é descrito em exemplos no Capítulo 3.1.5.

O conceito de competição interespecífica é uma das pedras angulares da ecologia evolutiva e tema de muitos estudos clássicos. Os fundamentos foram estabelecidos independentemente por dois matemáticos, o americano Alfred Lotka e o italiano Vittoria Volterra, na década de 1920. Lotka e Volterra descreveram quatro possíveis resultados da competição interespecífica. Os principais resultados da concorrência interespecífica, de acordo

com as equações de Lotka-Volterra, e como resumido por Smith & Smith (2015), são:

- A espécie 1 pode superar a espécie 2;
- A espécie 2 pode superar a espécie 1.

Estes resultados conduzem ao **princípio da exclusão concorrencial**, que estabelece que duas espécies que tenham exactamente as mesmas exigências ecológicas não possam coexistir. Os outros dois resultados envolvem a coexistência.

- Um **equilíbrio instável**, em que as espécies mais abundantes superam, à partida, a outra;
- Um **equilíbrio estável**, em que duas espécies coexistem, mas a um nível populacional mais baixo do que se cada uma existisse sem a outra.

Um outro resultado dos modelos Lotka-Volterra de competição interespecífica é o que sugere o controlo mútuo entre populações predadoras e presas que oscilam ao longo do tempo. Aqui, outro estudo clássico demonstra o conceito – o da relação entre a lebre-americana e o lince-do-canadá, descrito no Capítulo 3.1.6.

Uma das consequências evolutivas importantes da concorrência é a **coevolução** de características estruturais muitas vezes complexas, como as que contribuem para a polinização bem-sucedida das plantas por insectos. A competição por recursos semelhantes, como a humidade do solo por árvores e gramíneas, pode resultar na **repartição** da utilização desses recursos no espaço e no tempo (Caixa 3.2.1). Quando o nicho de uma espécie se expande em resposta à remoção de um concorrente, o resultado é conhecido como **libertação competitiva** (*competitive release*). Trata-se de um exemplo de mudanças rápidas e importantes nas populações herbívoras, após a remoção de concorrentes (outros herbívoros), predadores e caçadores furtivos. Foi o que ocorreu nas últimas décadas no Parque Nacional da Gorongosa, em Moçambique, como ilustrado na Figura 3.1.1. A Caixa 3.1.1 faculta uma sinopse do problema das espécies invasoras em Angola, demonstrando o resultado de interações competitivas entre espécies invasoras e comunidades naturais, mediadas por influências humanas.

CAIXA 3.1.1: INTERACÇÕES HOMEM/AMBIENTE – ESPÉCIES INVASORAS AMEAÇAM MEIOS DE SUBSISTÊNCIA RURAIS.

“As espécies invasoras estão entre as principais ameaças à biodiversidade a nível global, e estima-se que estejam a afectar os meios de subsistência em 70% dos países africanos.”

Munyaradzi Makoni (2020)

Um dos pilares da evolução e da ecologia é o conceito de competição. O equilíbrio dos ecossistemas naturais é facultado por um campo de acção dinâmico – a demanda de recursos entre espécies concorrentes que procuram alcançar um equilíbrio até que algum factor altere a disponibilidade de recursos específicos, beneficiando uma das duas espécies concorrentes. Em lugar algum o desequilíbrio é tão bem ilustrado como nas interacções entre espécies autóctones (nativas) e espécies introduzidas (exóticas, não nativas), conduzindo ocasionalmente ao aumento do domínio das espécies “invasoras”. São muitos os factores que podem explicar uma proliferação súbita da população de uma espécie não nativa. Em primeiro lugar, as espécies recém-chegadas podem estar livres dos factores (predadores, concorrentes, parasitas, doenças) que controlam a sua abundância no seu *habitat* natural. Em segundo lugar, as espécies invasoras apresentam, em geral, elevadas taxas de reprodução, mecanismos eficazes de dispersão, crescimento rápido e requisitos de nicho abrangentes ou generalistas. Em terceiro lugar, as intervenções humanas proporcionam, frequentemente, condições ideais para espécies recém-chegadas.

Durante os últimos séculos, o papel dos seres humanos, enquanto agentes de dispersão de longo alcance (navios, carros, aviões) e transformadores de paisagens através da agricultura, acelerou a distribuição de espécies em todo o mundo. A maioria das espécies imigrantes morre, a não ser que seja apoiada pela intervenção humana ou sobreviva porque pode adaptar-se ao seu novo ambiente. Em média, 10% das espécies recém-chegadas não sobrevivem, e por isso não se reproduzem, e menos de 10% naturalizam-se. Destas, menos de 10% tornam-se invasoras, ameaçando hoje a produção alimentar sustentável, o bem-estar humano e a biodiversidade.

Apesar dos impactos globais das espécies invasoras, é surpreendente a pouca atenção que tem sido dada ao problema em Angola, o que contrasta

com a situação na Europa, em que os danos anuais, no valor de 12 mil milhões de euros, resultam do impacto das espécies invasoras na saúde humana, nas infra-estruturas danificadas e nas perdas agrícolas. Na África do Sul, que conta com mais de um século de investimento no domínio da investigação de espécies invasoras (Moran *et al.*, 2013), estas espécies custam actualmente ao país mais de 450 milhões de dólares por ano, e são responsáveis por cerca de um quarto da sua perda de biodiversidade.

São várias as explicações que podem ser dadas para a ausência de um programa concertado de gestão de espécies invasoras em Angola: a falta de informação, a capacidade científica limitada e recursos tecnológicos e financeiros inadequados. Mas um factor fundamental é que, não obstante cinco séculos de contacto e de comércio intercontinental entre portos angolanos como Luanda e Benguela com a Europa, as Américas e a Ásia, muito poucas plantas e animais invasores se estabeleceram em Angola. O país tem relativamente poucas espécies de plantas invasoras agressivas, talvez menos de uma dezena, em comparação com a África do Sul, onde foram identificadas 775 espécies de plantas invasoras (Van Wilgen *et al.*, 2020). Contudo, estão actualmente a espalhar-se de forma muito rápida várias espécies vegetais invasoras por terras agrícolas importantes, reduzindo o potencial de produção das comunidades rurais e ameaçando espécies vegetais e animais raras, bem como *hotspots* de biodiversidade. A informação disponível sobre espécies animais invasoras é muito limitada, mas em 2014 foi realizado um levantamento rápido das plantas invasoras (Rejmánek *et al.*, 2016), facultando informações sobre a gravidade do problema das espécies invasoras de Angola. Aqui o foco está nas plantas invasoras. São reconhecidas três categorias de plantas não nativas com potencial invasor (Pysek *et al.*, 2004):

- Plantas casuais introduzidas: plantas não nativas que podem florescer, e até mesmo reproduzir-se ocasionalmente, fora do cultivo numa determinada área, mas que acabam por desaparecer, uma vez que não formam populações auto-sustentáveis e dependem de introduções repetidas para a sua persistência;
- Plantas naturalizadas: plantas não nativas que sustentam populações auto-sustentáveis sem intervenção directa por pessoas (ou apesar da intervenção humana) por recrutamento a partir de sementes ou *ramets* (rebentos, tubérculos, bolbos, fragmentos, etc.);

- Plantas invasoras: um subconjunto de plantas naturalizadas que produzem descendentes reprodutivos, frequentemente em grande número, mesmo a distâncias consideráveis das plantas progenitoras, possuindo, como tal, o potencial de se disseminarem por uma grande área.

Em Agosto de 2014, num levantamento de 4000 km ao longo da estrada em nove províncias, e abrangendo 13 tipos de vegetação, Rejmánek *et al.* (2016) identificaram 44 espécies de plantas naturalizadas (excluindo espécies de culturas ou horticulturas), das quais 19 eram decididamente invasoras. Três destas constituem uma preocupação imediata.

O cacto espinhoso *Opuntia stricta*, a invadir rapidamente a escarpa sul e as planícies que se estendem do Dombe Grande ao norte de Luanda, está listado entre as 100 piores plantas e animais invasores do mundo (Lowe *et al.*, 2004). Trata-se de uma espécie invasora de savanas extremamente agressiva, há mais de 50 anos alvo de intensos projectos de controlo no Parque Nacional Kruger (Foxcroft *et al.*, 2004). Felizmente, pode ser suprimida através de métodos de controlo biológico baratos, utilizando o insecto herbívoro *Dactylopus opuntiae*. A *Opuntia stricta* está a invadir grande parte do Parque Nacional da Quiçama, e é necessária uma resposta urgente para evitar a perda de *habitat* para a população de animais selvagens do parque.

A segunda espécie vegetal mais invasora em Angola é outra das 100 piores invasoras do mundo – a erva trifida, *Chromolaena odorata*, que está a infestar as terras agrícolas nas florestas húmidas do Cuanza Norte, Uíge, Zaire e Malange. Esta planta espalha-se através da dispersão pelo vento das suas sementes. É desagradável para o gado e não tem um uso tradicional. É difícil de controlar e os métodos manuais têm de ser complementados por envenenamento químico. Os métodos de controlo biológico têm sido usados com sucesso variável.

A terceira espécie invasora a causar preocupação – *Inga vera*, a árvore sul-americana de rápido crescimento – tem invadido as florestas de escarpas, nomeadamente no Cuanza Sul, onde foi introduzida para projectar sombra sobre as plantações de café. Não tarda a ultrapassar as árvores florestais autóctones e a ameaçar a biodiversidade dos já criticamente ameaçados remanescentes florestais de escarpa. Se não for tratada com produtos químicos, mostra-se resistente ao controlo.

O controlo destas três espécies é da maior prioridade. Mas prevenir é melhor do que remediar, e várias espécies de grande preocupação noutros pontos de África, mas ainda não registadas em Angola, devem ser detectadas numa fase inicial e erradicadas antes de se estabelecerem. Estas incluem *Azolla filiculoides*, *Broussonetia papyrifera*, *Clidemia hirta*, *Parthenium hysterophorus*, *Rubus rosaefolius* e *Salvinia molesta*. A plantação de espécies altamente invasoras, como a australiana *Acacia mearnsii*, recentemente plantada como uma árvore para fazer sombra na Tundavala, na Huíla, devia ser proibida.

CONCEITOS DE NÍVEL DE ECOSISTEMA

O conceito de **ecossistema**, como o dos genes, espécies, populações e comunidades, é um dos elementos fundadores da ecologia. Definido primeiramente por Tansley (1935) e elaborado por Odum (1983), o conceito engloba atributos estruturais e funcionais. Estes atributos incluem todos os organismos que numa determinada área interagem com o ambiente físico, fazendo com que o fluxo de energia e ciclos de água e nutrientes criem uma estrutura trófica definida e diversidade biótica. Estes incluem a troca de materiais entre componentes vivos (**bióticos**) e não vivos (**abióticos**) do sistema.

A estrutura **trófica** de um ecossistema compreende os **produtores primários** (a componente autotrófica, que depende da energia solar, da água e dos nutrientes minerais, ou seja, as plantas); os **consumidores primários** (a componente heterotrófica, os consumidores de tecido vegetal, ou seja, herbívoros); e os **consumidores secundários** (consumidores de consumidores primários, compreendendo carnívoros e omnívoros). Por último, os **decompositores**, que incluem principalmente invertebrados e microrganismos (bactérias, protozoários e fungos), decompõem a matéria orgânica morta (**detritos**) produzida pelos níveis tróficos mais elevados, libertando nutrientes de uma forma que pode ser utilizada pelos produtores primários (Capítulo 3.2.5).

A estrutura das interligações entre os diferentes níveis tróficos é denominada **teia alimentar**. De especial interesse para os biólogos de conservação são as consequências de qualquer perturbação para uma teia alimentar. Tal assume muitas vezes a forma de uma **cascata trófica**,

em que um predador reduz a abundância das suas presas (herbívoros) de tal forma que o impacto desce para o nível trófico seguinte (gramíneas e pastoreio – produtores primários) com um rápido aumento da abundância e biomassa deste último. Uma dinâmica trófica diferente foi registada na rápida explosão da população de cobos-de-crescente no Parque Nacional da Gorongosa, em Moçambique, após a extinção do seu principal predador (leão) e a redução drástica dos seus concorrentes herbívoros (búfalo, elefante, hipopótamo) durante a guerra civil. A população de cobos-de-crescente (meso-herbívoros) aumentou por uma ordem de grandeza para mais de 55 000 entre 1970 e 2020. As populações de leões e outros carnívoros foram complementadas por reintroduções, mas na ausência ou baixa biomassa de concorrentes, a população de cobos-de-crescente continua a aumentar (Stalmans *et al.*, 2019). A dinâmica das populações herbívoras afectadas pela guerra e pela remoção dos carnívoros é bem ilustrada pelos dados da Gorongosa (Figura 3.1.1).

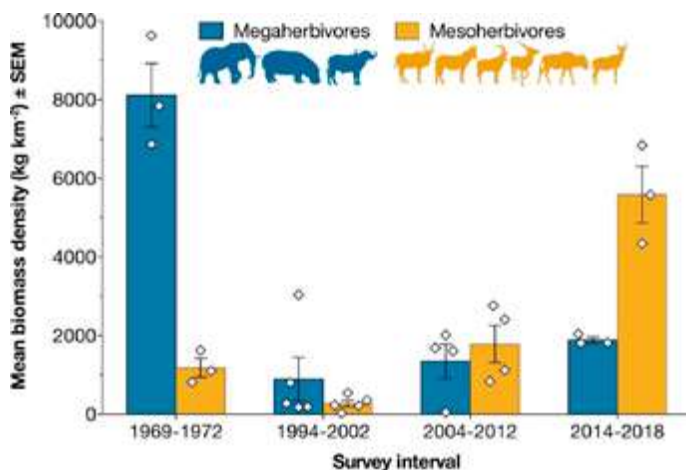


Figura 3.1.1 Alterações na estrutura da biomassa herbívora no Parque Nacional da Gorongosa, em Moçambique, na sequência da guerra civil e da redução dos carnívoros e mega-herbívoros. Mega-herbívoros (mais de 600 kg de massa corporal), meso-herbívoros (menos de 600 kg). A partir de Stalmans *et al.* (2019). *PLoS ONE* 14 (3): e0212864.

O estudo dos processos de produção, consumo, decomposição e transferência de energia e materiais entre níveis tróficos tornou-se um importante ramo da ecologia, com ramos especializados conhecidos como **ecologia de sistemas** ou **energética ecológica**, como será descrito no Capítulo 3.2.

CONCEITOS DE NÍVEL PAISAGÍSTICO

À escala de um país com tanta diversidade ambiental como Angola, os detalhes da estrutura comunitária perdem-se muitas vezes na amplitude de paisagens aparentemente uniformes que se estendem de horizonte a horizonte. Uma **paisagem** é definida pelos geógrafos como uma parte da superfície da Terra que pode ser vista de um local. Uma paisagem é, em geral, composta por uma colecção de relevos como planícies, vales, colinas, montanhas e planaltos. Os ecologistas estudam os padrões espaciais nas paisagens e os *habitats* que proporcionam às plantas e animais, em particular em termos de diversidade e heterogeneidade. Os pioneiros da ecologia angolana, de Welwitsch (1859) a Diniz (1973, 2006), tiveram uma visão paisagística dos ecossistemas do país. Actualmente, os **padrões** da diversidade paisagística de Angola são detectados mais facilmente com a ajuda de imagens de satélite e drones, mas há ainda muito que pode ser aprendido com as observações terrestres (Caixa 4.3.1).

Ao longo deste livro, o padrão é um tema central. É definido pelo arranjo espacial e **conectividade** de manchas, grandes e pequenas, através das paisagens. Como será descrito, estes padrões vão desde a escala da termiteira, a sequências catenais, aos extensos padrões de biomas, piomas e herbivomas. A conectividade, através de **corredores**, e a **disjunção** (separação física) são características fundamentais de padrão, e são responsáveis pela manutenção e criação da biodiversidade através de processos de especiação e extinção. As **fronteiras** entre as unidades que criam padrão podem ser difusas ou precisas, reflectindo geralmente gradientes ambientais subjacentes, mas também resultantes de processos ecológicos. Estes processos podem ser imediatos, por fogo ou herbivoria, ou muito lentos, como resultado das oscilações de climas e processos geológicos e evolutivos ao longo de milhões de anos. Transições graduais entre unidades paisagísticas e comunidades vegetais são muitas vezes chamadas **ecótonas**. Algumas zonas ecotonais suportam **espécies de borda** (*edge species*), com preferências de *habitat* muito reduzidas, como a francolim-da-montanha, que ocupa as margens de matagal das florestas afromontanas dos montes Moco e Namba.

O padrão e a conectividade tornaram-se conceitos importantes da ciência da conservação, e conduziram a teorias clássicas como as da **biogeografia insular** e das **metapopulações**, que têm importância directa para o conhecimento das manchas remanescentes da floresta afromontana de

Angola, e de populações fragmentadas de espécies icónicas, como a palanca-negra-gigante, o búfalo-de-floresta e o elefante-de-floresta (Capítulo 3.1.7).

3.1.1 A base evolutiva da ecologia

VISÃO GERAL

Os fundamentos da ecologia, e o seu alicerce no conceito de evolução pela selecção natural, remontam aos escritos de Malthus, Von Humboldt, Wallace e Darwin. Todos estes estudiosos foram pioneiros na futura ciência da ecologia. A publicação mais importante foi o trabalho seminal de Darwin, *A Origem das Espécies*, em 1859, obra que forneceu um quadro revolucionário para a compreensão da diversidade da vida na Terra. Uma introdução geral à base evolutiva da ecologia é, como tal, um passo importante no processo de aprendizagem.

Ao longo deste livro, vários temas recorrentes ter-se-ão tornado familiares ao leitor:

- A vida na terra impõe diversos constrangimentos aos organismos. Cada ambiente apresenta um conjunto diferente de constrangimentos em processos relacionados com a **sobrevivência, crescimento e reprodução** de organismos;
- A **riqueza das espécies** varia consideravelmente por todo o planeta, no entanto, o conjunto de características que permite que um organismo tenha sucesso num ambiente impede-o, em geral, de ser igualmente bem-sucedido sob um conjunto diferente de condições ambientais;
- A **teoria da selecção natural** é provavelmente o princípio mais unificador da biologia. Fornece uma base para a compreensão da distribuição, diversidade e abundância de espécies, e é um ponto de partida essencial para a compreensão da ecologia.

Não se pretende que seja apresentada uma introdução detalhada à biologia evolutiva, e à genómica, nesta introdução à ecologia terrestre. Uma excelente e concisa introdução ao tema da selecção natural, adaptação e evolução é dada por Smith & Smith (2015) e é aqui resumida. No entanto,

torna-se relevante notar que as ferramentas modernas da genómica, especialmente a filogenética, forneceram novos conhecimentos sobre a evolução e idade de muitas características dos ecossistemas africanos. Estes avanços são descritos em relação a árvores e arbustos espinescientes em savanas (Capítulo 2.5.1), dentes hipsodontes em ungulados (Caixa 2.5.1), evolução de gramíneas C_3 e C_4 (Capítulo 3.2.2), especiação das aves afro-montanas (Caixa 4.7.1) e dos geoxílicos subterrâneos das savanas mésicas (Caixa 4.3.3).

SELECÇÃO NATURAL E DIFERENCIAÇÃO

Adaptações são características herdadas que permitem a um organismo sobreviver e reproduzir-se num determinado ambiente. Uma adaptação é o produto da selecção natural – um traço comportamental, morfológico ou fisiológico herdado que um organismo desenvolve no decurso de um longo período. A **selecção natural** resulta da aptidão diferencial dos indivíduos dentro de uma população para as interacções com o seu ambiente. A **aptidão** (*fitness*) é uma medida da contribuição proporcional que um indivíduo deixa às gerações futuras. Num dado ambiente, alguns indivíduos sobreviverão melhor, reproduzir-se-ão mais e deixarão mais descendentes – serão mais aptos – do que outros. O processo de mudança nas **características herdadas** transportado de uma geração para a seguinte chama-se **evolução**. A selecção natural e a evolução ocorrem dentro das espécies.

Darwin estabeleceu as ideias-chave que definem o processo de selecção natural, resumida por Townsend *et al.* (2008), da seguinte forma:

- Os indivíduos que formam uma população de uma espécie não são idênticos;
- Parte da variação entre indivíduos é herdada – ou seja, tem uma base genética e, como tal, é capaz de ser passada aos descendentes;
- Todas as populações poderiam crescer a um ritmo que sobrecarregasse o ambiente; mas, na verdade, a maioria dos indivíduos morre antes da reprodução e a maior parte (em geral todos) reproduzem-se menos do que a sua taxa máxima. Assim, para cada geração, os indivíduos numa população são apenas um subconjunto daqueles que “poderiam” ter chegado lá da geração anterior;

- Ancestrais diferentes deixam diferentes números de descendentes (descendentes, não apenas crias): nem todos contribuem igualmente para as gerações seguintes. Assim, aqueles que mais contribuem têm maior influência nas características herdadas pelas gerações seguintes.

Chamam-se **genes** às unidades de hereditariedade passadas dos progenitores para os seus descendentes. Os **genes** são organizados em **chromossomas**, com a informação genética a ser transportada por moléculas de **DNA** (ácido desoxirribonucleico). Um gene é um trecho de DNA que codifica uma sequência de **aminoácidos**. As diferentes formas de um gene são chamadas **alelos**. O par de alelos presentes num determinado *locus* define o **genótipo**. A soma da informação herdada transportada por um organismo individual é o **genoma**.

Um **fenótipo** é a expressão física do genótipo. O genótipo pode dar origem a uma gama de fenótipos sob diferentes condições ambientais, uma propriedade conhecida como **plasticidade fenotípica**. As particularidades adaptativas dos fenótipos são referidas como **características** (*traits*). A **variação genética** ocorre nas subpopulações, entre subpopulações da mesma espécie, e entre espécies diferentes. O **património genético** é a soma da variação genética dentro de todos os membros de uma população. Quando a variação genética ocorre entre subpopulações de uma determinada espécie, é referida como **diferenciação genética**. Todos os indivíduos de uma espécie fazem parte da **metapopulação** da espécie, que pode incluir várias subpopulações, muitas vezes isoladas umas das outras geograficamente, como discutido no Capítulo 3.1.7.

O processo de **selecção natural** actua no fenótipo e implica alterar uma característica hereditária do genótipo dentro da população, requerendo que esta variação resulte em diferenças entre indivíduos. A selecção natural elimina a maioria dos genes nocivos do património genético, deixando ficar apenas genes que aumentem a capacidade de um organismo sobreviver e reproduzir-se – a sua “aptidão”, como descrito anteriormente.

As adaptações só podem resultar da selecção natural. A variação genética pode resultar de **mutações** (alterações hereditárias num gene ou cromossoma) ou de acasalamento não aleatório. O **acasalamento não aleatório** é a selecção de um acasalamento baseado em alguma característica fenotípica, como tamanho ou coloração. Em populações pequenas,

o acasalamento não aleatório (ou selectivo) pode resultar na reprodução entre indivíduos estreitamente aparentados, o que, por sua vez, pode resultar na herança de genes nocivos. Estes genes podem resultar na diminuição da fertilidade, até mesmo na morte, uma consequência conhecida como **depressão consanguínea**.

A **diferenciação genética** proporciona aos indivíduos e às populações a capacidade de sobreviverem e de se reproduzirem num determinado ambiente. Também conduz à variação das características morfológicas, comportamentais e fisiológicas como consequência de diferentes pressões selectivas através da selecção natural. Espécies com uma ampla distribuição geográfica estão expostas a gradientes ambientais significativos. As mudanças subtis no genótipo e no fenótipo em tais gradientes são chamadas **clines**. Em Angola, o búfalo-de-floresta estende-se por todo o país, desde a Quiçama, na costa, ao Luando, no centro de Angola, à Lunda Norte, no nordeste, e a Cabinda, no noroeste. Ao longo desta zona geográfica, observa-se um gradiente claro (cline) no tamanho e forma dos chifres, e na massa corporal e coloração, nas diferentes populações desta espécie de búfalo.

Quando ocorrem mudanças abruptas no *habitat* ou no ambiente, a população pode ser reconhecida como um **ecótipo**. Um ecótipo é uma população de uma espécie que sobrevive como um grupo distinto através da selecção ambiental e do isolamento, e que é comparável a uma subespécie taxonómica. Clines e ecótipos são comuns em Angola, dados os gradientes ambientais muito distintos que ocorrem, por exemplo, ao longo da escarpa angolana. As florestas afromontanas fragmentadas dos planaltos têm muitos exemplos de espécies geograficamente isoladas, onde as barreiras ao livre fluxo de genes dentro das populações têm causado a evolução de **subespécies**, como ilustrado em muitas espécies de aves (Caixa 4.7.1).

ESPECIAÇÃO

A **especiação** é o processo evolutivo em que as populações evoluem para se tornarem espécies distintas, reprodutivamente isoladas umas das outras. As **espécies** podem, assim, ser muito simplesmente definidas como populações capazes de se reproduzir e de gerar uma prole **fértil**. O conceito é ilustrado pelo estudo clássico da hibridização na população da palanca-negra-gigante de Cangandala. A população isolada de Cangandala fora severamente reduzida, com um pequeno grupo de fêmeas, mas sem um

único macho, a sobreviver ao impacto da caça furtiva. Contudo, as fêmeas acasalaram com um macho solitário da palanca-ruana, produzindo uma geração de antílopes híbridos, mas inférteis. Quando um macho da palanca-negra-gigante foi mudado do Luando para Cangandala, o grupo de fêmeas criou com sucesso uma nova geração de crias da palanca-negra-gigante, férteis, salvando a população da extinção final através da hibridização (Vaz Pinto, 2019).

A especiação pode ser **alopátrica**, em que todas as divergências ocorrem em subpopulações em **diferentes lugares**, o que é especialmente provável para as espécies insulares. A **especiação simpátrica** ocorre quando a divergência ocorre em subpopulações no **mesmo lugar**. Note-se que a origem de uma espécie, seja alopátrica ou simpátrica, é um processo, não um evento. A especiação pode ocorrer como um processo isolado, com poucas novas espécies a serem geradas. No entanto, sob condições especiais, bem ilustrada pela clássica investigação de Darwin sobre os tentilhões das Galápagos, uma única espécie pode dar origem a múltiplas espécies, cada uma a explorar um determinado recurso ou oportunidade ambiental. Este processo chama-se **radiação adaptativa**. Em África, vários táxones propagados rapidamente em géneros como *Hyperolius* (relas), *Brachypodion* (camaleões-anões), *Pachydactylus* (osgas) e *Mesembryanthemaceae* (suculentas) têm demonstrado uma diferenciação de nicho em resposta às condições ambientais de escala fina.

Não são apenas os arquipélagos insulares que se caracterizam por elevados níveis de especiação. A biota dos ecossistemas de montanha pode ficar ecologicamente isolada dos demais durante os períodos de alterações climáticas, como descrito na Caixa 4.7.1. As faunas de aves das montanhas da escarpa angolana caracterizam-se por elevados níveis de espécies de gama muito restrita, com muitas espécies **endémicas**, que não ocorrem em nenhum outro lugar na Terra.

3.1.2 Riqueza, equabilidade e diversidade das espécies

Uma das questões centrais da ecologia é aparentemente bastante simples: por que razão algumas comunidades contêm mais espécies do que outras? Antes de se poder responder a esta pergunta é preciso ter uma medida objectiva do número de espécies numa comunidade – uma estatística

referida como **riqueza da espécie**. Quantificar a riqueza da espécie é um dos primeiros passos na descrição da estrutura comunitária e é uma ferramenta ecológica básica. A relação entre a riqueza da espécie e o *habitat* é uma característica consistente dos padrões ecológicos, variando de acordo com factores temporais, edáficos, climáticos, bióticos e de perturbação. Igualmente importante é a relação entre a riqueza da espécie e a área.

RIQUEZA DA ESPÉCIE

A relação espécie-área é usada em muitos estudos de biodiversidade. A contagem das espécies de um grupo taxonómico ou de um nível trófico presentes em amostras de um *habitat* aumentam, geralmente, à medida que os tamanhos da amostra, ou réplicas, aumentam. As espécies mais comuns aparecem sobretudo nas primeiras amostras, com as espécies mais raras a surgirem à medida que o tamanho da amostra aumenta. Empiricamente, os números aumentam com o aumento do tamanho da amostra segundo uma relação matemática que desacelera à medida que a área aumenta, em eixos aritméticos, e se parece com uma linha recta em eixos na escala logarítmica (Figura 3.1.2). Os ecologistas usam frequentemente a curva da espécie-área para determinar o tamanho de uma amostra necessária para caracterizar, de forma adequada, uma comunidade vegetal. A adequação pode ser considerada como o tamanho da amostra quando a adição de mais amostras deixa de adicionar significativamente mais espécies por esforço de trabalho. Quando o esforço crescente não é recompensado por um aumento equivalente da informação recolhida, a curva espécie-área aproxima-se de um planalto. A experiência de trabalhar em diferentes *habitats* faculta orientação sobre quantas amostras de tamanho são necessárias para caracterizar a comunidade.

Os desafios na quantificação da riqueza surgem com a identificação das espécies. Isto é especialmente difícil em Angola, onde a fauna e a flora são pouco conhecidas, em particular no âmbito de certos grupos taxonómicos. Contudo, para ajudar os ecologistas a identificar organismos, pelo menos ao nível do género, estão disponíveis muitos guias regionais para grandes grupos taxonómicos, enquanto vários táxones (anfíbios, répteis, aves, borboletas) têm descrições detalhadas de espécies angolanas.

A riqueza da espécie e os índices de diversidade variam consideravelmente entre comunidades, e, nesse sentido, usar a mesma fórmula de

amostra para *habitats* de prados, savanas e florestas húmidas traduzir-se-ia em resultados que não são lógica ou estatisticamente comparáveis. Os botânicos usam frequentemente um conjunto normalizado de inventários (**quadricula**) da área crescente para medir o número de espécies, a forma de crescimento, a abundância e outras características dentro da série de subamostras, e repetem a amostragem através da paisagem. A **abundância** é definida como o número total de indivíduos numa população. A **densidade populacional** é definida como o número de indivíduos por área. Estas informações podem ser analisadas a partir de então através do recurso a várias técnicas de análise de dados, tais como análise de associação, análise de componentes principais e outras abordagens relevantes para o objectivo do estudo. Na prática, um índice não serve para todos os *habitats*.

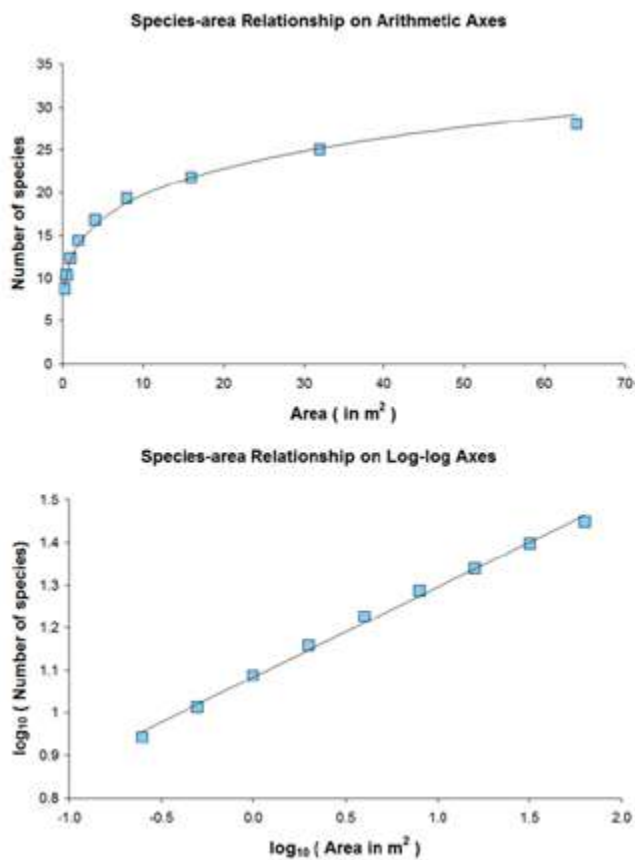


Figura 3.1.2 Relação espécie-área para um *habitat* contíguo. É de notar a diferente forma das curvas espécie-área nos eixos da escala aritmética e logaritmica. Creative Commons, Atribuição 4.0.

RIQUEZA DE ESPÉCIES E EQUABILIDADE

Por si só, uma medida de riqueza de espécies é um bom indicador da importância relativa de uma área para a biodiversidade – mas é somente uma lista de espécies e não acrescenta qualquer conhecimento quer sobre a importância da área para diferentes espécies quer em termos de valor de conservação. Os ecologistas precisam de alguma medida para fazer comparações entre *habitats* e comunidades semelhantes, com base em mais do que uma simples lista de espécies presentes. Uma medida mais significativa é o **índice de diversidade**, que combina a riqueza das espécies e a **equabilidade** da distribuição do número de indivíduos entre essas espécies (Figura 3.1.3). Foram desenvolvidas medidas mais complexas de distribuição da abundância de espécies numa comunidade. O índice da diversidade utilizado de forma mais recorrente é o **Shannon-Weiner**, que determina, para cada espécie, a proporção de indivíduos com que essa espécie contribui para o número total de indivíduos na amostra. Dá uma medida de dominância relativa, da frequência ou da raridade de uma espécie em relação a outras numa determinada comunidade. Esta informação é importante em estudos experimentais, em que os impactos de diferentes tratamentos (fogo, fertilização, pastoreio) são acompanhados. Os índices de diversidade fornecem também uma indicação da “saúde” de uma comunidade, em que a elevada semelhança indica um estado mais saudável do que um índice de baixa diversidade, que pode ficar a dever-se ao domínio de espécies pioneiras ou invasoras.

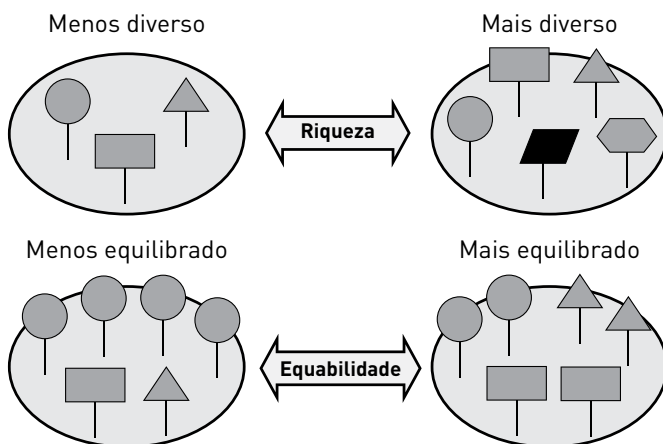


Figura 3.1.3 Representação simplificada da diferença entre riqueza e equabilidade das espécies. Cada ícone representa um indivíduo de uma espécie.

Outra medida de populações e diversidade é a da densidade – o número de indivíduos de uma espécie ou de um grupo taxonómico por área unitária. As estimativas da densidade de aves africanas indicam que o número real de aves por km² aumenta seguindo um gradiente de precipitação e *habitat*. Brown *et al.* (1982) apresentaram estimativas de 25 aves por km² no deserto, 125 aves por km² em bosques de subdesertos, 1500 aves por km² em savanas áridas, 3500 aves por km² em savanas mésicas, 6000 aves por km² em mosaicos florestais/savana e 8000 aves por km² na floresta húmida.

DIVERSIDADE ALFA, BETA E GAMA

As medidas de diversidade de espécies diferem de acordo com a sua escala espacial. Uma contagem de espécies (ou um grupo taxonómico) à escala das comunidades é chamada **diversidade alfa**. Definir uma **comunidade** é uma tarefa complexa, uma vez que a estrutura e a escala das comunidades variam consideravelmente de um ecossistema para outro. No Parque Nacional da Quiçama, os prados de *Setaria welwitschii*, compreendendo menos de uma dezena de espécies de plantas, cobrem muitos milhares de hectares em blocos ininterruptos. Em contraste, as galerias florestais ricas em espécies do rio Muangueji estão confinadas a uma estreita faixa de alguns metros de largura e poucos quilómetros de comprimento. A diversidade alfa das florestas difere também de um continente para outro, influenciado pelo tamanho das árvores e pela sua densidade. Um único hectare de floresta húmida no Peru perfaz uma média de até 618 árvores com mais de 10 cm de dbh (**diâmetro à altura do peito**), comparado com 377 árvores por ha no Gabão. O Peru tem espécies de árvores muito pequenas, as florestas do Gabão têm menos espécies de árvores por ha, porém são de porte maior. Em média, cerca de 200 espécies de árvores são encontradas dentro de um ha de floresta peruana, em comparação com apenas 50-75 espécies na África equatorial (Terborgh *et al.*, 2016).

Em áreas maiores, de *habitats* mistos e comunidades, a variação na composição das espécies é chamada **diversidade beta**. A diversidade beta descreve a taxa a que a composição das espécies muda (a rotação das espécies) através de uma região, ou ao longo de um gradiente ou transecto. Aumenta com o *habitat* e com a **heterogeneidade** ambiental. A diversidade beta é maior no mosaico irregular dos ecossistemas em paisagens jovens de relevo quebrado, como a escarpa angolana, e mais baixa em paisagens

mais antigas, como as peneplanícies africanas e pós-africanas do planalto interior. A Quiçama, que tem cerca de 28 comunidades vegetais dentro dos seus 9960 km², apresenta uma diversidade beta muito maior do que as paisagens menos heterogêneas do Parque Nacional do Bicular, com 7900 km², como ilustrado nos mapas apresentados nas Figuras 4.3.4 e 4.4.8.

Dentro das florestas húmidas, como o Maiombe de Cabinda, as florestas secundárias são significativamente mais pobres em espécies do que as florestas primárias, clímax. No entanto, a uma escala paisagística, o mosaico da floresta clímax madura e estável e da floresta secundária perturbada tem uma maior diversidade beta do que qualquer um destes dois tipos de floresta. A mistura de regimes de perturbação nas comunidades levou à **hipótese de perturbação intermédia** (Connell, 1978), sustentando que, nessas mesmas comunidades, a diversidade maior não se encontra na floresta clímax nem na floresta secundária, mas em comunidades onde existe uma mistura de níveis de perturbação. Na verdade, a escala de avaliação determina a riqueza das espécies, e, na floresta húmida, isso é particularmente importante, já que a dimensão da área de perturbação, o período de recuperação e a maturidade da floresta clímax são determinantes para a riqueza das espécies, como discutido no Capítulo 4.1.4.

Numa escala geográfica mais ampla, o número total de espécies em todas as comunidades é chamado **diversidade gama**. A diversidade gama das florestas húmidas guinéu-congolesas, com cerca de 8000 espécies vegetais, embora muito mais pobres do que as florestas semelhantes dos Neotrópicos e do Indo-Pacífico, é, no entanto, extremamente rica comparativamente com outros biomas africanos (Capítulo 4.1). A riqueza das florestas húmidas deve-se a uma combinação de factores. Primeiro, longos períodos de estabilidade climática, e o perene clima quente e húmido das florestas húmidas, sem episódios de extinção generalizados e longos (como aconteceu devido à glaciação das regiões temperadas do norte durante o Pleistocénico), permitiram a continuação da acumulação de espécies. Em segundo lugar, a estrutura e os microclimas abaixo da canópia florestal, bem como os nichos temporais gerados pela sucessão de clareiras florestais, suportam uma grande diversidade de vida. Em terceiro lugar, as interacções entre animais e plantas fortalecem e diversificam as teias da vida que caracterizam as florestas húmidas. A diversidade gama de Angola, que inclui representantes de seis biomas, é muito maior do que a

do Botsuana, que possui somente três biomas. A província do Namibe, por exemplo, com apenas três ecorregiões, apresenta uma diversidade gama muito menor do que a província da Huíla, com sete ecorregiões.

3.1.3 Endemismo, espécies ameaçadas e *hotspots*

ENDEMISMO

A riqueza de espécies não é a única medida usada por biólogos e conservacionistas para comparar a importância dos biomas, ecorregiões e comunidades. O endemismo é uma métrica muito usada. Uma espécie **endêmica** é uma espécie que só se encontra dentro de uma determinada área geográfica, em geral um ecossistema, um bioma ou um país. **Espécies endêmicas estreitas** são espécies com um alcance muito limitado, inseridas normalmente num *habitat* ou região geográfica específicos; espécies **quase endêmicas** são espécies que têm 70% da sua área dentro de um país, como algumas espécies que ocorrem maioritariamente no Namibe angolano, mas também do outro lado da fronteira, na Namíbia. Os exemplos incluem a impala-de-face-negra, a girafa-de-angola, o francolim-de-hartlaub, o cinzentinho-de-angola e o pitão-anão-do-namibe; espécies **paleoendêmicas** são espécies que poderiam ter tido uma ampla distribuição em tempos muito remotos, mas que se encontram agora restritas a populações isoladas, como certas espécies de aves das florestas afromontanas do morro do Moco; espécies **neo-endêmicas** são espécies que evoluíram recentemente através da divergência e do isolamento reprodutivo; espécies **ubíquas** são aquelas que ocorrem numa vasta gama de *habitats*, paisagens ou países.

CATEGORIAS DE AMEAÇA

A ciência da ecologia é a pedra angular da **biologia da conservação**, o estudo da biodiversidade a nível mundial, das ameaças à sua sustentabilidade e a prevenção da extinção de espécies, dos ecossistemas e da sua utilidade para a sociedade. As ameaças à sobrevivência das espécies são uma preocupação fundamental dos biólogos de conservação. As **categorias de ameaças** são medidas utilizadas nas avaliações de conservação da ameaça à sobrevivência de cada espécie. As categorias de ameaças foram normalizadas pela União Internacional para a Conservação da Natureza

(UICN) e são amplamente aplicadas. Em ordem decrescente de ameaça, as categorias da Lista Vermelha são as seguintes (Rodrigues *et al.*, 2006):

- *Extinta*: conhecida apenas a partir de museus, herbários ou outros registos históricos;
- *Extinta na Natureza*: com os últimos indivíduos ou restantes populações vivas em jardins zoológicos, aquários ou jardins botânicos;
- *Criticamente ameaçada*: se se considerar que há mais de 50% de probabilidade de extinção em 10 anos ou em três gerações, o período mais longo dos dois;
- *Ameaçada*: se houver mais de 20% de probabilidade de extinção em 20 anos ou em cinco gerações;
- *Vulnerável*: se houver uma probabilidade superior a 10% de extinção em 100 anos – espécies ameaçadas de extinção global;
- *Quase ameaçada*: espécie próxima dos limiares ameaçados, ou que seria ameaçada sem medidas de conservação em curso;
- *Menor preocupação*: espécie avaliada com menor risco de extinção;
- *Informação deficiente*: nenhuma avaliação é possível devido a informação insuficiente.

O termo “**ameaçada**” aplica-se às seguintes categorias: extinta na natureza, criticamente ameaçada, ameaçada e vulnerável. As espécies que se enquadram nestes grupos são registadas em “**Listas Vermelhas**”, globais ou nacionais, como as publicadas por muitas agências nacionais de conservação. Com base nestes critérios, a Lista Vermelha global da UICN inclui 36% de árvores e arbustos, 14% de aves, 27% de mamíferos, 34% de répteis e 41% de espécies de anfíbios, avaliadas actualmente como estando ameaçadas de extinção.

ANÁLISE DE LACUNAS E HOTSPOTS

Avaliar o nível de proteção oferecido às espécies ou *habitats* à escala nacional ou global (**análise de lacunas**) é algo que tem sido feito para fins de planeamento de conservação e definição de prioridades desde a década de 1970. Em Angola, Huntley (1973, 1974) avaliou o estado de conservação de 80 espécies de mamíferos e mediu a proporção de tipos de vegetação que se enquadram nas áreas de conservação, de modo a chamar a atenção para a

prioridade que era o estabelecimento de novas áreas de conservação. Com base na percentagem dos 32 tipos de vegetação de Angola que se enquadravam nas áreas de conservação, Huntley descobriu que apenas 11 tipos de vegetação estavam representados dentro do sistema de área protegida existente. Destes tipos de vegetação, os sistemas de deserto e de subdeserto, pobres em espécies, que ocupavam apenas 1,1% do país, contavam com 81% da sua área protegida. No extremo oposto, as florestas e prados guinéu-congoleses húmidos, a ocuparem 10,2% do país, e provavelmente com mais de 70% da diversidade biológica do país, tinham 0% da sua área dentro de parques ou reservas nacionais. Uma situação semelhante prevaleceu para as pequenas manchas das florestas afromontanas. Quase 50 anos após a avaliação, as recomendações estão a ser actualmente implementadas (GoA, 2018). Desde que as primeiras medidas de análise de lacunas foram testadas em Angola, evoluiu uma ciência vibrante do **planeamento sistemático de conservação** (Margules & Pressey, 2000) e está a ser implementada, com um impacto considerável, em muitos países.

O conservacionista britânico Norman Myers (1988) introduziu o conceito de *hotspots* de biodiversidade à escala global, usando uma combinação de elevada riqueza de espécies, elevados níveis de endemismo e elevados níveis de ameaça. O ponto de partida para um *hotspot* foi fixado em 1500 espécies de plantas endémicas, com pelo menos 70% da região a ter perdido o seu *habitat* original. A avaliação original de *hotspot* a nível global incluía 25 locais, aumentado para 35 em 2004 (Mittermeier *et al.*, 2004). A constatação mais significativa da avaliação foi que estes 35 locais, que cobriam 15,7% da superfície terrestre, tinham já perdido 86% do seu *habitat* intacto, que em 2004 totalizava apenas 2,3% da superfície terrestre, ao mesmo tempo que acolhia mais de 50% das espécies de plantas endémicas do mundo.

ABORDAGENS DE TRIAGEM

Com os recursos limitados de que os governos dispõem, a decisão sobre que *habitats* ou espécies conservar é uma questão que se coloca frequentemente aos ecologistas. Em resposta, Myers (1979) introduziu o conceito de **triagem**. O termo *triagem* foi usado durante a Primeira Guerra Mundial (1914-1918) pelo corpo médico francês na Batalha do Somme e noutros campos de batalha, inundados pelo número de feridos e moribundos. Ao atribuir graus de urgência às baixas, conseguiram uma maior eficiência

e, na prática, dar prioridade ao tratamento. As baixas eram divididas em três categorias:

- Os que eram susceptíveis de sobreviver, independentemente do cuidado que recebessem;
- Os que eram susceptíveis de morrer, independentemente do cuidado que recebessem;
- Aqueles para quem os cuidados imediatos podiam implicar uma melhoria no resultado.

O conceito tem sido usado em recomendações para dar prioridade às necessidades de conservação mais urgentes em Angola (Huntley, 2017), mas ainda não foi testado ou implementado. Mais recentemente, as abordagens de triagem têm sido usadas por algumas instalações médicas, confrontadas com o aumento do número de pacientes com covid-19.

3.1.4 Padrões de história de vida: estratégias de selecção r e K

Os grandes pensadores pensam muitas vezes do mesmo modo. Ao considerar duas respostas diferentes de espécies a extremos ambientais (de vida longa e constante; de vida curta e imprevisível), dois dos grandes pensadores ecológicos do século xx, Robert MacArthur, da Universidade de Princeton, e Edward Wilson, da Universidade de Harvard, EUA, desenvolveram o conceito de **selecção r e K** (MacArthur & Wilson, 1967). Embora tenha havido um enorme debate sobre a aplicação geral do sistema, e apesar dos seus detractores, o conceito de *selecção r e K* nas estratégias de história de vida é útil ao nosso propósito de ilustrar padrões no deserto do Namibe e noutros ecossistemas de zona árida de Angola.

As estratégias r e K baseiam-se em observações familiares. Os padrões reprodutivos dos organismos podem ser agrupados em algumas categorias de história de vida. Estes incluem factores como a dimensão do organismo, a taxa de crescimento e o desenvolvimento, o número de descendentes que produz, o investimento que faz na sua progenitura, e a fase da sua vida quando se reproduz. Os termos r são derivados da **taxa de crescimento** (r) instantânea ou intrínseca *per capita*. A **capacidade de suporte** (K) é o tamanho máximo da população sustentável para o ambiente predominante.

A **capacidade de suporte** (*carrying capacity*) é uma função do fornecimento de recursos como comida, água e espaço.

O conceito argumenta que os organismos estão algures num contínuo ou espectro delimitado por dois padrões extremos de história de vida.

- As **espécies seleccionadas r** são tipicamente pequenas, têm taxas de crescimento relativamente rápidas, reproduzem-se em tenra idade, produzem uma grande progenitura e têm um tempo de vida curto. Vivem geralmente em *habitats* imprevisíveis. Nesses *habitats*, os recursos, muitas vezes em quantidades limitadas, ficam periodicamente disponíveis (inundações ou fome) e o potencial para fluxos de crescimento rápido da população é enorme. Nestas condições, há pouca concorrência, mas a mortalidade de adultos são elevadas, porque os recursos são de curta duração.
- Os **organismos seleccionados K** são, por regra, maiores, desenvolvem-se mais lentamente, têm uma vida mais longa, reproduzem-se numa idade mais avançada e produzem menos progenitura. Vivem em *habitats* constantes ou sazonalmente previsíveis. As espécies seleccionadas K vivem na capacidade de suporte ou próximo do seu *habitat*. Com condições constantes, e como resultado da concorrência entre organismos por recursos limitados, o crescimento populacional fica ao nível da capacidade de suporte. Devido a esta forte concorrência, as mudas sofrem uma mortalidade mais elevada.

Os animais e plantas angolanos incluem uma mistura de *estratégias r e K* . Os elefantes e os rinocerontes são *estrategas K* típicos, produzindo poucos bezerros, fornecendo níveis de cuidados parentais elevados, mantendo as suas populações (quando em sistemas naturais) na capacidade de suporte, e têm uma vida longa. A *estratégia oposta* é exibida por gramíneas e ervas anuais. As plantas anuais produzem frequentemente um grande número de sementes com sinais de germinação variadas, algumas a germinarem após as primeiras chuvas, mas outras com substâncias que inibem a germinação e a retardam durante uma ou duas estações, altura em que essas substâncias inibidoras são lixiviadas. O recrutamento de novas gerações é, assim, difundido ao longo de vários anos. Este recrutamento escalonado permite que as plantas salvaguardem o sucesso ao longo de estações imprevisíveis,

uma das quais pode ser a ideal para germinação, crescimento, reprodução e dispersão adicional de sementes. É o caso, em particular, das gramíneas do Namibe (estrategas r típicos), que necessitam, pelo menos, de 10 mm de precipitação antes de germinar. Em anos bons, aquela massa de sementes armazenadas no solo germina, tornando o deserto verde e, depois, dourado, à medida que as gramíneas amadurecem. Assim que as gramíneas anuais morrem, a folhada decompõe-se e grande parte é levada pelo vento para o mar de dunas, formando os detritos que são a base das teias de alimentação dunar.

Ao considerar as estratégias r e K , deve ter-se em conta a escala. Como uma generalização simples, os modelos de selecção r e K são mais adequados às comparações entre organismos funcional ou taxonomicamente similares. Um exemplo de uma história de vida K seleccionada é a do tenebrionídeo *Onymacris plana*, com um tempo de vida superior a três anos, um período invulgarmente longo para um pequeno escaravelho. Alimenta-se dos fiáveis detritos das dunas, e da água do nevoeiro matinal. Reproduz-se ao longo do ano, produzindo pequenos lotes de ovos. Pelo contrário, o muito maior gafanhoto castanho *Locustana pardalina*, das zonas áridas de África, morre apenas dois meses depois. Na fase “gregária”, os gafanhotos castanhos têm eclosões em massa, traduzindo-se em muitos milhões, até mesmo em milhões de milhões, de gafanhotos. São a expressão contínua de uma das dez pragas bíblicas – o epítome da selecção r .

3.1.5 Os conceitos de nicho ecológico e de guilda

O NICHOS ECOLÓGICO

Desenvolvido por G. Evelyn Hutchinson (1957), o conceito de nicho ecológico é muito utilizado em ecologia. O nicho de um organismo descreve como e onde um organismo pode viver, crescer e reproduzir-se, influenciado por múltiplas condições ambientais, necessidades de recursos e tolerâncias. Condições como temperatura, humidade, pH e velocidade do vento, juntamente com recursos como espaço, nutrientes, água e abrigo determinam o *habitat* de um organismo e o seu modo de vida.

A maioria das espécies são capazes de utilizar muito mais recursos de um ambiente do que realmente o fazem. Hutchinson descreveu o espaço ambiental onde uma espécie podia sobreviver e reproduzir-se na ausência

de concorrência de outras espécies como o seu **nicho fundamental**. A competição por recursos com outras espécies, ao que Hutchinson chamou **nicho efectivo**, pode restringir o espaço ambiental de uma espécie (Figura 3.1.4). No entanto, nem todas as interações interespecíficas são negativas. O nicho fundamental de uma espécie pode ser expandido, caso as interações sejam benéficas para uma espécie, mas neutras para outra (**comensalismo**), ou caso ambas beneficiem (**mutualismo**), como discutido no Capítulo 3.1.6.

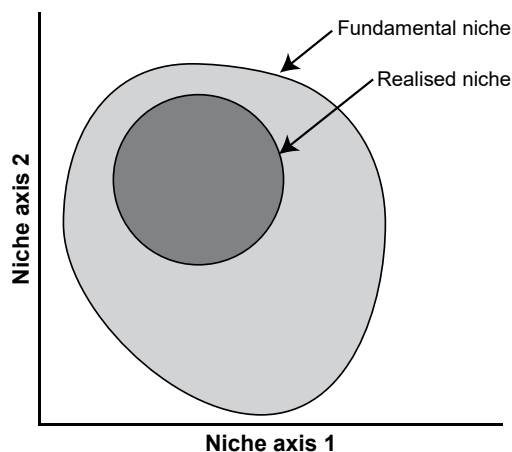


Figura 3.1.4 Relação entre nicho fundamental e nicho efectivo. Uma espécie pode sobreviver e reproduzir-se dentro das condições ambientais do seu nicho fundamental, mas a concorrência de outras espécies reduzirá o nicho a um espaço mais limitado do seu nicho efectivo.

O nicho fundamental de uma espécie também pode ser expandido se houver uma mudança na disponibilidade de certos recursos (alimentos, locais de reprodução). No entanto, é evidente que, dentro do nicho efectivo, o sucesso reprodutivo é maximizado, ao passo que fora do nicho efectivo os factores ambientais determinantes irão reduzir o sucesso da reprodução.

EXCLUSÃO COMPETITIVA

O conceito de nicho conduziu à formulação do princípio da exclusão competitiva, que afirma que duas espécies não podem ocupar exactamente o mesmo nicho ecológico, como discutido anteriormente. Contudo, em determinadas circunstâncias, duas espécies que competem por recursos semelhantes podem coexistir num ambiente estável através da **partição** das suas necessidades no tempo ou no espaço – a diferenciação dos seus nichos efectivos. Se não houver diferenciação, uma espécie excluirá ou eliminará

a outra, ou resultará numa mudança evolutiva ou comportamental no concorrente mais fraco para que arranje um nicho ecológico diferente. A complexidade das comunidades naturais e as interações e os efeitos dos eventos **estocásticos** (aleatórios ou imprevisíveis) criam perturbações na concorrência “que faz o seu caminho”, e a exclusão competitiva raramente é observada nos ecossistemas naturais. Um exemplo de partição é dado pelas interações entre árvores e gramíneas em savanas. A partilha de recursos de ambos pode ser espacial ou temporal, conforme descrito na Caixa 3.2.1. Outro exemplo de partição temporal é a das aves de rapina diurnas, como o peneireiro-cinzento e o bufo-real, ambos usando o mesmo recurso alimentar (roedores) mas em diferentes horas do dia.

GUILDAS

Um conceito intimamente relacionado com o nicho é o de **guilda**. Como exemplificado em muitas comunidades de aves, chamam-se guildas aos grupos de espécies que usam recursos semelhantes, ou recursos diferentes de forma semelhante. As guildas podem ocupar o mesmo *habitat*, mas utilizam diferentes componentes de *habitat*, ou diferentes opções de nidificação. Exemplos incluem as que se alimentam da folhagem da canópia florestal e os consumidores de insectos do solo florestal; as que nidificam em cavidades e os tecelões. Nos mamíferos, o termo aplicar-se-ia a ramejadores ou pastadores em savanas. Alguns ecologistas distinguem entre os mega-, meso- e micropastadores e ramejadores, de acordo com os tamanhos do corpo. Os botânicos usam por vezes o termo para diferentes formas de vida, tais como graminóides, herbáceas floríferas, árvores, arbustos, videiras, parasitas, epífitos ou saprófitos. O conceito de **características funcionais** ganha cada vez mais adeptos para esses grupos ecológicos. Um traço funcional é uma adaptação morfológica, bioquímica, fisiológica, estrutural e fenológica para sobreviver, crescer e reproduzir-se.

3.1.6 Herbivoria, predação, parasitismo e mutualismo

A estrutura e a dinâmica das comunidades são, em grande parte, determinadas pelas relações entre os consumidores e a sua fonte de alimento. A forma como os animais adquirem os seus alimentos (e, portanto, a sua energia) ajuda a classificá-los: os que se alimentam exclusivamente de

plantas (**herbívoros**), os que se alimentam exclusivamente de outros animais (**carnívoros**), os que se alimentam exclusivamente de plantas e animais (**omnívoros**) e aqueles que se alimentam dos restos de animais e plantas mortos (**detritívoros/decompositores**).

Um outro sistema de classificação das relações entre duas espécies é o dos efeitos recíprocos – neutros, positivos ou negativos – entre elas. **Predação, parasitismo e parasitoidismo** têm resultados positivos para um, e consequências negativas para o outro organismo. **O mutualismo** tem efeitos **positivos** para ambos; **a competição** tem resultados negativos para ambos. O **amensalismo** tem um efeito negativo num, mas não tem efeito algum no outro. O **comensalismo** tem resultados positivos para um e resultados neutros para o outro, desde que um par de espécies estejam intimamente associadas. As interações encontram-se resumidas na Tabela 3.1.1.

Tabela 3.1.1 Interações positivas (+), negativas (-), e neutras (0) entre indivíduos de duas espécies (A e B). A partir de Smith e Smith (2015). *Elements of Ecology*. (9th Edition). Pearson, Boston.

Tipo de interação	Resposta da espécie A	Resposta da espécie B
Neutra	0	0
Mutualismo	+	+
Comensalismo	+	0
Competição	-	-
Amensalismo	-	0
Predação	+	-
Parasitismo	+	-
Parasitoidismo	+	-

HERBÍVOROS

A herbivoria é o consumo de materiais vegetais por animais (herbívoros). Alguns ecologistas consideram a herbivoria como uma forma de predação (sendo a planta a presa, o animal – de gafanhotos a elefantes – o predador). Restringimos aqui o termo predação às acções em que os animais caçam e consomem as suas presas.

A composição física e química das plantas desempenha um papel dominante a determinar a aceitabilidade das plantas face aos consumidores herbívoros. As plantas são constituídas por compostos à base de carbono (hidratos de carbono), principalmente sob a forma da celulose e da lignina das suas paredes celulares. A maioria dos herbívoros vertebrados não têm as enzimas celulolíticas necessárias para decompor as paredes das células vegetais e libertar o seu conteúdo metabólico, incluindo o azoto, essencial na produção de proteínas. Como descrito na Caixa 2.5.1, o papel das bactérias é fundamental nos sistemas digestivos especializados dos ruminantes. Esta forma de mutualismo é conhecida como uma relação **comensal**.

Os tecidos animais são ricos em gorduras e proteínas, usados como unidades estruturais. As plantas, como acima descrito, são feitas de hidratos de carbono. A relação entre o carbono e o azoto é de cerca de 50:1 nas plantas e de 10:1 nos animais. A concentração de proteínas na dieta dos herbívoros é mais elevada nas folhas jovens das gramíneas e nas pontas a crescer dos rebentos de árvores. O nível de proteína no material vegetal diminui à medida que as partes da planta envelhecem. Nas savanas, se o teor proteico das gramíneas cair abaixo dos 6%, a condição dos mamíferos herbívoros que delas se alimentam diminuirá, e a sobrevivência, o crescimento e o sucesso reprodutivo poderão ficar comprometidos.

A remoção por ramejadores ou pastadores de tecido fotossintético (rebentos e folhas) de uma planta não leva necessariamente à morte da planta. Em muitos casos, em especial no caso das gramíneas tropicais, a desfoliação das folhas maduras pode estimular novamente o crescimento e evitar que os tufos de gramíneas morram devido à sombra causada por folhas velhas. As plantas podem também reagir à remoção de raízes, rebentos ou frutos através de um crescimento compensatório. A desfoliação repetida pode desencadear igualmente uma reacção ao aumento da produção de produtos químicos defensivos. As relações predação-presa desenvolveram adaptações, sob a forma de **mecanismos de defesa**, tanto nos animais (coloração críptica, comportamento) como nas plantas (venenos, espinhos, arquitectura), e uma reacção dos animais predadores em termos de técnicas de caça, conforme descrito no Capítulo 3.3.4.

PREDADORES E CARNÍVOROS

A predação é o consumo do todo ou de parte de um organismo vivo por outro. Os **predadores** matam as suas presas, um comportamento que é mais bem caracterizado por carnívoros. A escolha das presas pode variar no decorrer de um ano. Os carnívoros, ao contrário dos herbívoros, consomem alimentos de alta energia e não são confrontados com o problema da digestão da celulose. Predadores como o leão, o leopardo e a chita atacam frequentemente as presas mais vulneráveis (indivíduos fracos ou velhos). O impacto da predação nas populações de presas não é, assim, necessariamente maior do que a mortalidade devida a outras causas na ausência de predadores. Os predadores herdaram estratégias específicas de forrageamento que resultam em elevados níveis de eficiência no que diz respeito à caça – padrões comportamentais a que chamamos **estratégias optimizadas de forrageamento**. Estas estratégias fornecem a melhor energia e o melhor retorno nutricional no investimento em caça (energia obtida por unidade de energia gasta). Estas estratégias incluem a selecção de *habitats* onde se podem esconder, fazer emboscadas ou procurar presas; ou decisões sobre quanto tempo devem permanecer quietos e aguardar, dependendo do número de predadores concorrentes, ou de presas alternativas, presentes. Uma outra decisão para o predador tomar é o tipo de presa aceitável. A maioria dos predadores tem um menu de presas bastante alargado, mas com espécies preferidas. Em ambientes produtivos povoados com antílopes gregários, como savanas áridas ricas em nutrientes, uma dieta restrita e especializada é viável para grandes carnívoros, mas em savanas mésicas de baixos nutrientes, uma dieta alargada e oportunista é mais apropriada. Contudo, estudos de grandes predadores, como o leão, revelaram presas inesperadas, como o porco-espinho, ou casos em que texugos-do-mel atacam e comem cobras altamente venenosas. Nesses casos, ambas as espécies de presas podem infligir ferimentos graves ao predador.

Os predadores **generalistas** passam pouco tempo à procura de presas, mas consomem as de baixo valor, enquanto os predadores **especializados** despendem mais tempo e energia a localizar as mais valiosas, embora menos abundantes. Em Angola, apesar da dizimação da maioria das espécies de mamíferos ao longo dos últimos 50 anos, sobrevive uma população muito baixa de grandes carnívoros (leão, leopardo, mabecos, hiena-malhada), conquanto se encontre amplamente distribuída. Esta situação só

pode existir na mediada em que estes predadores se tornaram oportunistas na sua alimentação, sobrevivendo como metapopulações através de uma dispersão activa ao longo de extensas áreas de caça.

A disponibilidade de presas muda com as estações e com os padrões de clima, de períodos húmidos a áridos, com consequentes **ciclos de população**, ou oscilações, predador-presa, muitas vezes com grandes flutuações na abundância de predadores e presas. Shorrocks (2007) faz uma revisão da dinâmica predador-presa nos ecossistemas africanos, onde as interacções complexas entre várias espécies (de predadores e presas) e chuva e *habitat* tornam impossíveis simples generalizações. Tais ciclos são mais típicos de climas temperados fortemente sazonais. Os mais conhecidos são a lebre-americana (*Lepus americanus*) e o lince-do-canadá (*Lynx canadensis*). Tanto as populações de lebres como as de linces nas florestas boreais da América do Norte seguem um ciclo de abundância de cerca de dez anos (Figura 3.1.5), sugerindo uma relação causal predador-presa. A população de lebres responde à disponibilidade de plantas como alimento (galhos de árvores e arbustos) e à pressão predatória do lince, que, por sua vez, responde à abundância de lebres. As duas populações funcionam como um regulador que depende da densidade da outra. Os predadores regulam o crescimento da população de presas ao funcionarem como o factor da mortalidade dependente da densidade; a população de presas funciona como o factor da regulação dependente da densidade relativamente à taxa de natalidade da

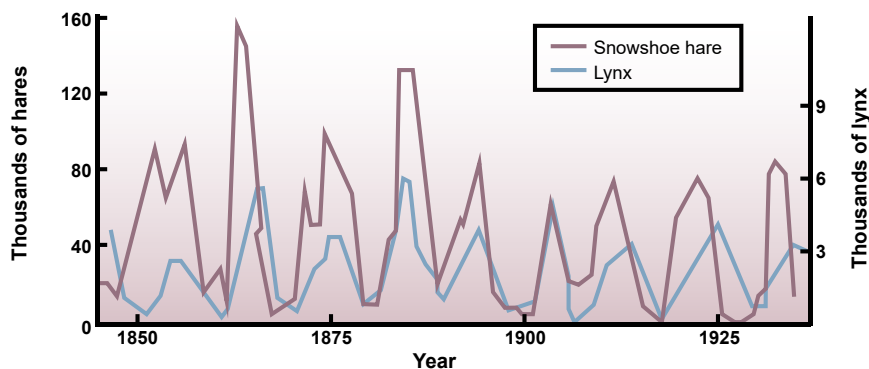


Figura 3.1.5 Oscilações aparentemente sincronizadas na abundância de presas (lebre-americana) e predadores (lince-do-canadá), reflectidas em peles de animais vendidas à Hudson's Bay Company. Redesenhado a partir de Townsend, Begon & Harper (2008). *Essentials of Ecology*. Blackwell, Oxford.

população predadora. Atribui-se os elevados níveis de mortalidade de presas aos impactos do *stress* na fecundidade das lebres, agravando os impactos directos da predação. Contudo, as teias alimentares altamente complexas, tanto de predadores como de presas, poderiam fornecer hipóteses alternativas para a sincronização dos dois ciclos.

PARASITAS

Os parasitas valem-se, de forma directa, de recursos do hospedeiro. Um parceiro tira partido da associação, enquanto o outro é prejudicado, mas não necessariamente de forma letal. Os parasitas incluem **microparasitas** como bactérias, protozoários e vírus; os **macroparasitas** incluem vermes, piolhos e carraças. A transmissão de parasitas entre hospedeiros é, regra geral, directa, mas alguns parasitas possuem ciclos de vida complexos que incluem outros hospedeiros, chamados **vectores**. Embora a maioria dos parasitas não seja letal, com a morte a ocorrer normalmente como resultado de comorbilidades (como no caso do vírus covid-19), alguns são altamente letais.

Em África, o impacto microparasitário mais importante nas populações de animais selvagens da história foi o da **pandemia da peste bovina** dos anos de 1890. A peste bovina é uma doença **zoonótica** transmitida pelo vírus *Morbillivirus*. Introduzida em África a partir da Ásia, através da Eritreia, em 1889, varreu África numa década, dizimando as populações de quase todos os ungulados com um número par de dedos nas patas (gado, búfalos e bois-cavalo). A peste bovina despovoou das comunidades pastorais não só o gado e a vida selvagem, mas também as populações humanas. Desde a erradicação dos surtos recorrentes de peste bovina do Serengeti, na década de 1960, a população de bois-cavalo aumentou dez vezes. Os impactos interativos da peste bovina no tamanho e estrutura da população herbívora, a pressão do pastoreio, a disponibilidade de gramíneas, a frequência dos fogos, a sobrevivência e o crescimento das árvores até à maturidade, e o equilíbrio entre pastadores, ramejadores e carnívoros proporcionam a demonstração mais complexa, ainda que reveladora, da dinâmica trófica mediada por parasitas nos ecossistemas africanos (Sinclair, 2012).

MUTUALISMOS

Os mutualismos são associações benéficas para ambas as partes. Estes incluem a relação simbiótica criticamente importante (denominada **comensalismo**) entre os microrganismos e os seus hospedeiros na transferência de nutrientes nos sistemas digestivos especializados de ruminantes, descritos acima e na Caixa 2.5.1. Na faixa de nevoeiro do deserto do Namibe, mutualismos entre algas e fungos produzem a diversa flora de líquenes (Capítulo 3.3.1), enquanto nas florestas húmidas da bacia do Congo e nas áridas savanas do sudoeste, os mutualismos de formigas/plantas fornecem alimento e defesa aos parceiros. Um dos mutualismos mais importantes nos ecossistemas africanos é o que ocorre entre as árvores e as bactérias que **fixam o azoto**, formando nódulos nas células dos filamentos das raízes infectadas da planta hospedeira. As bactérias recebem carbono da árvore em troca do azoto que fixam e disponibilizam à planta hospedeira. Uma associação semelhante é a dos fungos **micorrizas**, que mobilizam nutrientes e água em troca de hidratos de carbono fornecidos pelos seus hospedeiros, como acontece nas árvores dominantes de miombo angolano (Capítulo 3.2.5; Caixa 4.3.2).

3.1.7 Teorias da biogeografia insular e de metapopulações

A dinâmica evolutiva das florestas guinéu-congoleses e afromontanas será descrita nos Capítulos 4.1 e 4.2, onde é traçada a expansão e contracção destas florestas ao longo de dezenas de milhares e, até mesmo, de milhões de anos. Está actualmente em jogo uma dinâmica muito mais rápida – a redução drástica da dimensão e estabilidade dos ecossistemas florestais húmidos de Angola. A destruição contínua das florestas isoladas dos planaltos e escarpas angolanas é a mais urgente crise de conservação da biodiversidade do país. Além disso, a fragmentação de populações, outrora difundidas e interligadas, de grandes mamíferos como o leão, a chita, o búfalo-de-floresta e o búfalo-cafre, a palanca-negra-gigante e o elefante-de-savana e o elefante-de-floresta levou à sua sobrevivência em populações pequenas, isoladas e criticamente ameaçadas, abaixo do tamanho viável para a sua sobrevivência. Estes processos podem ser usados para ilustrar dois dos conceitos mais influentes em ecologia – as teorias da biogeografia insular e das metapopulações.

A TEORIA DA BIOGEOGRAFIA INSULAR

A vulnerabilidade das florestas remanescentes de Angola está directamente relacionada com o tamanho e a forma das manchas individuais e a sua conectividade com outras manchas. A fauna endémica do monte Soqui foi eliminada desde que foi avaliada, pela primeira vez, na década de 1930. As manchas originais da floresta desapareceram. A avifauna do morro do Moco e Cumbira tem sido seriamente reduzida desde 2000, dado que as suas margens florestais e os seus interiores estão a ser cada vez mais destruídos pelo fogo, corte de madeira e actividades agrícolas (Mills & Dean, 2021). Ao longo da escarpa da Chela, pequenos vestígios florestais estão a ser reduzidos por fogos e produção de carvão. Até agora, somente as florestas das ravinas profundas da serra da Namba estavam livres de grandes estragos, devido à sua maior dimensão e à inacessibilidade da localização. Além da sua vulnerabilidade actual para as actividades humanas, as florestas afromontanas de Angola situam-se a mais de 1900 km de florestas semelhantes na península do Cabo, no monte Camarões, no Ruwenzori e nas montanhas do Arco Oriental da Tanzânia – as antigas ligações da sua diversidade faunística e botânica. A cadeia fragmentada das florestas guinéu-congoleses da escarpa angolana está a perder a sua conectividade com florestas semelhantes através da transformação da terra ao redor e entre elas.

Em 1967, os ecologistas americanos Robert MacArthur, da Universidade de Princeton, e Edward O. Wilson, da Universidade de Harvard, propuseram uma teoria da biogeografia insular num artigo clássico que influenciou fortemente o pensamento e a investigação sobre as relações entre o tamanho, a conectividade e os padrões de riqueza das espécies nas ilhas. A teoria foi construída com base nas observações dos primeiros exploradores naturalistas que tinham notado um aumento da riqueza de espécies animais e vegetais em ilhas maiores. Foi então observado um padrão geral do aumento de 10 vezes do tamanho da ilha, levando à duplicação do número de espécies que a habitam. O que MacArthur & Wilson (1967) descreveram para as ilhas foi um equilíbrio dinâmico entre a **sobrevivência** de novas espécies colonizadoras e a **extinção** de espécies previamente estabelecidas em ilhas dependentes de fontes continentais de potenciais espécies imigrantes. À medida que o número de espécies aumenta nas ilhas, através da imigração, a competição por recursos aumenta a taxa de extinção até que

a taxa de imigração a iguale. A composição da biota pode mudar através de diferentes taxas de extinção de imigrantes e populações originais. Com o tempo, haverá uma contínua **rotatividade** de espécies. Para uma dada ilha, um número estável de espécies (**riqueza do equilíbrio das espécies**) acabará por ser alcançada. As ilhas maiores irão suportar mais espécies do que as ilhas mais pequenas, e as que se aproximam de fontes continentais acumularão mais espécies do que ilhas remotas (Figura 3.1.6).

A teoria de MacArthur e Wilson pode ser resumida segundo as seguintes previsões:

- O número de espécies numa ilha deve acabar por tornar-se, de uma maneira geral, constante com o tempo;
- Tal deve ser o resultado de uma *rotatividade* contínua de espécies, com algumas a tornarem-se extintas e outras a imigrar;
- As grandes ilhas devem suportar mais espécies do que pequenas ilhas;
- O número de espécies deve diminuir de acordo com a lonjura de uma ilha.

A teoria não se aplica apenas às ilhas oceânicas. Como já foi discutido, as florestas do “centro de endemismo afromontano, semelhante a um arquipélago”, representam ilhas num mar de prados e savanas. As florestas fragmentadas guinéu-congoleses da escarpa, e as florestas afromontanas dos planaltos, são ilhas em paisagens agrícolas em rápida transformação. Aplicar a teoria da biogeografia insular às florestas afromontanas, e às escarpas remotas e isoladas de Angola, oferece oportunidades especiais para explorar a evolução da sua avifauna endémica, como iniciado por Hall (1960), e continuado por Vaz da Silva (2015), como descrito na Caixa 4.7.1. A teoria também é relevante para medidas de conservação para pequenas populações de espécies criticamente ameaçadas, como a palanca-negra-gigante. As áreas de conservação estão cada vez mais isoladas umas das outras devido à transformação dos terrenos pela agricultura e urbanização. As populações viáveis no que diz respeito à sua reprodução, dentro de redes de áreas de conservação, ligadas por corredores, são fundamentais para a manutenção de metapopulações, como se discute abaixo.

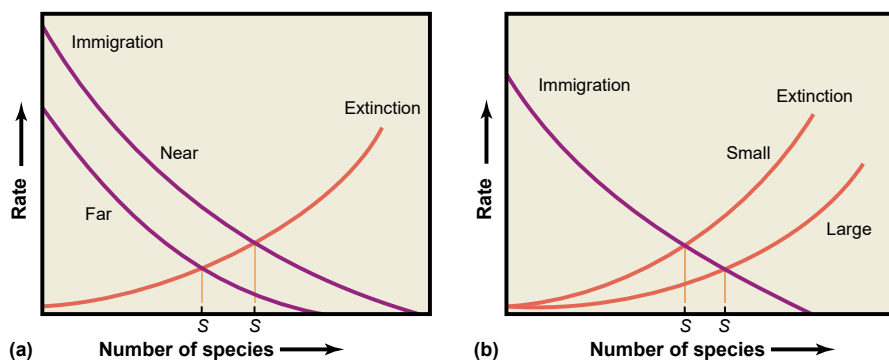


Figura 3.1.6 (a) As taxas de imigração estão relacionadas com a distância. As ilhas próximas de um continente apresentam uma taxa de imigração mais elevada, e associada à riqueza do equilíbrio (S) das espécies, do que as mais distantes; (b) As taxas de extinção dizem respeito à superfície e são mais elevadas nas ilhas pequenas do que nas grandes. O equilíbrio no número de espécies varia de acordo com o tamanho da ilha, e as ilhas maiores detêm maior riqueza de equilíbrio de espécies do que ilhas menores. A partir de Smith & Smith (2015). *Elements of Ecology* (9th Edition). Pearson, Boston.

TEORIA DA METAPOPULAÇÃO

Uma **metapopulação** é um grupo de populações da mesma espécie, separadas espacialmente, que interagem a um dado nível. Cada uma destas subpopulações tem a possibilidade de se extinguir ou de ser restabelecida através da recolonização. A teoria da metapopulação foi desenvolvida por Richard Levins, da Universidade de Harvard (Levins, 1969), em estudos de insectos de pragas agrícolas, e é hoje amplamente aplicada na biologia da conservação de *habitats* e populações fragmentados. Em termos simples, trata-se do “estudo das populações das populações” e das suas interações e dinâmicas.

A teoria difere da biogeografia insular na medida em que as populações locais distintas de uma única espécie estão separadas, não por oceanos inabitáveis (ou savanas ou desertos), mas por áreas de *habitat* adequado, que não estão actualmente ocupadas por populações da espécie. Além disso, a biogeografia insular analisa os processos de colonização, e extinção, de muitas espécies de uma determinada ilha ou *habitat* de um grande e distinto conjunto de espécies. Os estudos de metapopulação focam-se, tipicamente, nas populações de uma única espécie.

A teoria da metapopulação é aplicada à escala paisagística, onde pequenas populações locais dentro da matriz de *habitat* maior podem vir a extinguir-se através de eventos aleatórios (**estocasticidade demográfica**),

incluindo a depressão de consanguinidade. Quanto menor for a população local, e maior a distância entre as populações locais, maior é a probabilidade de extinção. Em condições naturais, os membros da população local em expansão podem emigrar para um *habitat* adequado, mas desocupado, e iniciar uma nova população local. Podem ocorrer intercâmbios entre populações locais através da dispersão. Quando uma população imigra para uma população em declínio, pode evitar a extinção na população mais pequena, um fenómeno conhecido como “**efeito de resgate**”. Na metapopulação é conseguida alguma estabilidade através do equilíbrio entre a extinção e a recolonização das populações locais. Em comum com a teoria da biogeografia insular, o alcance, a longo prazo, do equilíbrio e da manutenção da metapopulação é uma função da influência do tamanho da mancha e do isolamento nos processos de colonização e extinção.

Na África Austral, as populações locais ameaçadas de extinção devido à transformação da paisagem ou à sobreexploração foram resgatadas artificialmente graças à reintrodução, no interior da metapopulação, de populações geneticamente similares. A aplicação do conceito no estudo de populações fragmentadas de várias espécies icónicas angolanas, como a palanca-negra-gigante, o búfalo-da-floresta (*pacaça*) e o elefante-da-floresta, adequa-se aqui em particular. Um exemplo clássico de uma subpopulação a aproximar-se da extinção é o da população local de palancas-negras-gigantes da Cangandala, reduzida a um pequeno grupo de fêmeas a hibridizar com um único antílope, a palanca-ruana. Num elegante modelo de biologia da conservação em acção, a população da Cangandala foi resgatada através da retirada do macho ruano, e pela introdução de machos da palanca-negra-gigante da população local mais próxima, a da Reserva Natural Integral de Luando (Vaz Pinto, 2019), como descrito anteriormente.

Referências: Capítulo 3.1 Conceitos gerais em ecologia

- Brown, L. H., Urban, E. K. Newman, K. (1982). *The Birds of Africa*. Academic Press, New York. Volume 1.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, 1st ed. John Murray, London.
- Diniz, A. C. (1973). *Características mesológicas de Angola*. Missão de Inquéritos Agrícolas de Angola, Nova Lisboa. 484 pp.
- Diniz, A. C. (2006). *Características mesológicas de Angola*. Instituto Português de Apoio ao Desenvolvimento, Lisboa, 546 pp.
- Foxcroft, L. C., Rouget, M., Richardson, D. M., & Mac Fadyen, S. (2004). Reconstructing 50 years of *Opuntia stricta* invasion in the Kruger National Park, South Africa: environmental determinants and propagule pressure. *Diversity and Distribution*. 10: 427-437.
- GoA (Government of Angola) (2018). *Plano Estratégico para o Sistema de Áreas de Conservação de Angola (PESAC)*. Ministério do Ambiente, Luanda.
- Hall, B. P. (1960). The faunistic importance of the scarp of Angola. *Ibis* 102: 420-442.
- Huntley, B. J. (1973). Distribution and status of large mammals of Angola, with special reference to rare and endangered species – first report on the current status. Serviços de Veterinária, Luanda.
- Huntley, B. J. (1974a). Outlines of Wildlife Conservation in Angola. *Journal of the Southern African Wildlife Management Association*, 4: 157-166.
- Huntley, B. J. (1974b). Ecosystem Conservation Priorities in Angola. *Serviços de Veterinária, Luanda*. 25 pp. Mimeograph.
- Huntley, B. J. (2017). *Wildlife at War in Angola. The Rise and Fall of an African Eden*. Protea Book House, Pretoria. 432 pp.
- Hutchinson, G. E. (1957.) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15 (3): 237-240.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., et al. (2004). 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database. The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a Specialist Group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), Gland, Switzerland.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O., (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. 203 pp.
- Makoni, M. (2020). Africa's invasive species problem. *The Lancet: Planetary Health*, 4:317-319.
- Margules, C. R., & Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405: 243-253.
- Mills, M. S. L., & Dean, W. R. J. (2021). The avifauna of Mount Moco, Angola. *Bull. ABC*, 28: 58-77.
- Mittermeier, R. A., Robles-Gil, P., Hoffmann, M., et al. (2004). *Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Ecoregions*. CEMEX, Mexico City. 390 pp.
- Moran, V. C., Hoffmann, J. H., & Zimmermann, H. G. (2013). 100 years of biological control of invasive alien plants in South Africa: History, practice, and achievements. *South African Journal of Science*. 109, Article a0022.
- Myers, N. (1988). Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *Environmentalist*, 8: 187-208.
- Myers, N. (1979). *The Sinking Ark*. Pergamon Press, Oxford.
- Odum, H. T. (1983). *Systems Ecology: An Introduction*. Wiley, New York. 644 pp.
- Pysek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., et al. (2004). Alien plants in checklists and floras: toward better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53, 131-143.
- Rejmánek, M., Huntley, B. J., le Roux, J. J., et al. (2016). A rapid survey of the invasive plant species in western Angola. *African Journal of Ecology*, 55: 56-69.
- Rodrigues, A. S. L., Pilgrim, J. D., Lamoreux, J. F., et al. (2006). The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 71-76.
- Shorrocks, B. (2007). *The Biology of African Savannas*. Oxford University Press, Oxford. 279 pp.

- Sinclair, Anthony (2012). *Serengeti Story: Life and Science in the World's Greatest Wildlife Region*. Oxford University Press.
- Smith, T. M., & Smith, R. L. (2015). *Elements of Ecology* (9th Edition). Pearson, Boston. 621 pp.
- Stalmans, M. E., Massad, T. J., Peel, M. J. S., *et al.* (2019). War-induced collapse and asymmetric recovery of large-mammal populations in Gorongosa National Park, Mozambique. *PLoS ONE* 14 (3): e0212864.
- Tansley, A. G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- Terborgh, J., Davenport, R., Niangadouma, E., *et al.* (2016). Megafaunal influences on tree recruitment in African equatorial forests. *Ecography* 39: 180-186.
- Townsend, C. R., Begon, M., & Harper, J. L. (2008). *Essentials of Ecology* (3rd Edition). Blackwell's Publishing. 509 pp.
- Van Wilgen, B. W., Measey, J., Richardson, D. M. *et al.* (2020). Biological Invasions in South Africa. *Invading Nature: Springer Series in Invasion Ecology* 14. 975 pp. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-32394-3>.
- Vaz da Silva, B. A. D. N. (2015). Evolutionary history of the birds of the Angolan highlands – the missing piece to understand the biogeography of the Afromontane forests. M.Sc. thesis. Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, Universidade do Porto.
- Vaz Pinto, P. (2019). The Giant sable Antelope: Angola's National Icon. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., *et al.* (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 471-494.
- Welwitsch, F. (1859). Apontamentos fitogeográficos sobre a Flora da Província de Angola na Africa Equinocial servindo de relatório preliminar acerca da exploração botânica da mesma província. *Annaes do Conselho Ultramarino* (Ser. 1): 527-593.

CAPÍTULO 3.2

PROCESSOS DE ECOSSISTEMA E DINÂMICAS EM SAVANAS MÉSICAS

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *Por que razão as leis da termodinâmica sustentam os processos de captação, transferência e perda de energia dentro dos ecossistemas;*
- *De que forma evoluíram as diferentes vias fotossintéticas em resposta a climas temperados e tropicais;*
- *De que forma é estruturado o ciclo de carbono de um ecossistema de savana;*
- *Por que razão é maior a produção de biomassa vegetal em savanas méticas, sendo a biomassa herbívora menor do que a das savanas áridas;*
- *De que forma os nutrientes são transferidos das plantas para o solo através de processos de decomposição e mineralização impulsionados por insectos, bactérias e fungos.*
- *Por que razão as florestas húmidas e as savanas méticas de Angola podem ser descritas como estados alternativos estáveis;*
- *De que forma coexistem árvores e gramíneas, enquanto competem por recursos semelhantes.*

Contexto: Introdução à ecologia de sistemas

Um dos conceitos unificadores em ecologia é o das teias alimentares, em que a energia e os nutrientes são transferidos de um nível trófico (alimentação) para o seguinte (Capítulo 3.2.1). Desde que os conceitos foram introduzidos por Charles Elton (1927) no seu livro clássico *Animal Ecology* que a investigação ecológica tem dado muita atenção às interacções e estruturas tróficas. Os processos foram quantificados por Lindeman (1942) para ecossistemas aquáticos, e, mais tarde, defendidos pelos irmãos americanos Eugene e Howard T. Odum (1953), cofundadores da ciência moderna integrada de todo o ecossistema. Odum (1983) usou a teoria dos sistemas gerais e as leis da termodinâmica para entender melhor os fluxos de energia através dos ecossistemas, e para os descrever recorrendo a modelos conceptuais e matemáticos.

MODELOS DO ECOSISTEMA

Os ecologistas dos sistemas estão em grande parte focados na compreensão e gestão dos ecossistemas. O funcionamento dos ecossistemas define-se pelas complexas relações e interações entre organismos vivos e os seus ambientes físicos e biológicos, e a influência das intervenções humanas nestas relações. Os ecologistas de sistemas tentam ver os ecossistemas de forma holística e usam modelos para mostrar de que modo os componentes se relacionam uns com os outros dentro do ecossistema. Isto pode ser feito através de uma ampla gama de escalas, tanto espaciais como temporais. Chama-se **abordagem de sistemas** – a sua aplicação não se limita à ecologia, mas é também amplamente utilizada na banca, nas comunicações, nos transportes e em outros sectores.

Na ecologia, os componentes interdependentes de um sistema estão ligados através das transferências de energia e matéria, uma vez que todas as partes se interligam e afectam mutuamente. As semelhanças, eficiências e desafios associados a estas transferências são o que definem os ecossistemas em termos de crescimento, desenvolvimento, estabilidade e evolução dos organismos nesse sistema. A abordagem dos sistemas (ou **holística**) investiga simultaneamente diferentes componentes, em diferentes escalas espaciais e temporais. Considera que as propriedades e interações colectivas de sistemas complexos são iguais a *mais* do que a soma das suas partes. Contrasta com a **abordagem reducionista** – que considera que os sistemas complexos podem ser reduzidos a estudos de componentes individuais mais simples e *iguais* à soma das suas partes.

Na ecologia dos sistemas a ênfase está na forma como o sistema funciona como um todo, e como as interações produzem propriedades **emergentes**. Um exemplo é a influência de uma canópia densa de espécies de árvores mistas no microclima de sombras abaixo dela – uma propriedade emergente para o que contribuem muitos organismos diferentes, sendo depois explorada por eles.

Dada a complexidade dos ecossistemas, os modelos são usados para permitir que os cientistas investiguem e compreendam as ligações funcionais, e quais as implicações de perturbar qualquer uma delas. Na Figura 3.2.1 vemos um modelo simples de um sistema.

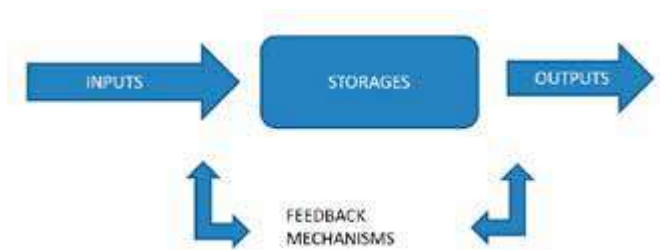


Figura 3.2.1 Modelo simples de um sistema. Os mecanismos de *feedback* incluem as interações entre os componentes e os processos que mantêm a estabilidade do sistema, ou que originam mudança.

Os modelos de ecossistema são necessariamente bastante mais complexos, mostrando muitos armazenamentos diferentes (caixas), fluxos entre eles (indicados por setas) e os processos (por exemplo, a fotossíntese, a herbivoria, a predação, as colheitas, a migração) que definem a natureza das entradas e das saídas. A Figura 3.2.2 apresenta um modelo mais complexo, ainda que razoavelmente simples.

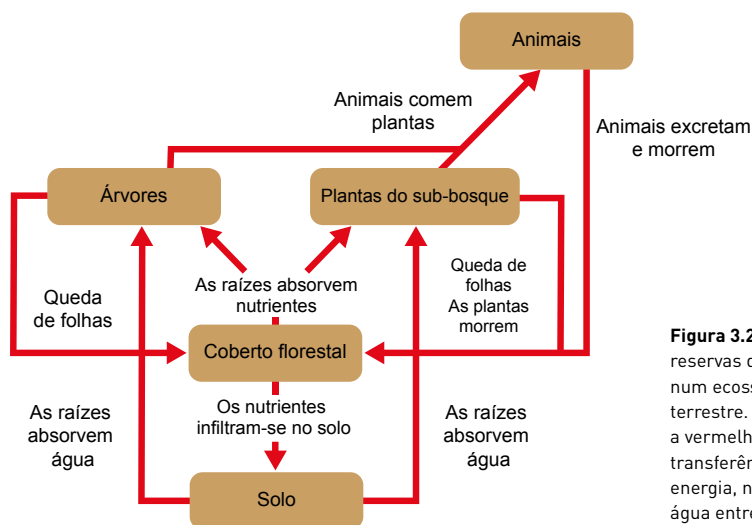


Figura 3.2.2 Vias e reservas de materiais num ecossistema terrestre. As setas a vermelho indicam transferências de energia, nutrientes e água entre as reservas.

A partir dos modelos acima referidos, torna-se evidente que dois processos básicos devem ocorrer num ecossistema para os organismos viverem. Estes processos são fundamentais para entender como e por que razão os ecossistemas angolanos ocorrem onde ocorrem, funcionam como funcionam, e as plantas e animais que aí ocorrem estão altamente adaptados às condições dominantes. Tem de haver **entradas** e **saídas** de energia e

matéria (elementos químicos). Toda a energia que entra nos ecossistemas sob a forma de luz solar é convertida, pela fotossíntese, em biomassa vegetal e transmitida ao longo das cadeias alimentares, sendo consumida e acabando por sair do sistema sob a forma de calor. O comportamento da energia nos ecossistemas (e mais importante ainda, a sua quantidade e disponibilidade) é determinado por duas leis da termodinâmica – estas leis regem o fluxo e acumulação de energia num sistema e a sua capacidade de funcionar.

A PRIMEIRA E A SEGUNDA LEI DA TERMODINÂMICA

A energia existe sob duas formas: **energia potencial** e **energia cinética**. A **primeira lei da termodinâmica** diz respeito à **conservação** da energia, e comprova que a energia não pode ser criada ou destruída, mas pode ser alterada (transformada) de uma forma para outra. Por exemplo, quando a madeira queima, a energia química armazenada é transformada em calor e luz. Na fotossíntese, a energia da luz solar é aproveitada pela clorofila dentro da folha da planta. Energia alguma é adquirida ou perdida durante o processo. A primeira lei é importante na medida em que permite aos ecologistas determinar a eficiência da transformação da energia (que quantidade de energia é passada ao longo da cadeia alimentar) e determinar o momento em que a energia se perde dos ecossistemas. A energia é usada para funcionar – no crescimento, movimento, reprodução e montagem de moléculas complexas – tudo o que requer energia. Embora a quantidade total de energia num sistema não mude (a primeira lei diz-nos isto), a quantidade de energia disponível para funcionar muda. A energia disponível diminui ao longo da cadeia alimentar devido a conversões energéticas ineficientes – há sempre menos energia utilizável no final de uma transformação do que no início. Uma vez que a energia é transformada em calor, não pode voltar a ser utilizada por organismos vivos para fazer trabalho ou para alimentar a síntese da biomassa. O calor acaba por se perder na atmosfera e nunca poderá ser reciclado. Entra assim em jogo a segunda lei da termodinâmica.

A **segunda lei da termodinâmica** refere-se à **transferência** de energia e determina que existe uma perda dessa energia (geralmente através da perda de calor) à medida que vai sendo transformada. Nos sistemas naturais é alcançado um ponto onde não há energia utilizável. Em consequência, tem de haver um contributo constante de energia para que os seres vivos

funcionem. A energia deriva do Sol, através da fotossíntese, sendo a **energia da luz** transformada em **energia química**. Esta energia química é armazenada sob a forma de biomassa vegetal, consumida por herbívoros, que, por sua vez, são comidos por carnívoros. Todo o organismo vivo acabará por morrer. Em cada fase de transformação há cada vez menos energia disponível (regra geral, em cada fase apenas cerca de 10% é transmitida) e toda a energia é, em última instância, perdida enquanto calor.

ESTUDOS DOS ECOSISTEMAS EM ÁFRICA

Durante as décadas de 1960 e 1970, uma ambiciosa iniciativa científica colaborativa, conhecida como **Internacional Biological Programme (IBP)**, foi responsável por estimular um crescimento acelerado nos estudos da estrutura e funcionamento de ecossistemas inteiros, seguindo a abordagem de Odum sobre a **Ecologia de Sistemas**. A ideia era que as questões relacionadas com a gestão e utilização sustentável dos biomas e ecossistemas mundiais pudessem ser respondidas, através dos ecossistemas, com o conhecimento das vias, padrões e processos dos **fluxos energéticos**, bem como dos **ciclos** de nutrientes e água. A moeda comum para essas transferências de energia é o **carbono**, com a fotossíntese (**produção primária**) como a medida básica de entrada de energia, e a ser assimilada dentro das comunidades e a ser disponibilizada de modo a sustentar todos os processos do ecossistema. A quantidade de energia assimilada (utilizando a medida de substituição de carbono) e transferida como energia sob a forma de **trifosfato de adenosina (ATP)** de um **nível trófico** para o outro, tornou-se um foco principal do IBP. A quantificação do ciclo de carbono dos ecossistemas, das florestas húmidas à tundra ártica, foi uma produção fundamental do IBP. A importância do conhecimento do ciclo do carbono dentro dos ecossistemas tornou-se cada vez mais relevante, dado que a ênfase no papel do CO₂ entrou na esfera da política ambiental a nível global devido às **alterações climáticas**. O carbono desempenha igualmente um papel essencial no ciclo de outros elementos, como o azoto, o fósforo e o enxofre, e, assim sendo, no crescimento, sobrevivência e reprodução de todos os organismos nos ecossistemas terrestres.

Em África, dois projectos de investigação seguiram o modelo IPB, o **Projecto Lamto**, no centro da Costa do Marfim, e o **Projecto Ecossistema de Savana**, realizado na Reserva Natural de Nylsvley, no norte da África

do Sul. Ambos os projectos têm grande relevância para a compreensão das savanas méxicas angolanas. O Projecto Lamto está localizado na transição da floresta húmida guineense para a floresta guineense/mosaico de savana, semelhante a grande parte das savanas de capins altos do norte de Angola. Nylsvley está localizada na floristicamente depauperada extensão sul das savanas méxicas/distróficas, com uma estrutura e função muito semelhantes à de miombo seco de Angola. O predomínio de árvores como a *Burkea africana*, *Ochna pulchra* e *Terminalia sericea* reflectem esta semelhança, tal como o fazem os solos lixiviados, inférteis e arenosos do ecossistema de Nylsvley.

Os resultados do Projeto Ecossistema de Savana, um projecto com 16 anos (1974-1990), foram sintetizados por Scholes & Walker (1993) e fornecem um relato detalhado da estrutura e funcionamento da savana *Burkea*. Os resultados do Projeto Lamto, que se prolongou por 30 anos, foram sumariados de forma exaustiva por Abbedie *et al.* (2005). As sínteses de Lamto e Nylsvley, juntamente com a de Frost (1996) sobre o miombo da Zâmbia e do Zimbabué, continuam a ser as análises mais importantes sobre o tema, e formam a base da presente descrição. Vamos analisar componentes e interacções na criação, transferência e ciclos de energia e nutrientes em savanas méxicas/distróficas, tal como quantificadas em Nylsvley, referindo também dados de locais de miombo em Angola, República Democrática do Congo, Costa do Marfim, Zâmbia e Zimbabué.

O capítulo começará com um esboço de teias alimentares e de níveis tróficos na natureza, depois seguirá as vias da produção primária, do consumo e da decomposição, e terminará com uma discussão sobre conceitos de dinâmica de gramíneas-árvores em savanas africanas.

3.2.1 Cadeias alimentares, teias alimentares e níveis tróficos

Antes de considerar os processos de energia do ecossistema e as transferências de nutrientes, é necessário compreender o quadro das estruturas do ecossistema. As interacções interespecíficas dentro dos ecossistemas, descritas anteriormente – (Capítulo 3.1.6 sobre herbivoria, predação, parasitismo e mutualismo) –, evoluíram para a aquisição de energia e nutrientes, para o crescimento e, em última análise, para a reprodução. Estas relações, entre as várias espécies de um ecossistema, formam **cadeias** alimentares, e as interacções colectivas (**ligações**) formam **teias alimentares**.

Os ecossistemas de savana, como os que dominam as paisagens angolanas, apresentam duas cadeias alimentares – uma cadeia alimentar para o pastoreio e uma cadeia alimentar detrítica, como ilustrado na Figura 3.2.3.

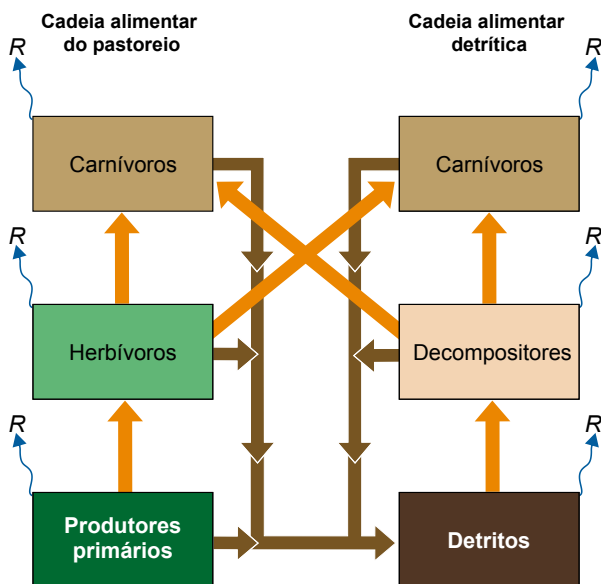


Figura 3.2.3 Cadeias alimentares generalizadas de pastoreio e a cadeia alimentar detrítica. As setas cor-de-laranja, que ligam os níveis tróficos, representam o fluxo de energia associado à ingestão; as setas azuis representam a perda de energia através da respiração (R); as setas castanhas representam uma combinação de matéria orgânica morta (biomassa não consumida) e resíduos (fezes e urina). A partir de Smith & Smith (2015). *Elements of Ecology* (9th Edition), Pearson, Boston.

Os níveis que se sucedem numa teia alimentar são chamados níveis tróficos. As relações alimentares são classificadas em **autotróficas** (produtores primários – recebem a sua energia directamente do Sol, através da fotossíntese) e **heterotróficas** (consumidores de tecido vegetal e animal). Os **consumidores primários** compreendem os **herbívoros**, que se alimentam de plantas, os **consumidores secundários** compreendem os **carnívoros**, que se alimentam de herbívoros, e os **omnívoros**, que se alimentam de plantas e animais. As relações são popularmente comparadas a uma pirâmide. No topo da pirâmide trófica estão os **predadores de topo**, que se alimentam dos níveis tróficos mais baixos, mas eles próprios não são comidos. Além dos que contribuem para a pirâmide, os **decompositores** (*detritívoros*) consomem matéria orgânica morta e convertem-na em energia e nutrientes, disponíveis, através do ecossistema, para o crescimento das plantas e, como tal, para o ciclo de materiais. O movimento dos nutrientes minerais é cíclico, enquanto o movimento da energia é unidirecional e não cíclico.

Uma vez alcançada a estrutura e quantificação das cadeias alimentares, observa-se de imediato uma perda rápida de energia, transferida de um nível trófico para outro. Nas cadeias alimentares, esta é, aproximadamente, uma ordem de magnitude por fase. Em termos brutos, numa cadeia alimentar de quatro níveis, por cada 1000 kg de gramíneas produzida pela produção primária e consumida por antílopes, somente são produzidos cerca de 100 kg de tecido animal, suficientes para suportar predadores de 10 kg de primeiro nível, e 1 kg de predadores de segundo nível (de topo). Isto explica o porquê de haver tão poucos predadores em comparação com herbívoros, e a razão de as cadeias alimentares raramente possuírem mais de três ou quatro níveis.

Um conceito importante relacionado com cadeias alimentares e teias alimentares é o dos controlos de baixo para cima e de cima para baixo. Os **controlos de baixo para cima** são aqueles que limitam a produtividade e a abundância das populações no nível trófico acima deles. Nesse sentido, a produtividade de gramíneas coloca limites à biomassa de herbívoros que suporta, controlando, assim, o número de predadores que delas se alimentam. Inversamente, os predadores podem controlar o tamanho da população herbívora, o que, por sua vez, controla as gramíneas e a biomassa das árvores por desfoliação. Estes são os controlos de **cima para baixo**.

Contra este quadro de cadeias alimentares, teias alimentares e níveis tróficos, podem resumir-se os sucessivos passos no funcionamento dos ecossistemas de savana, a começar pela base da vida na Terra – a captação e síntese da energia solar, do dióxido de carbono e da água em matéria orgânica, através da fotossíntese.

3.2.2 As vias fotossintéticas das plantas angolanas

As plantas desenvolveram três vias fotossintéticas (conhecidas pelas formas abreviadas C_3 , C_4 e **CAM**). A via mais antiga, a C_3 , evoluiu 2800 Ma numa atmosfera rica em CO_2 , enquanto o caminho C_4 evoluiu muito mais tarde, há cerca de 30 Ma, quando o CO_2 atmosférico diminuiu para um oitavo da concentração durante o Paleozóico. As gramíneas C_4 dominavam as paisagens abertas por volta dos 8 Ma. Actualmente, as plantas C_4 representam menos de 3% das espécies de plantas floríferas do mundo, no entanto, devido à sua elevada produtividade, representam cerca de

25% da produtividade primária no planeta, incluindo espécies de culturas como milho, cana-de-açúcar, sorgo e milhete (Sage, 2004). Das 7500 espécies de plantas C_4 , 4500 são gramíneas. Nos prados do mundo, as gramíneas C_3 dominam em climas temperados, e as C_4 são dominantes nos ecossistemas abertos (não florestados) dos trópicos. Das 16 000 espécies de plantas CAM do mundo, a maior parte são suculentas, adaptadas a climas quentes e áridos.

FOTOSSÍNTESE DAS C_3

Globalmente, a via fotossintética mais comum é a C_3 , usada por mais de 95% das espécies vegetais (árvores, arbustos e ervas aromáticas), e, em particular, por gramíneas que ocorrem em regiões onde a luz solar tem uma intensidade, e uma temperatura, moderada, solos húmidos e ausência de fogos. O termo C_3 refere-se ao facto de o primeiro composto de carbono produzido durante a fotossíntese C_3 conter três átomos de carbono. A via fotossintética C_3 é menos eficiente do que a C_4 em termos do recurso à água e crescimento, em especial nos climas mais quentes e em concentrações de CO_2 atmosférico mais baixas. As gramíneas C_3 são raras em Angola. Ao contrário das C_4 , as C_3 são tolerantes à sombra e as poucas espécies de gramíneas C_3 angolanas, como a *Olyra latifolia*, encontram-se no ambiente coberto de sombras das florestas.

FOTOSSÍNTESE DAS C_4

Uma característica determinante das savanas tropicais é a predominância das gramíneas C_4 , tolerantes ao fogo, mas intolerantes à sombra, como estrato terrestre dominante (Huntley, 1982). Mais de 95% das gramíneas angolanas são espécies C_4 . Torna-se por isso útil compreender o que há de especial na via fotossintética C_4 , uma vez que se relaciona com o sucesso de quatro gramíneas C_4 nos ecossistemas de savana.

Ao longo do tempo evolutivo, muitas linhagens vegetais desenvolveram mecanismos anatómicos e bioquímicos especializados, trazendo vantagens competitivas às plantas que crescem nos trópicos, em regiões com elevada temperatura e luminosidade, com limitações de humidade do solo, e, especialmente, em ambientes propensos a fogos, como as savanas (Sage, 2004). A via C_4 evoluiu pela primeira vez em gramíneas no Oligoceno (cerca de 34-24 Ma), durante períodos de arrefecimento global, aridificação e declínio

do CO₂ atmosférico. É importante referir que durante os períodos Triássico, Jurássico e Cretácico as concentrações atmosféricas de dióxido de carbono foram quatro a oito vezes superiores às do Oligoceno e do Mioceno, e até mesmo das apresentadas nos dias de hoje. Durante o final do Mioceno (8-5 Ma), houve um aumento maciço do domínio das gramíneas C₄ sobre as C₃, de acordo com os registos determinados pelos rácios de isótopos de carbono de solos fósseis. Foi a era da especiação das gramíneas C₄, da expansão das savanas e, especialmente em África, da diversificação de antílopes e outros mamíferos herbívoros. As dicotiledóneas (árvores e herbáceas floríferas) desenvolveram a via C₄ mais tarde do que as gramíneas, há cerca de cinco milhões de anos. A via C₄ evoluiu de forma independente mais de 45 vezes, em 19 famílias de angiospermas, ocasionando uma notável demonstração de evolução convergente.

A nível bioquímico, as plantas C₄ operam todo o processo C₃, mas adicionam uma camada adicional de metabolismo, complementando a via C₃ em vez de a substituir. A anatomia e bioquímica únicas das plantas C₄ permite-lhes concentrar dióxido de carbono em torno da **RuBisCo**, uma enzima carboxilase, produzindo um composto de quatro carbonos. Além disso, ao suprimir a fotorrespiração, a eficiência fotossintética e de utilização da água da planta é melhorada. A **fotorrespiração** é o processo metabólico em que o RuBisCo absorve oxigénio durante o dia e liberta algum dióxido de carbono, desperdiçando parte da energia produzida pela fotossíntese. Consequentemente, em ambientes de elevada luminosidade e temperatura, ao suprimir a fotorrespiração, as plantas C₄ tendem a ser mais competitivas e produtivas do que as plantas C₃, enquanto utilizam menos água (Edwards *et al.*, 2010).

FOTOSSÍNTESE DAS CAM

CAM é o acrónimo para **Crassulacean Acid Metabolism** (metabolismo ácido das crassuláceas), um caminho fotossintético descoberto, pela primeira vez, em espécies da família de suculentas Crassulaceae. Evoluídas para a vida em ambientes áridos, as plantas CAM têm uma adaptação muito interessante para aumentar a eficiência do uso da água, fechando os estomas das folhas durante o dia, e abrindo-os à noite. Este comportamento reduz a perda de humidade pelo processo da evapotranspiração, através dos estomas, em dias quentes e soalheiros. O CO₂ é recolhido com

a abertura dos estomas à noite, altura em que o ar está mais frio e húmido. O CO_2 é armazenado durante a noite como ácido málico nos vacúolos das células mesófilas da folha, e, durante o dia, o ácido málico é transferido para os cloroplastos, convertido em CO_2 e usado na fotossíntese. Em Angola, as plantas CAM típicas incluem a *Euphorbia conspicua* e *Aloe littoralis*, ambas comuns ao longo da costa.

3.2.3 Produção primária em savanas mésicas

O estudo energético dos ecossistemas introduziu muitos termos-chave para a ciência. Como vimos, a fotossíntese é o processo de conversão de dióxido de carbono e água em compostos orgânicos, utilizando a energia da radiação solar. O resultado é referido como **produção primária (PP)** e a taxa é a **produtividade primária bruta (GPP)**. Perde-se alguma energia através da **respiração (R)** antes do armazenamento. A taxa de acumulação de energia após a respiração é a **produtividade primária líquida (NPP)**. A quantidade de matéria orgânica acumulada num dado momento é chamada **biomassa vegetal**.

RADIAÇÃO SOLAR E PRECIPITAÇÃO

A radiação solar impulsiona toda a vida na Terra, mas apenas uma pequena fracção de radiação recebida é assimilada pelos ecossistemas terrestres (Capítulo 2.2.1). A radiação solar que atinge a atmosfera superior sobre os trópicos é reduzida em 40% devido à reflexão e absorção pelas nuvens. Outros 13% reflectem-se no coberto arbóreo e na vegetação do solo, enquanto a maioria dos restantes 47% é usada na evaporação da humidade, ou no aquecimento da superfície do solo e da vegetação. Menos de 1% da radiação solar recebida é usada na fotossíntese, indicando que a produção primária não é limitada pela radiação solar. A água, não a energia, é o principal constrangimento na produção primária, nos fluxos de carbono e nos ciclos de nutrientes das savanas.

O clima, em particular a temperatura média anual (TMA) e a precipitação média anual (PMA), bem como o estado dos nutrientes do solo (especialmente azoto, fósforo e enxofre) determinam o NPP das savanas angolanas. A relação entre a precipitação média anual e o pico da biomassa herbácea acima do solo é ilustrada na Figura 3.2.4. A taxa real de fotossíntese nas

savanas é controlada pela evapotranspiração, que é o valor combinado da transpiração vegetal e da evaporação da superfície. Em solos de fertilidade análoga, a fotossíntese máxima das savanas africanas tem vindo a aumentar exponencialmente com a precipitação média anual (Merbold *et al.*, 2009). A produção primária também varia no decurso de um ano. Nos trópicos, a duração da estação vegetativa é determinada pela chuva e não pela duração do dia ou da temperatura. Em contraste, nas regiões temperadas, a duração do dia e a temperatura são determinantes para o crescimento das plantas.

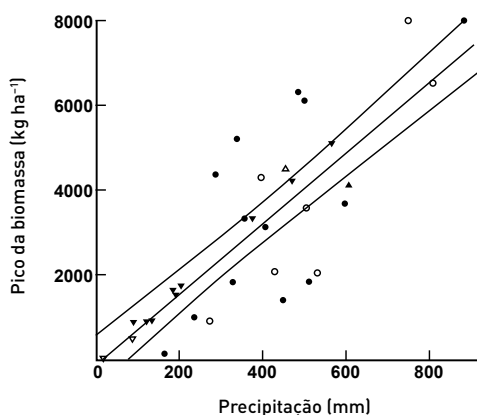


Figura 3.2.4 A relação entre a precipitação média anual e o pico de biomassa de herbáceas acima do solo, para locais da África Oriental e Austral. (Os símbolos indicam locais de amostragem em toda a região.) A regressão linear significativa prevê um aumento de aproximadamente 800 kg ha⁻¹ de biomassa para cada aumento de 100 mm de precipitação. A partir de Shorrocks (2007). *The Biology of African Savannas*. Oxford University Press, Oxford.

QUANTIFICAÇÃO DE RESERVAS DE ENERGIA E FLUXOS ENERGÉTICOS

Um objectivo inicial de muitos estudos dos ecossistemas foi o de quantificar o fluxo de energia (usando o carbono como substituto) através do sistema. Na tradição da ecologia dos sistemas, a quantificação das interações entre organismos e ambiente é, em geral, apresentada como modelos de “**caixa e seta**” (Figura 3.2.5), em que as caixas representam as **reservas** de materiais (carbono, nutrientes, água) e as setas indicam a direcção e a quantidade de transferências (**fluxos**) de energia e matéria. A produção primária é por regra quantificada como gramas de matéria seca (DM) produzidas por plantas por metro quadrado por ano (g DM m⁻² y⁻¹). Um grama de matéria seca contém cerca de 0,45 g de carbono, ou 20 kJ de energia. É de referir que as medidas de produtividade primária líquida são, habitualmente, administradas como gramas de carbono por metro quadrado, por ano (g C m⁻² y⁻¹), ou em g de peso seco (DW) por metro quadrado, por ano (g DW m⁻² y⁻¹), enquanto a biomassa vegetal é dada em Mg ha⁻¹, equivalente a 100 g DW m⁻². As comparações de conjuntos de dados sobre

a produtividade primária e a biomassa devem ter em conta as grandes diferenças entre as medidas de matéria seca e o carbono.

Devido ao custo e à complexidade dos projectos de investigação, foram realizados muito poucos estudos sobre os fluxos energéticos do ecossistema em savanas africanas. Uma dessas tentativas foi a do projecto de ecossistema de savana sul-africano. A Figura 3.2.5 apresenta a quantidade de carbono para o bosque de *Burkea africana* de Nylsvley, representando a savana mésica/distrófica no limite sul do gradiente de precipitação e produtividade do bioma. A biomassa total existente para a savana de *Burkea* variou de 10-35 Mg ha⁻¹, significativamente menos do que a de miombo maduro em Angola, que atinge os 100 Mg ha⁻¹. Em termos de comparação, a floresta húmida tem uma média de cerca de 440 Mg ha⁻¹, ao passo que no extremo oposto a biomassa existente da zona arbustiva do deserto é de cerca de 7 Mg ha⁻¹. A quantidade de Nylsvley de carbono e o perfil da produção primária anual fornecem uma ilustração dos componentes da energia que fluem através de um bosque, e a sua alocação a diferentes partes e plantas.

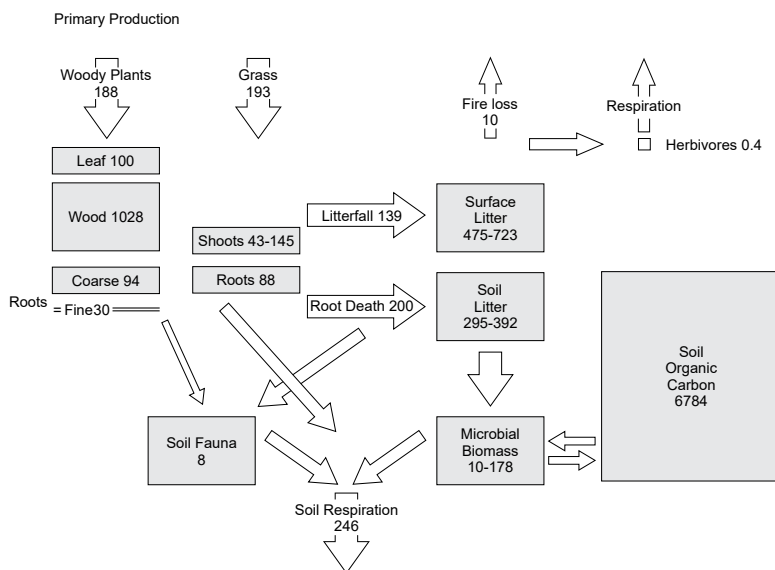


Figura 3.2.5 O ciclo médio anual de carbono na savana de folhas largas de *Burkea africana* em Nylsvley, no norte da África do Sul. Os valores nas reservas (caixas) estão em G C m⁻²; os fluxos (setas) estão em g C m⁻² y⁻¹. A reserva total de 9357 g C m⁻² de carbono do ecossistema inclui dois terços como carbono orgânico do solo. A partir de Scholes & Walker (1993). *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press, Cambridge.

ATRIBUIÇÃO DE PRODUTOS PRIMÁRIOS

Nas savanas, as gramíneas têm uma produção primária líquida (NPP) mais elevada do que as árvores. A **NPP relativa** é a NPP relativa à biomassa existente. Isto reflecte a maior taxa de crescimento relativo das gramíneas em comparação com as árvores. As árvores jovens podem atribuir 50% da energia às folhas, mas à medida que aumentam a sua biomassa com a idade, esta pode decrescer de forma que apenas 5% fique para as folhas, com a maior parte da energia a ser despendida nas estruturas de apoio (caules e ramos) e na manutenção (respiração). A atribuição de carbono fixo a diferentes partes de plantas (folhas, rebentos, caules, raízes) varia, consideravelmente, em diferentes ecossistemas, e também em termos de condições de luminosidade (sol ou sombra completa). A **razão raiz-rebento** (R:S) varia de 0,2 em florestas húmidas, para 1,2 em savanas áridas, para 4,5 no deserto. As florestas húmidas têm a maior parte da sua reserva de carbono localizada nos seus órgãos acima do solo, sobrando relativamente pouco para os seus sistemas de raízes pouco profundas. As savanas e, em especial, os prados têm as suas reservas de carbono abaixo do solo. Este gradiente diz respeito à diminuição da precipitação, à produção primária líquida e à biomassa existente. Como observação geral, à medida que a aridez aumenta, o investimento em órgãos de reserva subterrâneos também aumenta. No entanto, algumas savanas méxicas têm “árvores subterrâneas”, com *lignotubers* extensos e estruturas ramificadas abaixo da superfície do solo (ver Caixa 4.3.3). O ecologista angolano Amândio Gomes e os seus colegas descobriram que as geoxilas nos prados de *Parinari*, em solos arenosos, continham uma biomassa subterrânea de 16 Mg ha⁻¹, enquanto nos prados de *Brachystegia*, em solos ferralíticos, a biomassa média de 44 Mg ha⁻¹ (Gomes *et al.*, 2021). Descobriram que a biomassa abaixo do solo dos prados de geoxilas igualou, praticamente, a da biomassa acima do solo do bosque de miombo vizinho.

PRODUÇÃO PRIMÁRIA LÍQUIDA NA SAVANA DE BURKEA DE NYLSVLEY

A produção primária líquida anual para o local de estudo de Nylsvley foi de 950 g DW m⁻² y⁻¹, utilizando cerca de 0,3% da energia radiante recebida pelo ecossistema, com árvores e gramíneas a contribuir de igual forma para a NPP. A contribuição de diferentes partes vegetais para a produção primária anual total de matéria seca na savana de *Burkea africana* (em gramas,

a matéria seca por metro quadrado, por ano [$\text{g DM m}^{-2} \text{ y}^{-1}$]), foi estimada da seguinte forma (Scholes & Walker, 1993):

- *Plantas lenhosas* – total 468 (crescimento da madeira 89; galhos 27; folhas 156; flores e fruta 10); raízes grossas 11; raízes finas 175 g;
- *Plantas herbáceas* – total 482 (folha e colmo 157; raízes 325).

A produção de gramíneas de pasto (disponível para herbívoros) em Nylsvley foi de $157 \text{ g de DM m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ de um total NPP de gramíneas de $482 \text{ g DM m}^{-2} \text{ y}^{-1}$.

A área basal de plantas lenhosas na população de estudo ($4,2 \text{ m}^{-2} \text{ ha}^{-1}$) aumentou 6% ao ano. Um nível máximo de área basal de cerca de $10 \text{ m}^{-2} \text{ ha}^{-1}$ de árvores foi medido num local adjacente, protegido do fogo durante 30 anos. Ali a competição com outras árvores estabilizou a taxa de crescimento das árvores na ausência de fogo e de outras perturbações. O aumento da área basal de árvores maduras em miombo húmido e seco aproxima-se dos 3% ao ano, mas com a NPP total e a biomassa vegetal várias vezes maior do que a savana de folha larga de *Burkea*, em Nylsvley, como discutido abaixo.

Frost (1996) indica que o crescimento anual de folhas e galhos em miombo equivale a cerca de 5% da biomassa lenhosa total, com árvores jovens a adicionar proporcionalmente mais por unidade de biomassa do que as árvores mais antigas. Grande parte deste crescimento é desperdiçado anualmente através da perda de folhagem.

3.2.4 Biomassa vegetal e coberto arbóreo nas savanas mésicas

A biomassa acima do solo relativa a culturas maduras de miombo aumenta após um gradiente de precipitação de cerca de $20\text{-}30 \text{ Mg ha}^{-1}$ em Nylsvley a 55 Mg ha^{-1} em miombo seco para mais de 100 Mg ha^{-1} em miombo húmido. A biomassa total de miombo clímax na Zâmbia foi calculada como sendo de 106 Mg ha^{-1} , dos quais 63% estavam acima do solo e 37% abaixo do solo (Chidumayo, 1995; Chidumayo & Frost, 1996). A proporção de biomassa acima do solo para a biomassa abaixo do solo tende a decrescer com a diminuição da precipitação, provavelmente devido à necessidade de haver

sistemas de raízes de captação de água mais extensas em locais mais secos, como Nylsvley (Frost, 1996).

O coberto arbóreo total de plantas lenhosas em Nylsvley foi de 32%, a biomassa foi de $16,2 \text{ Mg ha}^{-1}$, com uma área basal da árvore de $4,2 \text{ m}^{-2} \text{ ha}^{-1}$. O coberto arbóreo de gramíneas foi de 33% e a cobertura basal 5,5%, com $1,6 \text{ Mg ha}^{-1}$ acima da biomassa do solo. O domínio de três espécies de árvores (*Burkea africana*, *Ochna pulchra*, *Terminalia sericea*) é ilustrado pela contribuição colectiva de 78% para a biomassa de plantas lenhosas, índice da área das folhas e produção primária.

No miombo de Shaba, RDC, Malaisse *et al.* (1975) registaram a área basal das árvores em $13,5 \text{ m}^{-2} \text{ ha}^{-1}$, aumentando 2,9% por ano. A biomassa de gramíneas e herbáceas floríferas varia entre $1,5 \text{ Mg ha}^{-1}$ em miombo seco e $3,3 \text{ Mg ha}^{-1}$ em miombo húmido. A biomassa de gramíneas contribui apenas com 2-5% do total da biomassa acima do solo nas florestas. A biomassa de gramíneas nos prados dos vales húmidos (localmente chamadas *mulolas*, *chanas* ou *dambos*) é muito maior na ausência de árvores e de arbustos.

3.2.5 Herbivoria e consumo primário nas savanas africanas

O próximo passo no balanço energético das savanas será agora considerado – a transferência de energia da componente do produtor primário para a componente do consumo primário. As medidas de biomassa (geralmente o peso vivo) são frequentemente usadas como substituto da energia em estudos de grandes mamíferos. Um exemplo das vias e partição do material vegetal no componente herbívoro em Nylsvley, no norte da África do Sul, é dado na Figura 3.2.6. Scholes & Walker (1993) sintetizaram dados de campo de vários estudos na savana/bosque de *Burkea* de Nylsvley, ilustrando que a maior parte da produção primária acima do solo é consumida por decompositores e pelo fogo neste sistema méxico/distrófico. Herbívoros como a impala usam apenas uma pequena fracção da componente de produção primária. A maior parte do material ingerido (I) passa como excreção (E) ou respiração (R). Muito pouco vai para a produção (P). Os gafanhotos, embora mais eficientes na assimilação de energia do que as impalas, desperdiçam alimentos, com grande parte do material removido das plantas a cair ao chão durante a alimentação.

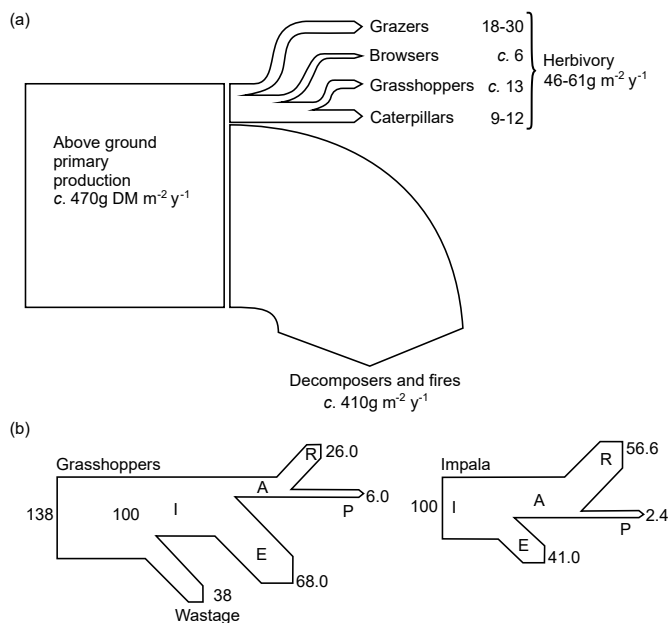


Figura 3.2.6 Consumo primário em Nylsvley, uma savana mística no norte da África do Sul. (a) Vias que mostram o destino da produção primária, com a maior parte a ir para a decomposição e para as queimadas. (b) Partição do consumo de energia, por dois herbívoros, na ingestão (I), excreção (E), produção (P) e respiração (R). A fração não excretada é assimilada (A) pelo sistema digestivo. A relação entre ingestão e assimilação indica que os gafanhotos (4%) têm uma eficiência maior de assimilação do que as ímpalas (2,4%). A partir de Scholes & Walker (1993). *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press, Cambridge.

RELAÇÃO ENTRE PRECIPITAÇÃO MÉDIA ANUAL E BIOMASSA HERBÍVORA

Coe *et al.* (1976) apresentaram uma correlação estreita entre a precipitação média anual, a produção primária prevista e a biomassa herbívora de mamíferos (como substituta para o consumo primário) em savanas africanas. Todavia, esta relação difere entre as savanas de solos de elevados e baixos nutrientes (Bell, 1982). A biomassa de mamíferos das savanas áridas/eutróficas de África aumenta com o aumento da precipitação média. Em alguns locais, nos ecossistemas fortemente lixiviados de miombo, quanto maior é a precipitação menor é a biomassa de mamíferos (Frost, 1996). A relação entre a biomassa herbívora (para espécies herbívoras com uma massa adulta viva superior a 15 kg) e a precipitação média anual foi apresentada, em três grupos de disponibilidade de nutrientes do solo, para as savanas africanas, por Fritz & Duncan (1994). Estes investigadores descobriram que, para uma dada precipitação, a biomassa herbívora em solos de elevados nutrientes é

significativamente maior (2-3 vezes) do que as savanas em solos de baixos nutrientes (Figura 3.2.7). Descobriram igualmente que a riqueza das espécies de mamíferos teve um efeito significativo, embora muito pequeno, na relação biomassa-precipitação, indicando que a capacidade de suporte é limitada na comunidade, e não ao nível das espécies nas savanas africanas.

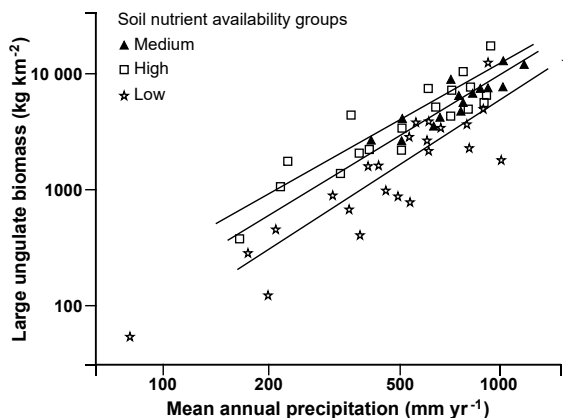


Figura 3.2.7 Relação entre precipitação média anual e grande biomassa herbívora. Linhas de regressão para grupos de solo: Topo – nutrientes elevados (quadrados); Meio – nutrientes médios (triângulos); Fundo – baixos nutrientes (estrelas). É de notar que, no mesmo nível de precipitação, a biomassa herbívora é 2-3 vezes maior em nutrientes elevados do que em solos de baixos nutrientes. Redesenhado por Owen-Smith & Dankwartz in: Cowling et al. (1997). *Vegetation of Southern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge.

Os mamíferos em particular são escassos no miombo, com baixa biomassa e baixa densidade. Várias espécies de antílopes são endémicas ou têm a sua área de distribuição primária no miombo. Estas incluem a palanca-negra, a palanca-ruana e o tchicolocossi. Trata-se de pastadores de grande porte de gramíneas ásperas, muito selectivos na procura de pastos na sua fase nutricional ideal, ou deslocando-se através da sua área de distribuição, que inclui alguma diversidade de forragem ao longo das estações do ano. A alimentação selectiva em *habitats* pobres em nutrientes requer áreas de distribuição relativamente grandes, e os ungulados de miombo ocorrem em baixas densidades quando comparados com as grandes manadas de bois-cavalos, zebras, órix e cabras-de-leque em savanas áridas. O resultado líquido é que a biomassa de mamíferos que pode ser transportada por ecossistemas de miombo, mesmo em biomassa vegetal elevada, é muito menos

comparada com a transportada por savanas áridas/eutróficas ricas, como as savanas de acácia e os prados de gramíneas curtas dos solos vulcânicos da África Oriental.

Enquanto nos prados das savanas áridas/eutróficas do Serengeti, 50-80% da sua produção primária anual de gramíneas são removidas por herbívoros (McNaughton, 1979), o uso em savanas mésicas/distróficas, como o miombo, situa-se provavelmente entre 5% (Shaba, RDC: Malaisse *et al.*, 1975) e 10% (Nylsvley: Scholes & Walker, 1993). Trata-se de uma consequência do baixo valor nutritivo e da natureza grosseira das gramíneas de miombo, da rápida perda do estado de nutrientes no início da estação seca, e da má qualidade de árvores e arbustos. Tudo isto tem que ver com a pobre categoria nutricional dos solos de miombo.

QUANTIDADE NUTRICIONAL E QUALIDADE

A qualidade nutricional das gramíneas, medida em termos de teor de azoto (essencialmente um substituto para o teor de proteínas), a cerca de 2% N no início da época de cultivo, desce para cerca de 0,8% assim que as folhas jovens se desenvolvem, diminuindo ainda mais, para 0,5%, no início da estação seca. Dado que o nível N necessário para manter os ungulados na área de distribuição natural em África é de 0,8%, pode admitir-se que o valor nutricional das gramíneas de miombo e das plantas lenhosas é extremamente fraco, sendo responsável pelo nível muito baixo de biomassa herbívora transportada pelas matas de miombo. Esta baixa biomassa herbívora resulta em menos de 2% de pasto disponível no miombo e a ser consumido, como relata um estudo no Zimbabué, e em 4% consumido na savana de *Burkea-Ochra* do norte da África do Sul (Scholes & Walker, 1993). Mesmo os consumidores de grande porte, como o elefante, são muito selectivos nos seus hábitos alimentares no miombo. No Malawi, apenas 13 das 35 espécies lenhosas comidas por elefantes foram classificadas como sendo a sua comida preferida.

Regra geral, a produtividade dos mamíferos herbívoros em savanas áridas/eutróficas é limitada pela quantidade de alimentos, que, por sua vez, é limitada pela precipitação, o que limita a produtividade primária. Nas savanas mésicas/distróficas, o consumo primário é limitado pela qualidade dos alimentos, que é limitada pelos nutrientes do solo. Além disso, Owen-Smith (1982) registou que durante a estação seca (altura em que muitas

árvores caducifólias perderam as suas folhas) os ramejadores enfrentam uma escassez de **energia (quantidade)**, enquanto os pastadores enfrentam uma escassez de **proteína (qualidade)**. Como consequência, no miombo, o ciclo de nutrientes não passa por grandes herbívoros, mas por duas outras vias de consumo – o fogo, como discutido anteriormente, e as térmitas, como se discute abaixo. Em Angola, o gado doméstico é mais produtivo no sudoeste árido, e praticamente ausente no norte, não por causa da quantidade de gramíneas, mas da sua qualidade.

HERBIVORIA POR INVERTEBRADOS

Embora as térmitas tenham papéis muito visíveis na componente de decompositoras de miombo (Capítulo 3.2.5), o impacto de outros invertebrados, quer como consumidores quer como polinizadores, tem de ser aqui referido. No miombo do Zimbabué, os invertebrados consumiram até 30 kg ha⁻¹, o dobro do valor consumido por mamíferos (Martin, 1974). No miombo húmido de Shaba, no Zaire, descobriu-se que as larvas de lepidópteros se alimentavam 80% das 159 espécies das plantas estudadas. A selecção de plantas por larvas de mariposa foi muito focada para a maioria das espécies. Das 153 espécies de lepidópteros registadas como tendo por fonte de alimentação árvores de miombo, 75% alimentavam-se apenas de uma ou duas espécies vegetais. Foi notada uma excepção nos dominantes ubíquos de miombo – *Brachystegia spiciformis* e *Julbernardia paniculata* –, que acolheram, respectivamente, 16 e 30 espécies de lepidópteros (Malaisse, 1983). A desfoliação das árvores por invertebrados ocorre durante a estação húmida e, normalmente, não é muito conspícua. Contudo, em determinados anos, surtos de populações de mariposas e escaravelhos podem desfolhar vastas áreas de *B. spiciformis* e *J. paniculata*, com os seus excrementos a fornecer uma avalanche de nutrientes à camada de folhada, e a desencadear a decomposição microbiana. Em Nylsvley, os surtos periódicos de lagartas *Cirina forda* e *Sphingimorpha chlorea* removeram até 33% da produção de folhas de *Burkea africana*, a árvore dominante.

ASSIMILAÇÃO, EFICIÊNCIA DE PRODUÇÃO E CONSUMO

Os consumidores primários (herbívoros) variam na eficiência do uso dos alimentos após a ingestão. A **eficiência da assimilação** é a relação entre a assimilação e a ingestão. Da energia assimilada, parte vai para a respiração

e a restante para a produção (construção de novos tecidos e reprodução). A **eficiência da produção** é a relação entre o consumo e a assimilação. Os endotérmicos (mamíferos, aves) apresentam uma eficiência maior de assimilação do que os ectotérmicos (insetos, répteis), e os predadores são mais eficientes que os herbívoros. A eficiência de produção é menor nos vertebrados endotérmicos do que nos ectotérmicos, porque os endotérmicos têm de gastar energia para manter uma temperatura corporal constante. Geralmente convertem apenas 2 a 4% da energia assimilada em produção. Os ungulados africanos estão cerca de 2% (Figura 3.2.6b) próximos do fundo da escala de eficiência de produção. A maioria dos invertebrados ectotérmicos apresentam, em média cerca de 40%, uma eficiência de assimilação baixa, mas uma eficiência de produção elevada. Medições para savanas mésicas em Lamto, na Costa do Marfim, revelaram que os gafanhotos tinham uma eficiência de produção de 42% (Gillon, 1973). A relação entre ingestão e produção no nível trófico seguinte é denominada **eficiência de consumo**. Estes rácios são derivados de medidas das transferências de energia, ao longo da cadeia alimentar, de um nível trófico para o outro, desde os produtores primários (plantas), aos consumidores primários (herbívoros), aos predadores e aos detritívoros e decompositores.

3.2.6 Decomposição e ciclo de nutrientes

Scholes & Walker (1993) fazem a pertinente observação na discussão acerca do ciclo de nutrientes na savana de Nysvley: “Construir moléculas orgânicas a partir de nutrientes é metade do ciclo da vida; desmontar as moléculas é a outra metade igualmente importante.”

Um modelo generalizado do ciclo de nutrientes nos ecossistemas florestais é apresentado na Figura 3.2.8. A radiação solar impulsiona a produção primária, sintetizando carbono, água e nutrientes em matéria orgânica viva. O equilíbrio da produção, após a respiração e outras perdas metabólicas, está na produção primária líquida, representada pelas árvores, arbustos e gramíneas da comunidade de savana. Alguns nutrientes na vegetação são retranslocados dentro do coberto arbóreo, sendo retirados das folhas mesmo antes de estas caírem ao chão. A relação carbono-azoto das folhas antes de caírem ao chão é de 50:1, baixando para 20:1 antes de entrarem na camada de folhada do chão da floresta. Folhas mortas, galhos, ramos e

troncos contribuem para a acumulação de matéria orgânica morta. Os organismos decompositores decompõem e mineralizam a matéria orgânica, libertando nutrientes que, juntamente com fontes minerais atmosféricas e do solo, são incorporados no crescimento de novas plantas.

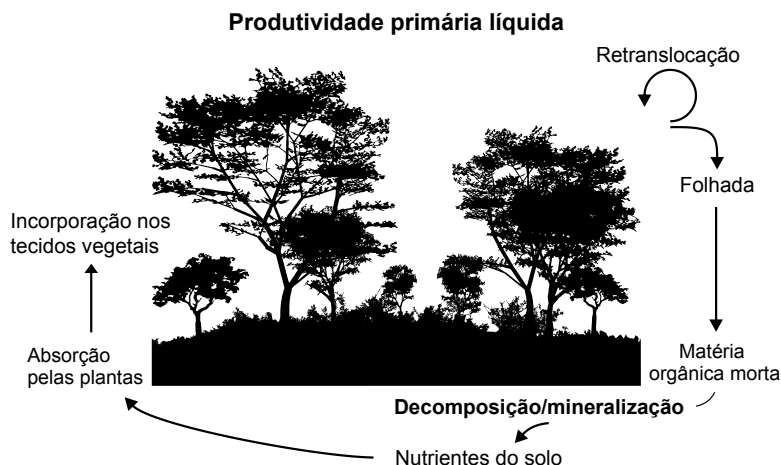


Figura 3.2.8 Modelo generalizado do ciclo de nutrientes num ecossistema terrestre. As plantas absorvem água e nutrientes do solo. Estes são usados no processo de fotossíntese dentro das folhas das árvores e das gramíneas, sendo alguns nutrientes retranslocados antes da folhada, onde a folhada acumulada é decomposta e mineralizada, libertando nutrientes para serem absorvidos pelas raízes. Ao nível do ecossistema, as entradas são também recebidas da atmosfera (oxigénio, azoto) e da erosão de rochas e minerais. As saídas do ecossistema incluem nutrientes libertados da decomposição e mineralização de matéria orgânica morta, e de nutrientes do solo lixiviados pelo sistema. A partir de Smith & Smith (2015). *Elements of Ecology* (9th Edition). Pearson, Boston.

CICLO DE NUTRIENTES EM SAVANAS MÉSICAS/DISTRÓFICAS VERSUS ÁRIDAS/EUTRÓFICAS

Os processos do ciclo de nutrientes das savanas méticas/distróficas e áridas/eutróficas diferem de várias e importantes formas. Nas savanas méticas, é a taxa a que os compostos orgânicos podem ser **desmontados** (libertando nutrientes pelos decompositores) que limita a produção primária, e não a taxa a que podem ser **montados** (formando compostos de carbono através da fotossíntese). Estes contrastes encontram-se resumidos na Figura 3.2.9, desenvolvida como um modelo geral do ciclo de nutrientes (Chapin, 1980). O modelo pode ser adaptado para resumir os diferentes processos, transferências e *feedbacks* tanto de ecossistemas ricos em nutrientes como

pobres, como as savanas mélicas/distróficas e áridas/eutróficas de Angola. Em suma, os solos de baixos nutrientes resultam em baixas taxas de fotossíntese líquida, produzindo tecido de baixo teor de nutrientes. A queda de folhada com níveis de nutrientes baixos resulta em taxas de mineralização lentas e em taxas de imobilização mais elevadas por parte dos organismos em decomposição, libertando, assim, quantidades de nutrientes baixas no solo para que sejam absorvidas pelas plantas. Como dizem Smith & Smith (2015): “A baixa disponibilidade de nutrientes gera baixa disponibilidade de nutrientes.”

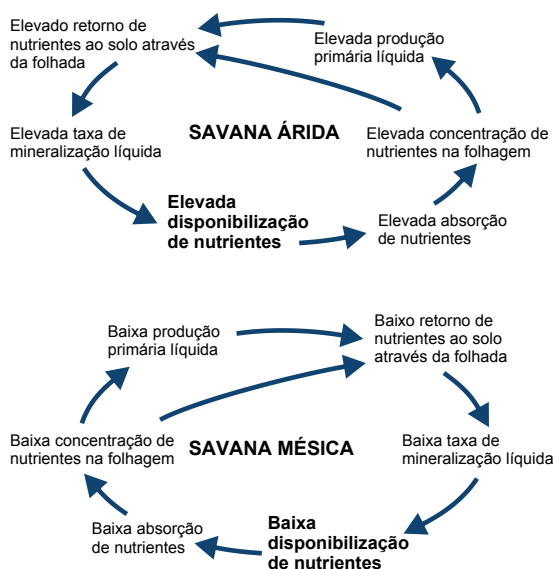


Figura 3.2.9 *Feedbacks* que ocorrem entre disponibilidade de nutrientes, produtividade primária líquida e libertação de nutrientes, em decomposição, para condições iniciais de baixa e alta disponibilidade de nutrientes. Adaptado a partir de Smith & Smith (2015). *Elements of Ecology* (9th Edition). Pearson, Boston.

DECOMPOSIÇÃO, MINERALIZAÇÃO E CARBONO: RÁCIOS DE AZOTO

Os compostos orgânicos produzidos pela fotossíntese e mantidos em tecidos vegetais são, em última análise, ou consumidos por herbívoros ou transformados em folhada, passando, gradualmente, a minerais em processo de **decomposição**. O produto do processo de decomposição é chamado húmus, o componente principal da **matéria orgânica do solo**, que, por sua vez, é um constituinte importante da zona de enraizamento (**rizosfera**), onde ocorre a maior parte do crescimento das raízes e a absorção de água e nutrientes. As ligações químicas que retenham compostos orgânicos, tais como os hidratos de carbono das folhas e galhos, devem ser quebradas para libertar macronutrientes essenciais, como o azoto, o fósforo e o enxofre,

na sua forma inorgânica, para que, mais uma vez, sejam absorvidos pelas plantas. O processo chama-se **mineralização de nutrientes**. Alguns dos nutrientes libertados são novamente absorvidos por organismos decompositores, resultando na **imobilização de nutrientes**. Nos processos de fragmentação, digestão e excreção da mineralização, está envolvida uma vasta gama de organismos (decompositores), incluindo térmitas, bichos-de-conta, escaravelhos-de-esterco, minhocas, nemátodos, bactérias e fungos.

A taxa de decomposição da matéria orgânica varia de acordo com a composição química e o teor de nutrientes. A glicose e outros açúcares simples são facilmente decompostos, mas a celulose e as ligninas são mais difíceis. Uma consequência importante do processo de decomposição é a alteração da **relação carbono para azoto (C:N)** nos solos à medida que a decomposição segue o seu curso. À medida que os organismos decompostos esgotam o carbono de alta energia da folhada, verifica-se um aumento na proporção de azoto. Este azoto é incorporado em compostos complexos à base de lignina e, como tal, não está disponível para as plantas. Gradualmente, a qualidade da folhada é degradada numa forma em que a decomposição avança muito lentamente. Tal como na maior parte dos processos biológicos, a temperatura e a humidade influenciam a taxa de actividade dos microrganismos e, portanto, a da própria decomposição. Condições quentes e húmidas favorecem a actividade dos microrganismos; condições frias e secas não.

O PAPEL DO FOGO NO CICLO DE NUTRIENTES DA SAVANA MÉSICA

É de recordar que nas savanas nem toda a mineralização ocorre através da actividade dos organismos decompositores. A decomposição inclui a oxidação microbiana da folhada seca – digestão microbiana no intestino dos herbívoros por micróbios (Caixa 2.5.1) – ou combustão por fogo. O fogo é um contributo significativo para o ciclo de nutrientes das savanas méticas, onde muito pouca quantidade dos produtos da fotossíntese é consumida por herbívoros. Em Nylsvley, apenas cerca de $50 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ de $950 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ da produção primária é consumida por herbívoros. A maior parte é transferida, em larga medida, directamente do componente do produtor primário para o componente do decompositor. Cerca de 5% é consumida por herbívoros, 15% é oxidada por fogos, e 80% é decomposta por organismos decompositores. As taxas de mineralização são mais rápidas em caso de fogo, intermédias

no caso de passarem por um intestino ruminante e mais lentas em caso de decomposição microbiana na camada de folhada ou no solo. A libertação de nutrientes do material orgânico em decomposição, e o ciclo de nutrientes no seu todo, são impulsionados pela chuva e pelo fogo e, nesse sentido, ocorrem como eventos intensos, não como processos suaves e contínuos.

TAXAS DE DECOMPOSIÇÃO

Em miombo húmido, a decomposição da folhagem anda na ordem dos 90%, no primeiro ano, sendo as térmitas 40% responsáveis por essa decomposição. Já em miombo seco as taxas são bastante mais demoradas (40% no primeiro ano), uma vez que as térmitas são menos activas. A decomposição da folhagem na savana mésica de Nylsvley é ainda mais lenta, com um tempo médio de rotatividade de cinco anos. As térmitas e as formigas processam menos de 5% disto – o principal papel na decomposição está a cargo dos microrganismos. A sazonalidade da decomposição nas savanas mésicas é complementada entre os microrganismos activos, no Verão húmido e quente, e a incidência de fogos nos Invernos mais amenos e secos.

MUTUALISMOS MICORRÍZICOS NO CICLO DOS NUTRIENTES

Talvez as interações mútuas mais comuns, mas menos reconhecidas na natureza, sejam as que ocorrem entre as micorrizas, o rizóbio e as raízes das plantas vasculares. A vida vegetal tal como a conhecemos não poderia existir sem os papéis de captação de nutrientes e fixação de azoto destes microrganismos do solo. A relação é tão profunda que alguns autores comentaram que a maioria das plantas mais altas não têm raízes: têm micorrizas.

As **micorrizas** são mutualismos que englobam redes de hifas fúngicas, captando nutrientes (incluindo fósforo e azoto) da camada de folhada e transportando-os para as raízes das plantas, em troca de carbono. São reconhecidos três tipos de micorrizas:

- A **endomycorriza vesicular arbuscular** (VAM: fixação de azoto) pode ser encontrada em mais de dois terços das espécies vegetais;
- A **ectomycorriza** (ECM: não fixadora N-) é particularmente comum em florestas de miombo, pobres em nutrientes, e encontra-se em 10% das espécies vegetais;
- A **micorriza ericóide** está presente em charneças pobres em nutrientes.

As distinções estruturais entre endomicorrizas e ectomicorrizas encontram-se ilustradas na Figura 3.2.10. As bainhas hifas, que rodeiam as raízes dos hospedeiros ectomicorrízicos, não penetram nas células das raízes, ao contrário das hifas das endomicorrizas.

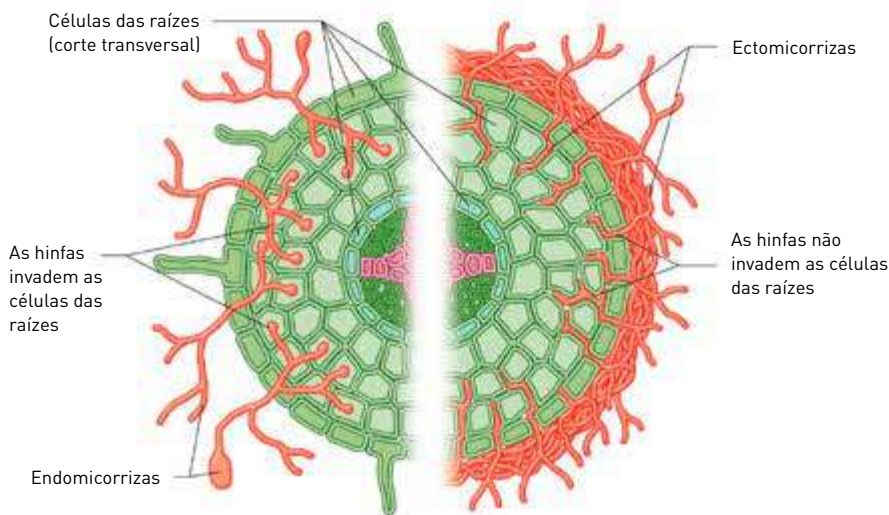


Figura 3.2.10 Estruturas micorrízicas. À esquerda: as endomicorrizas crescem dentro das raízes das árvores, e as hifas fúngicas entram nas células. À direita: a ectomicorriza forma um manto de fungos à volta das pontas das raízes; as suas hifas invadem os tecidos das raízes entre as células. A partir de Smith & Smith (2015). *Elements of Ecology* (9th Edition). Pearson, Boston.

As endomicorrizas apresentam corpos de frutificação minúsculos, abaixo do solo, ao passo que as ectomicorrizas produzem grandes corpos de frutificação, acima do solo (como os cogumelos, Figura 3.2.11), corpos estes que libertam um grande número de esporos, transportados pelo vento. A associação mutualista de térmitas e fungos na decomposição do material vegetal está particularmente bem ilustrada pela associação de jardins miceliais da térmita *Macrotermes falciger*, que se alimenta de folhada, e do cogumelo *Termitomyces reticulatus* (Figura 3.2.12). A associação é descrita na Caixa 4.3.2.

Uma característica singular dos bosques de miombo entre bosques tropicais e florestas é o número de espécies de árvores com associações ectomicorrizas em vez de endomicorrizas. No miombo, as dominantes da canópia – *Brachystegia*, *Julbernardia*, *Isoberlinia*, *Marquesia*, *Monotes* – possuem

ectomicorizas não fixadoras N. As endomicorizas estão associadas à *Albizia*, *Erytrophleum*, *Pericopsis* e *Pterocarpus*, que apresentam também nódulos de raiz de rizóbio, de fixação N. Globalmente, as folhas de árvores com nódulos de fixação N (rizóbio) têm, geralmente, um teor de azoto 40% maior do que as espécies não fixadoras N.

Em Angola, a ectomicorriza pode ser particularmente importante na mobilização de nutrientes (em particular o fósforo) nos solos inerentemente pobres em nutrientes de miombo. Frost (1996) sugeriu que o sucesso da *Brachystegia*, e de outras espécies de leguminosas detarióides nos solos inférteis de miombo, se deve à extensa área de ectomicorizas. Esta sugestão é apoiada por estudos recentes de Gomes *et al.* (2021) acerca das características funcionais de árvores e geoxilas dos solos muito ácidos (pH 3.3) e fosforosos, com baixo número de plantas disponíveis, na ecorregião de miombo húmido angolano. O estudo concluiu que os traços-chave, como a área específica da folha e o seu teor de fósforo, eram mais elevados na Fabaceae detarióide quando comparados com outras linhagens de leguminosas. As associações ectomicorrízicas das árvores dominantes de Detarioideae (por exemplo, *Brachystegia*, *Julbernardia*) produzem níveis de nutrientes mais elevados do que as endomicorizas de árvores não-Detarioide e não-Fabaceae das paisagens de miombo (Gomes *et al.*, 2021).

RIZÓBIO

Embora o azoto seja o constituinte mais abundante da atmosfera, contribuindo com 79% dos gases atmosféricos, não está directamente disponível para as plantas. O azoto atmosférico é decomposto numa forma solúvel por relâmpagos e transportado para a terra pela chuva. O azoto proveniente da forma gasosa é também disponibilizado às plantas por bactérias que fixam azoto do género *Rhizobium*. Neste caso, é relevante sublinhar a importância do azoto para todos os seres vivos. O azoto faz parte de grande parte dos aminoácidos, os constituintes das proteínas e dos ácidos nucleicos, como o DNA, que transfere a informação genética para as gerações seguintes. É um componente essencial da clorofila, o substrato para a fotossíntese. É também o componente-chave do trifosfato de adenosina (ATP) – a molécula portadora de energia encontrada nas células de todos os organismos vivos.

Embora a principal fonte de azoto seja conseguida através da precipitação atmosférica, o papel das bactérias que fixam o azoto é fundamental

para o ciclo. Nos mutualismos rizobiais, as bactérias vivas do solo entram em contacto com os filamentos das raízes das plantas hospedeiras, penetram nos filamentos através de um fio de infecção que estimula as células radiculares a dividirem-se e a formarem um nódulo. As bactérias têm a capacidade de absorver azoto atmosférico e de o converter em azoto, disponível para as plantas, sob a forma de amónia. O rizóbio está associado sobretudo a membros das leguminosas da família Fabaceae.



Figura 3.2.11 *Termitomyces titanicus*, o maior cogumelo comestível do mundo, na sua relação simbiótica com as *Macrotermes termites*. Os cogumelos são uma fonte de alimento significativa para as comunidades rurais de miombo. Fotografia de Pedro Vaz Pinto.



Figura 3.2.12 *Termitomyces reticulatus*, cultivado pela térmita *Macrotermes falciger* em matas de miombo, RDC. Fotografia de André De Kesel.

3.2.7 Dinâmicas savana/floresta: o fogo como impulsionador de estados alternativos estáveis

O PROCESSO DE SUCESSÃO DE PLANTAS

Na maior parte da literatura ecológica do século xx, em especial na dos botânicos coloniais que trabalham em África, as paisagens de savana dos trópicos foram consideradas como sendo o resultado de influências

humanas. A percepção baseou-se em conceitos vigentes sobre os processos de mudança de vegetação, em que comunidades em desenvolvimento passaram por uma série de etapas (ou **seres**). Foi sugerido que as savanas tropicais eram comunidades **serais**, atrasadas, no seu desenvolvimento, para se transformarem em florestas clímax devido a actividades humanas, incluindo os fogos e a desflorestação. No início do século xx, os ecologistas britânicos e americanos (Tansley, 1935; Clements, 1916, 1936) desenvolveram o conceito de **sucessão vegetal** – através da qual as plantas de espécies **pioneiras** colonizam locais abertos (dunas de areia costeiras, deslizamentos de terra, fluxos de lava vulcânica) e onde, gradualmente, constroem solos e iniciam uma **sucessão primária** de simples comunidades vegetais.

O processo de sucessão vegetal resulta em mudanças florais e estruturais para a comunidade, à medida que solos orgânicos mais ricos, e microclimas mais moderados, se desenvolvem. Estas **etapas serais** suportam arbustos, depois bosques, depois sistemas florestais, cada uma a fazer parte de um contínuo que muda lentamente. A **comunidade clímax** (floresta) foi considerada o reflexo último do potencial de vegetação dentro de uma determinada zona climática. Na opinião de Clements, para cada clima havia uma única fase de vegetação estável – o clímax. Clements comparava as comunidades a organismos, fazendo cada espécie parte de um todo integrado e de interacção. O seu conceito de **comunidade organismo** foi posto em causa por outro ecologista americano, H. A. Gleason. Gleason (1939) achava que cada espécie numa determinada comunidade reagia de forma isolada ao ambiente. A mistura de espécies através de uma paisagem representa um **contínuo** de respostas **individualistas**, não grupos interdependentes. Actualmente, os ecologistas vêem cada vez mais as comunidades como características observáveis de ambos os conceitos. A ênfase coloca-se agora na forma como as adaptações e as características históricas da vida de cada espécie determinam as interacções das espécies e os padrões de distribuição sob condições ambientais em mudança (Smith & Smith, 2015).

Os ecologistas que trabalham nas savanas da África Austral e Brasil têm questionado a visão tradicional das sucessões, demonstrando que fases de vegetação muito diferentes, como as dos bosques e savanas, podem partilhar as mesmas paisagens e o mesmo clima. A convergência das características ecológicas dos cerrados do Brasil e das savanas mésicas de África, descritas por Huntley (1982), encontra-se bem ilustrada pela sua dinâmica

em relação ao fogo na manutenção de **estados alternativos estáveis**. Na verdade, as savanas tropicais e as florestas evoluíram paralelamente ao longo de muitos milhões de anos, caracterizadas por estruturas fisionómicas e florais distintas, endemismo e respostas ao fogo. As savanas, como o miombo e o cerrado, não são, na linguagem dos ecologistas do século xx, “**sucessões primárias**”, “**sucessões secundárias**” ou “**subclímax de fogo**”, mas estados alternativos estáveis que vivem numa relação dinâmica com as florestas fechadas adjacentes que se encontram sob o mesmo clima. Como já se repetiu em capítulos anteriores, as savanas são ecossistemas antigos – não artefactos induzidos pelo homem.

EQUILÍBRIO, RESILIÊNCIA E FEEDBACKS

Para compreender a teoria dos estados alternativos estáveis, é necessário introduzir o conceito de equilíbrio do ecossistema. Os ecossistemas naturais são considerados como estando num estado de **equilíbrio** sempre que o sistema possa estar sujeito a ligeiras flutuações de energia e matéria, ainda que não se verifiquem alterações repentinas na sua função e estrutura. As flutuações observadas tendem a ocorrer dentro dos limites definidos. São considerados como estando num estado de equilíbrio constante, em que não há alterações (ou ocorrem de forma muito lenta) a longo prazo, embora existam oscilações a curto prazo (por exemplo, devido à variabilidade da precipitação). Os sistemas em equilíbrio de estado constante regressam, geralmente, ao estado constante após uma **perturbação** (um distúrbio como um fogo ou seca). A capacidade de voltar ao equilíbrio após uma perturbação é referida como a **resiliência** de um ecossistema. A manutenção de um estado de equilíbrio estável é feita através de mecanismos dos ciclos de *feedback*. Existem dois tipos de *feedback* – negativos e positivos. Um ***feedback* negativo neutraliza** a mudança na entrada ou impacto, tendendo a **manter** o sistema no seu estado actual. Um ***feedback* positivo amplifica** a mudança na entrada ou impacto, impelindo o sistema para uma mudança mais pronunciada e, por vezes, levando a um outro estado.

INSTABILIDADE E PONTOS DE TRANSIÇÃO

A mudança em escalas geológicas ou evolutivas permite que plantas e animais se adaptem a novas condições, ao passo que as mudanças rápidas (como o aquecimento global actual) podem ser demasiado rápidas para que

as espécies se adaptem, resultando em condições de *habitat* em declínio e, em última análise, na sua extinção. Se um sistema for alterado, com essa mudança a originar uma mudança adicional ou acelerada, o sistema pode afastar-se do seu equilíbrio original para um **ponto de transição** (*tipping point*), sendo empurrado para um novo **estado estável**. Se isso acontecer, diz-se que o sistema foi sujeito a um **feedback positivo**. O *feedback* é *positivo para a mudança* e o sistema pode ser considerado **instável**. Um *feedback* negativo contraria qualquer mudança longe do equilíbrio e contribui para a **estabilidade** do sistema. Os ecossistemas que não foram transformados pelas actividades humanas estão, normalmente, num equilíbrio estável graças aos múltiplos ciclos de **feedback negativos** estabilizadores, que conduzem o sistema de volta ao estado de equilíbrio estável.

ESTADOS ESTÁVEIS ALTERNATIVOS

A teoria dos **estados estáveis alternativos** (EEA) sugere que cada estado é mantido em equilíbrio por *feedbacks* negativos. Grande parte das evidências para a teoria dos EES provém de savanas tropicais. O cerne da teoria dos EEA é os ecossistemas poderem mudar para um estado alternativo através da chamada mudança de **regime**. Uma mudança de regime pode ocorrer quando há um grande choque para o sistema, como uma tempestade de fogo a penetrar numa floresta, devastando a canópia e permitindo que as gramíneas tolerantes ao fogo se estabeleçam e resultem na mudança de uma floresta fechada para uma savana aberta. Uma mudança de regime pode também ser feita de forma mais gradual, como através da exclusão de fogo a longo prazo na savana, onde as espécies florestais se estabelecem gradualmente. À medida que a canópia florestal se fecha, desenvolve-se um microclima húmido, frio e florestal, onde a baixa biomassa e a baixa carga de combustível de gramíneas e do coberto florestal, tolerantes à sombra, mas intolerantes ao fogo, se estabelece, suprimindo a entrada de fogo.

Hoffmann *et al.* (2012) apresentam um elegante modelo de estados alternativos estáveis envolvendo a complexa interacção de características do fogo, clima e espécies que mantêm a estrutura do cerrado e da floresta fechada no centro do Brasil. O modelo é altamente relevante para o miombo, apesar de a savana mésica de Angola ter uma composição de espécies totalmente diversa da das savanas mésicas do cerrado brasileiro.

LIMIARES: RESISTÊNCIA A INCÊNDIOS E SUPRESSÃO DE INCÊNDIOS

As savanas tolerantes ao fogo (**pirófitas**) são mantidas pelo fogo como prados e bosques, e fazem-no há milhões de anos. No entanto, sob um clima imutável, mas com a ausência sustentada do fogo, é possível a transição para um estado diferente, como uma floresta intolerante ao fogo (**pirofóbica**). Esta mudança de regime resulta num mosaico de estados bi-estáveis, como os mosaicos húmidos da savana/floresta das províncias do Zaire, Uíge e Malange, na bacia do Congo (Figuras 1.2.2 e 4.1.5). Perturbações ao longo de uma margem florestal, como fogos avassaladores, podem alterar a estrutura da vegetação ao abrir a canópia e ao permitir que gramíneas intolerantes à sombra se estabeleçam. Mas a menos que não seja atingida por fogos sucessivos, a margem florestal recuperará, regressando ao seu antigo estado.

Hoffmann *et al.* (2012) descrevem dois limiares ecológicos críticos envolvidos na resistência à mudança, ou na transição da savana para a floresta.

- As árvores de savana atravessam o **limiar da resistência ao fogo** assim que as árvores individuais tenham acumulado casca suficientemente grossa para evitar a mortalidade do tronco, e para atingir a altura suficiente para escapar ao *top kill* por fogos frequentes. As características adaptativas nas plantas são críticas. As árvores das savanas acumulam camadas na casca mais rapidamente do que as árvores das florestas. Também têm outras adaptações ao fogo, como rebentos epicórmicos e investimentos relativamente maiores em órgãos de reserva subterrâneos. A canópia aberta das savanas mélicas mantém uma camada de gramíneas C_4 leve e inflamável o bastante para resistir a fogos de baixa intensidade, que não danificam árvores, mas que são suficientemente quentes para matar as sementes de espécies florestais intolerantes ao fogo.
- As comunidades florestais atravessam o **limiar de supressão de fogos** assim que desenvolvem coberto arbóreo suficiente para suprimir o fogo, excluindo as gramíneas de savana intolerantes à sombra e altamente inflamáveis. As espécies de árvores de floresta acumulam área de folhas e densidade de copas mais rapidamente do que as árvores de savana, protegendo assim as gramíneas de savana intolerantes à sombra, acelerando a transição para a floresta. A densidade das árvores cria um

microclima mais fresco e húmido, capaz de suportar uma cobertura de solo leve e pouco combustível, incluindo herbáceas floríferas e graminéas C_3 .

MUDANÇAS DE REGIME E MECANISMOS DE FEEDBACK

No exemplo de mosaico savana/floresta, ambos os estados são estáveis até que um determinado limiar ecológico (como queimadas regulares ou exclusão total de fogo) seja atravessado. A passagem através dos limiares (pontos de transição) resulta em alterações substanciais na estrutura e função do sistema. A mudança de um regime para outro pode ser súbita, quando os *feedbacks* que normalmente mantêm o sistema são dominados por uma tempestade de fogo, ou gradual, quando se verifica a secagem de uma zona húmida e a sua substituição por um balcedo. As evidências de que os prados se tornam florestas em consequência da exclusão do fogo provêm de muitas experiências no sul, centro e oeste de África (Figura 2.4.6). Da mesma forma, a conversão de florestas em prados com o aumento da frequência de fogos ao longo da margem florestal, e a penetração do fogo nas florestas, tem acontecido em muitas das florestas afromontanas de Angola. Uma vez ocorrida a mudança de regime, pode demorar séculos para que a reverta a um estado anterior.

Os processos geofísicos e biológicos interactivos e os *feedbacks* que operam dentro das savanas méxicas de África são amplamente sintetizados por Archibald *et al.* (2018), como ilustrado na Figura 2.4.2. As plantas criam *feedbacks* à inflamabilidade através da sua estrutura e do microclima que criam. A **inflamabilidade** é a propriedade que um ecossistema tem de inflamar e propagar um fogo, se houver uma fonte de ignição. As graminéas *Andropogoneae* C_4 , altas e intolerantes à sombra, dominam os regimes de fogo mais inflamáveis de Angola. No microclima húmido e fresco das florestas, as graminéas C_4 são fisiologicamente incapazes de competir com arbustos C_3 , e com espécies de graminéas C_3 tolerantes à sombra, que produzem pouco material inflamável. A maior parte das florestas de canópia fechada têm muito pouca vegetação no solo e, assim sendo, o nível de combustível é mínimo. Portanto, mesmo quando os fogos penetram na margem florestal, não avançam muito para o interior da floresta. Nas savanas áridas, as pequenas graminéas *Chloridoid* e *Aristidoid* são agradáveis para os herbívoros, e, como tal, não acumulam muito combustível. Os mamíferos

pastadores e ramejadores regulam, deste modo, a estrutura da vegetação. As reacções às pressões de perturbação, como o fogo e a herbivoria, são *feedbacks* evolutivos demonstrados por características da morfologia e fisiologia das plantas, e propriedades emergentes da comunidade, como a estrutura e o microclima.

A INFLUÊNCIA DA ESCALA ESPACIAL E TEMPORAL

A escala espacial influencia o ritmo da mudança. Uma pequena mancha de prado no meio de uma floresta pode ser demasiadamente pequena para ser ateada por relâmpagos, o principal gatilho dos fogos naturais. Na ausência de fogo, o limiar de supressão de fogos será atravessado e as árvores da floresta fechar-se-ão sobre o local, protegendo qualquer espécie de gramínea inflamável e evitando assim a ignição ou a propagação de mais fogos. Na margem florestal, os fogos dos prados geralmente extinguem-se à medida que a arquitectura, o microclima e a inflamabilidade da vegetação mudam. Contudo, à medida que a proporção entre o perímetro e a área de superfície aumenta, à medida que o tamanho das manchas florestais diminui, manchas florestais mais pequenas tornam-se altamente vulneráveis ao fogo. Nas montanhas do Cuanza Sul, Bié, Huíla e Huambo, as proporções entre as margens florestais e o coberto arbóreo dos restantes fragmentos florestais aumentaram devido a pressões induzidas pelo homem, como fogos frequentes e extracção de madeira. Eventos de fogos isolados podem agora varrer uma floresta e eliminar as gramíneas tolerantes à sombra, rapidamente substituídas por espécies inflamáveis, que adoram o sol, resultando em fogos mais quentes e prejudiciais nos anos seguintes. O outrora estado estável da floresta é então substituído por um estado estável alternativo de savana, mantido por gramíneas, arbustos e árvores resistentes ao fogo. Por último, deve reconhecer-se que as perturbações provocadas pelo homem (frequência de fogos, espécies invasoras, produção de carvão, desflorestação) aceleraram estes processos em grande parte de Angola. As manchas de floresta dos planaltos angolanos podem muito bem ser descritas como ilhas florestais em rápido desaparecimento.

EVIDÊNCIA PALEOECOLÓGICA DE MUDANÇA DE REGIME

Embora as observações no terreno das mudanças de regime sejam difíceis devido aos longos períodos envolvidos nos processos, os estudos

paleoecológicos estão a fornecer provas importantes acerca das mudanças de regime da vegetação africana. Os estudos de isótopos de carbono medem as proporções de gramíneas C_4 e de árvores e arbustos C_3 encontrados em amostras extraídas dos perfis do solo. Estudos no sul e oeste de África fornecem provas de uma rápida mudança de regime, e de estabilidade, na dinâmica savana/floresta. Evidências paleoecológicas indicam que desde o final da última Idade do Gelo, há cerca de 12 000 anos, os prados de muitos ecossistemas africanos de savana têm persistido à conversão para o coberto florestal (Bond, 2019). Noutras áreas, as florestas substituíram as savanas (Maley, 2018). O conceito de estado estável alternativo foi recentemente aplicado aos modelos biogeográficos da floresta africana e dos biomas de savana, utilizando extensas listas de espécies de árvores (Aleman *et al.*, 2020). Os resultados demonstram a grande divergência das espécies de árvores entre os dois biomas, mas também as vastas áreas em que ambas as formações ocupam climas semelhantes. Os mosaicos transitórios florestas/savanas (Ecorregiões 2 e 3) na interface entre as florestas húmidas guinéu-congolesas e as savanas mésicas do norte de Angola representam estados distintos alternativos estáveis que existem há milénios dentro da mesma zona climática.

CAIXA 3.2.1: COEXISTÊNCIA ÁRVORE/GRAMÍNEA: O “PROBLEMA DAS SAVANAS”

As savanas não são prados nem florestas, mas misturas integradas de formas de gramíneas e vida de árvores dentro de um *continuum* co-dominante, tanto de prados como de fisionomias de bosques. Tanto as árvores como as gramíneas influenciam e são influenciadas pela disponibilidade de luz, equilíbrio da água, ciclo da água, produção primária e acumulação de combustível para queimadas periódicas. Mas como é que as savanas tropicais alcançam a coexistência de gramíneas e árvores sem uma tirar do lugar a outra? O ecologista venezuelano Guillermo Sarmiento (1984) descreveu o fenómeno como o “problema da savana”. O tema tem atraído a atenção de muitos investigadores e resultou na publicação de numerosos artigos a descrever mecanismos

causais alternativos. Serão aqui resumidas algumas das explicações para a coexistência árvore/gramínea de modo a proporcionar uma introdução a uma das características mais debatidas da ecologia da savana.

O clássico primeiro modelo, que explica a relação entre árvores e gramíneas em savanas, foi o do ecologista alemão Heinrich Walter (1898-1989). A “**hipótese de Walter**” baseou-se no trabalho de campo realizado na Namíbia durante a década de 1930, apresentando um modelo vertical de partição do nicho onde as raízes de gramíneas competem pela água, nos horizontes superficiais do solo, de forma mais bem-sucedida do que as árvores (Walter, 1971). Em contraste, as raízes das árvores acedem à água tanto da superfície como dos horizontes mais profundos, inacessíveis às gramíneas. Walter argumentou que as árvores de savana profunda podem usar água do subsolo durante o ano inteiro, incluindo durante a estação seca, enquanto as gramíneas usam o seu sistema de raízes, densas e pouco profundas, no subsolo, para poderem aceder rapidamente à água após épocas de chuva pouco frequentes. As duas formas de vida podem, portanto, coexistir em equilíbrio. Walter limitou a sua hipótese a savanas áridas. Antecipou que as savanas mészicas, deficitárias em nutrientes, são controladas por factores bióticos e de perturbação. Sublinhou igualmente a diferença essencial na eficiência superior do uso da água das gramíneas, em detrimentos das árvores, como a causa final da partição vertical.

Walker & Noy-Meir (1982) testaram a hipótese de Walter na savana mészica de *Burkea africana* de Nylsvley, e simplificaram o modelo árido de savana de Walter para uma hipótese generalizada de “duas camadas” (Figura 3.2.13), estendendo a hipótese original de savana árida a uma savana mészica no limite seco, e, a sul, da distribuição do bioma.

O debate do “problema da savana” foi levado mais longe por Scholes & Archer (1997), que apresentaram uma análise global detalhada das interacções complexas entre árvores e gramíneas nos ecossistemas de savana. Estes investigadores descrevem quatro modelos: separação de nichos por profundidade; separação de nicho por fenologia; separação espacial; e competição equilibrada.

- A **separação de nicho** por profundidade foi discutida acima (a hipótese de Walter).

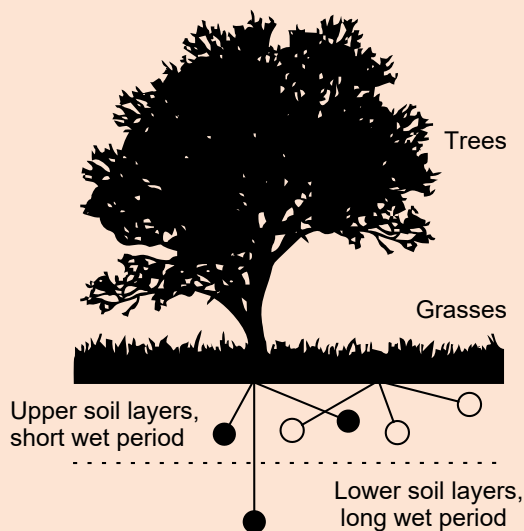


Figura 3.2.13 Modelo simplificado de “duas camadas” de partição de recursos verticais. Os círculos a preto representam raízes de árvores; os círculos a branco, raízes de gramíneas. É de notar que a competição ocorre apenas na camada superior do solo, onde a água está disponível por um curto período antes da evaporação. Redesenhado a partir de Walker & Noy-Meir (1982). *Ecology of tropical savannas*. Springer, Berlim.

- A **partição fenológica** pode ser ilustrada em savanas místicas, como o miombo de Angola, onde as árvores ficam cheias de folhas antes de o início das chuvas, utilizando recursos armazenados desde o período de precipitação anterior. Contudo, as gramíneas possuem capacidades de armazenamento de água e de hidratos de carbono muito limitadas e, como tal, têm de aumentar lentamente a capacidade fotossintética à medida que a estação da chuva está em curso. Há, assim, uma clara separação temporal (fenológica) na actividade da raiz e dos rebentos de árvores e gramíneas, com as árvores a socorrerem-se das primeiras chuvas, e as gramíneas a tornarem-se competitivas somente mais tarde, no final da temporada.
- Além da partição vertical no solo e da partição sazonal na actividade das raízes, uma terceira dimensão é a da **partição espacial** através da paisagem de savana. As árvores criam o seu próprio microambiente de fertilidade aumentada, e um microclima mais ameno, abaixo das suas copas, graças à queda de folhas e à sombra gerada. As suas raízes também se expandem para os prados adjacentes até sete vezes o raio da sua copa. A concorrência interespecífica e intra-específica aumenta à medida que aumenta a biomassa e a densidade das árvores – atingindo o ponto em que a concorrência entre elas limita a sua densidade e biomassa.

- Modelos de **concorrência equilibrada** argumentam que a concorrência intra-específica dos recursos é mais forte do que a concorrência interespecífica. Neste caso, a espécie dominante torna-se autolimitada face a uma biomassa insuficiente para eliminar o concorrente mais fraco. Nas florestas de miombo, certas espécies tendem a dominar determinadas áreas seleccionadas, com um limite para a sua densidade e biomassa, e com um escasso sub-bosque de gramíneas.

Todos estes mecanismos podem conduzir a uma convivência estável entre árvores e gramíneas. Scholes & Archer (1997) concluíram que algum modelo pode explicar a variedade de fenómenos em todos os locais da savana. Observaram que o clima é tão importante como a concorrência na mediação destas interações.

Baseando-se nas discussões de Scholes & Archer (1997), Sankaran *et al.* (2004), de acordo com os diferentes processos que ocorrem em savanas áridas e mésicas, facultam uma síntese de hipóteses que procura explicar a coexistência de árvores e gramíneas em savanas. Identificam duas classes de modelos: primeiro, interações competitivas que mantêm a coexistência e, segundo, estrangulamentos demográficos ao estabelecimento e persistência de árvores nas savanas. Os modelos de interação competitiva foram discutidos acima. Aqui, o segundo modelo – **estrangulamento demográfico** – faculta uma abordagem ao “problema da savana”. O desafio crítico para as árvores de savana não está nos efeitos de escala fina da concorrência de recursos, mas sim no recrutamento e persistência das árvores face à variabilidade climática e/ou perturbação (Higgins *et al.*, 2000; Osborne *et al.*, 2018). A ênfase é colocada no sucesso ou insucesso da germinação das árvores, no crescimento da seiva e no estabelecimento de árvores adultas (Figura 3.2.14). São várias as etapas envolvidas:

- O recrutamento de árvores em savanas pode ser lento, devido à seca, à herbivoria e/ou ao fogo. O recrutamento inicial é controlado pela precipitação, pela germinação bem-sucedida, e pelo crescimento até à fase inicial de crescimento.
- A partir daí, os fogos e a herbivoria podem manter durante muitos anos o crescimento de novas plantas abaixo da altura da “armadilha de fogo”.

- O recrutamento flutuante e a sobreposição de gerações “armazenam” o potencial reprodutivo das árvores (conhecido como o “**efeito de armazenagem**”) até que possam escapar por cima da armadilha de fogo e progredir para a estatura adulta madura.
- Estando estabelecidas, as árvores podem persistir por longos períodos, até períodos de secas prolongadas ou de precipitação elevadas, seguidos de fogos intensos, alterarem os seus padrões de mortalidade e regeneração.

As gramíneas das savanas vivem numa mistura de micro-*habitats*, cada um com diferentes condições de luz, nutrientes do solo e humidade, e diferentes graus de perturbação no que diz respeito a mamíferos e fogo. Mas as gramíneas e as herbáceas floríferas, apesar da sua humilde estatura em comparação com as árvores, exercem poderosas interações com as populações de árvores. A acumulação de biomassa de gramíneas, fornecendo combustível para os fogos, exerce impacto no recrutamento de árvores. Da mesma maneira que a sombra das gramíneas proporcionada pelas árvores, a supressão do crescimento de gramíneas C_4 , e a acumulação de combustível, impedem que fogos que aí ocorram matem as árvores maduras da floresta. A perturbação causada por vento, fogo e escavação, pastoreio ou pisoteamento de mamíferos – de porcos-espinhos aos elefantes – resulta numa situação de não-equilíbrio entre árvores e gramíneas. O fogo impede que matas se desenvolvam em florestas, e mantém também prados abertos dentro da matriz de savana. O ecossistema de savana está sob mudança contínua, embora subtil. Individualmente, factores de perturbação como o vento, a herbivoria e o fogo podem ter impactos críticos limitados, mas, em combinação, a ocorrência de eventos discretos, muitas vezes raros, pode resultar na mudança para estados alternativos estáveis de savanas, como ilustrado abaixo (Figura 3.2.14).

Nos últimos anos, as hipóteses baseadas na concorrência perderam terreno face às hipóteses demográficas de estrangulamento. Ambas as abordagens aguardam maior clareza sobre a demografia das gramíneas para concluir as discussões sobre o “problema da savana”.

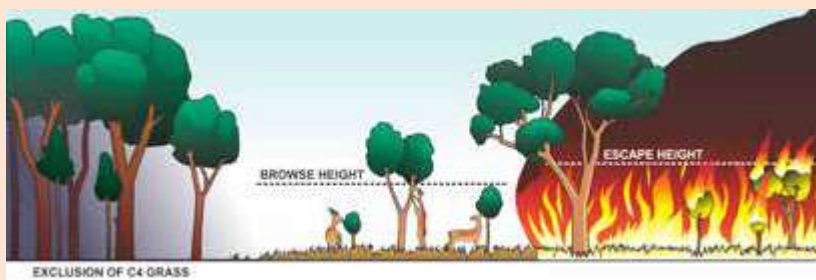


Figura 3.2.14 Mecanismos de coexistência de árvores-gramíneas em savanas. O fogo e os ramejadores causam estrangulamentos demográficos para o recrutamento de árvores na camada de gramíneas, levando ao aparecimento de “alturas de fuga” em cada caso. Quando as árvores ultrapassam estas alturas, já não são suprimidas pelo fogo ou pelos ramejadores, podendo atingir tamanhos maduros. A maior parte das gramíneas C_4 são eliminadas sob copas fechadas, pois são intolerantes à sombra, um mecanismo que suprime os fogos. Cada um destes *feedbacks* é positivo, levando ao surgimento de pontos de transição para além dos quais o ecossistema transita rapidamente para um estado estável alternativo. A partir de Osborne *et al.* [2018]. *New Phytologist*, 220: 10-24.

Referências: Capítulo 3.2 Processos de ecossistema e dinâmicas em savanas mésicas

- Abbadie, L., Gignoux, J., Le Roux, X., *et al.* (2005). *Lamto: Structure, functioning and dynamics of a savanna ecosystem*. Springer-Verlag. Berlin. 408 pp.
- Aleman, J. C., Fayolle, A., Favier, C., *et al.* (2020). Floristic evidence for alternative biome states in tropical Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117 (45): 28183-28190.
- Archibald, S., Lehmann, C. E. R., Belcher, C. M., *et al.* (2018). Biological and geophysical feedbacks with fire in the Earth system. *Environmental Research Letters*, 13(3): 033003.
- Bell, R. H. V. (1982). The effect of soil nutrient availability on community structure in African ecosystems. In: Huntley, B. J., & Walker, B. H. (Eds.). *Ecology of Tropical savannas*. Springer, Berlin, pp. 193-216.
- Bond, W. J. (2019). *Open Ecosystems: Ecology and Evolution Beyond the Forest Edge*. Oxford University Press, Oxford. 191 pp.
- Chapin, F. S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:233-260.
- Chidumayo, E. N. (1995). *Handbook of miombo ecology and management*. Stockholm Environment Institute, Stockholm.
- Chidumayo, E. N., & Frost, P. (1996) Population biology of miombo trees. In: Campbell, B. (Ed.), *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa*. Centre for International Forestry Research, Bogor, pp. 11-57.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Publications of the Carnegie Institution Washington 242: 1-512.
- Clements, F. E. (1936). Nature and Structure of the Climax. *Journal of Ecology*, 24: 252-284.
- Coe, M. J., Cumming, D. H., & Phillipson J. (1976). Biomass and production of large African herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia*, 22: 341-54.

- Cowling, R. M., Richardson, D. M., & Pierce, S. M. (Eds.). *Vegetation of Southern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 397-420.
- Edwards, E. J., Osborne, C. P., Stromberg, C. A. E., et al. (2010). The origins of C_4 grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science*, 328:587-591.
- Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, London.
- Fritz, H., & Duncan, P. (1994). On the carrying capacity for large ungulates of African savanna ecosystems. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 256(1345): 77-82.
- Frost, P. (1996). The ecology of miombo woodlands. In: Campbell, B. (Ed.). *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa*. Centre for International Forestry Research, Bogor. pp. 11-57.
- Gillon, D. (1973). Recherches biologiques et écologiques sur les Hémiptères Pentatomides d'un milieu herbeux tropical. Ph.D. thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Gleason, H. A. (1939). The Individualistic Concept of the Plant Association. *American Midland Naturalist* 21(1): 92-110.
- Gomes, A. L., Revermann, R., Gonçalves, F. M. P., et al. (2021). Suffrutex grasslands in south-central Angola: belowground biomass, root structure, soil characteristics and vegetation dynamics of the 'underground forests of Africa'. *Journal of Tropical Ecology* <https://doi.org/10.1017/S0266467421000298>.
- Higgins, S. I., Bond, W. J., & Trollope, W. S. (2000). Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88(2): 213-29.
- Huntley, B. J. (1982). Southern African Savannas. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin, pp. 101-119.
- Hoffmann, W. A., Geiger, E. L., Gotsch, S. G., et al. (2012). Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters*, 15(7): 759-68.
- Lindeman, R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-418.
- Malaisse, F. P. (1983). Trophic structure in miombo. *Annales de la Faculté des Ciencias a Lumumbashi* 3: 119-162.
- Malaisse, F. P., Freson, R., Goffinet, G., et al. (1975). Litterfall and litter breakage in miombo. In: Golley, F. B., & Medina, E. (Eds.). *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*. Springer, New York.
- Maley, J., Doumenge, C., Giresse, P., et al. (2018). Late Holocene forest contraction and fragmentation in central Africa. *Quaternary Research* 89: 43-59.
- Martin, R. B. (1974). Structure, biomass and utilization of vegetation in the mopane and miombo woodlands of the Sengwa Wildlife Research Area. University of Rhodesia, Salisbury.
- McNaughton, S. J. (1979). Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* 113: 691-703.
- Merbold, L., Ardo, J., Arneith, A., et al. (2009). Precipitation as driver of carbon fluxes in 11 African ecosystems. *Biogeosciences*, 6: 1027-1041.
- Odum E. P. (1953). *Fundamentals of Ecology*. W. B. Saunders, Philadelphia. 384 pp.
- Odum, H. T. (1983). *Systems Ecology: An Introduction*. Wiley, New York. 644 pp.
- Osborne, C. P., Charles-Dominique, T., Stevens, N., et al. (2018). Human impacts in African savannas are mediated by plant functional traits. *New Phytologist*, 220: 10-24.
- Owen-Smith, N. (1982). Factors influencing the consumption of plant products by large herbivores. In: Huntley, B. J., & Walker, B. H. (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin, pp. 359-404.
- Owen-Smith, N., & Danckwartz, J. E. (1997). Herbivory. In: Cowling, R. M., Richardson, D.M. & Pierce, S. M. (Eds.). *Vegetation of Southern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 397-420.
- Sage, R. F. (2004). The evolution of C_4 photosynthesis. *New Phytologist*, 161: 341-370.
- Sankaran, M., Ratnam, J., & Hanan, N. P. (2004). Tree-grass coexistence in savannas revisited—insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters*, 7(6): 480-90.
- Sarmiento, G. (1984). *The ecology of Neotropical savannas*. Harvard University Press, Cambridge.

- Scholes, R. J., & Archer, S. R. (1997). Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517-544.
- Scholes, R. J., & Walker, B. H. (1993). *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shorrocks, B. (2007). *The Biology of African Savannahs*. Oxford University Press, Oxford. 279 pp.
- Smith, T. M., & Smith, R. L. (2015). *Elements of Ecology*. (9th Edition). Pearson, Boston. 621 pp.
- Tansley, A. G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- Walker, B. H., & Noy-Meir, I. (1982). Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (Eds.). *Ecology of tropical savannas*. Springer, Berlin, pp. 556-590.
- Walter, H. (1971). *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburgh.

CAPÍTULO 3.3

ADAPTAÇÕES À VIDA NO DESERTO DO NAMIBE

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *Por que razão a física da evaporação da água e a relação superfície/volume são importantes para a sobrevivência em ambientes quentes e áridos;*
- *Que adaptações evoluíram em plantas e animais para aumentar a captação de água, e reduzir a sua perda, em ambientes desertos;*
- *Como é que os animais do deserto, através de adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais, regulam a temperatura de modo a evitar o sobreaquecimento;*
- *Qual o papel da concorrência interespecífica a garantir recursos em ambientes limitados a nível alimentar;*
- *Como é que a diversidade de mecanismos de defesa protege as plantas do deserto e os animais da predação;*
- *Quais as hipóteses propostas pelos investigadores para explicar os “círculos de fadas” do Namibe.*

Contexto: O Namibe, um museu vivo de adaptações à aridez

O deserto do Namibe, mais amplamente representado no **Parque Nacional do Iona**, é um museu vivo não apenas da história geológica de Angola, mas também das extraordinárias adaptações (produtos de selecção natural) que evoluíram em animais e plantas de forma a conseguirem sobreviver, crescer e reproduzir-se em condições extremas de aridez e temperatura. As respostas são expostas em adaptações **morfológicas, comportamentais e fisiológicas**. Os resultados de processos evolutivos assim tão longos têm fascinado os ecologistas ao longo de muitas décadas, e os desertos tornaram-se centros de investigação em todas as zonas hiperáridas do mundo. Em África, o conhecimento das adaptações do deserto é particularmente avançado para a biota do Namibe. A investigação sobre a ecologia e evolução dos ecossistemas do deserto recebeu, durante mais de 70 anos, um estatuto de renome mundial através da colaboração internacional no Gobabeb Namib Research Institute, em **Gobabeb**, na Namíbia. O desenvolvimento da **Área**

de Conservação Transfronteiriça da Costa Iona/Skeleton, um projecto de colaboração entre Angola e a Namíbia, tem como um dos seus objectivos a partilha de conhecimento científico e a experiência de gestão da vida selvagem. Os estudantes angolanos têm uma oportunidade excelente para beneficiar desta parceria.

A amplitude e profundidade dos estudos levados a cabo no Namibe excedem os de qualquer outro bioma representado em Angola, e fornecem modelos para muitos conceitos e princípios ecológicos. Dezenas de livros bem como centenas de artigos científicos foram publicados acerca dos resultados da investigação realizada em Gobabeb, mas apenas alguns exemplos podem ser aqui ilustrados, tirando partido da excelente síntese de Barry Lovegrove, *The Living Deserts of Southern Africa* (Lovegrove, 1993, 2021), e das muitas publicações de Mary Seely (Seely, 1990; Seely & Hamilton, 1976; Seely & Louw, 1980; Hamilton & Seely, 1976; Seely & Pallett, 2008).

Cinco desafios fundamentais para a sobrevivência, crescimento e reprodução no ambiente do deserto servem de enquadramento para um resumo das adaptações: água, calor, alimentação, concorrência e reprodução. A estes cinco desafios pode acrescentar-se mais um: o do vento. No Namibe, o vento é responsável pelas tempestades de areia, pela sua erosão e deposição e pelo transporte de nutrientes do interior para as dunas costeiras, e de nevoeiro do oceano para terra. O vento é o principal factor envolvido na formação e movimento de cristas de areia e dunas, no transporte e soterramento de detritos e sementes, no vento gélido e até como um sinal acústico que influencia as actividades dos escaravelhos das dunas, capazes de detectar o vento debaixo da areia (Joh Henschel, comunicação pessoal, 2021).

Embora exemplificados através de adaptações para a vida no Namibe, todos estes factores demonstram princípios gerais para a vida nos ecossistemas terrestres.

3.3.1 Água: a moeda de troca da vida nos ambientes desérticos

Lovegrove (1993) introduz o conceito de água como a “moeda da vida” para sustentar o desafio essencial à sobrevivência em ambientes hiperáridos. Mas todos os organismos, desde o equador ao Ártico, devem regular a concentração dos seus fluidos corporais para evitar desequilíbrios bioquímicos fatais. Os mamíferos não podem perder mais de 10% da água do corpo sem

que tal resulte em problemas, devido aos níveis excessivos de concentração nos seus fluidos corporais. As plantas devem manter o equilíbrio de água para permitir as trocas de gás essenciais à fotossíntese. A perda de água ocorre através da evaporação nas superfícies de animais e plantas. Além disso, nas plantas, a água perde-se por transpiração através dos estomas das folhas, e nos animais o processo ocorre durante a respiração. A taxa de perda de água é determinada pela temperatura externa e pela pressão do vapor de água, tal como descrito no Capítulo 2.2.5.

Um factor fundamental na perda de água é o da **relação superfície/volume**. Os pequenos organismos apresentam uma relação superfície/volume superior à dos organismos maiores. Um pequeno gerbo-do-deserto, com um peso de 0,1 kg, evapora 13% do seu peso corporal por hora – 17 vezes de forma mais rápida do que um camelo com 500 kg (Schmidt-Nielsen, 1985). Muitas plantas do Namibe – como as espécies de *Adenia*, *Commiphora*, *Cyphostemma*, *Euphorbia*, *Hoodia* – adaptam uma forma de crescimento curta, robusta, que reduz a relação superfície/volume – a forma de vida **caudiciforme** ou **paquicaule** (Figura 2.2.19). Muitas suculentas do deserto seguem a via fotossintética CAM, abrindo os estomas e transpirando durante o frio da noite. Algumas árvores do deserto, como a *Commiphora anacardiifolia* (Figura 3.3.1) e a *Cyphostemma currorii* (Figura 3.3.2), com troncos suculentos, possuem folhas grandes, carnudas e caducifólias, que maximizam a actividade fotossintética imediatamente após a chuva, armazenando rapidamente hidratos de carbono e água, sendo assim capazes de suportar longos períodos sem chuva. Contudo, outras, como a mutiati *Colophospermum mopane*, juntaram folhas que se fecham durante o calor do meio-dia, reduzindo a exposição aos raios solares. Dentro da faixa de nevoeiro, a *Stipagrostis sabulicola*, gramínea que se fixa na areia das dunas, capta gotículas de nevoeiro sobre as suas folhas longas, gotículas que deslizam até à base da folha ou até à zona de enraizamento do tufo de gramíneas (Figura 3.3.3). Algumas plantas reduzem a arquitectura das folhas ao extremo, como espinhos afiados, com tecido fotossintético cravado nos seus caules, espinhos e flores, como acontece com a *Acanthosicyos horrida*, um arbusto espinhoso das dunas do deserto (Figura 3.3.4).



Figura 3.3.1 Árvores caducifólias de folha grande, como a *Commiphora anacardiifolia*, são bem-sucedidas nas zonas mais áridas do Namibe, explorando a chuva pouco frequente através da fotossíntese processada de forma rápida através das suas grandes folhas.



Figura 3.3.2 Caduciformes como a *Cyphostemma currorii* armazenam água nos seus troncos suculentos. Fotografia de Ernst van Jaarsveld.



Figura 3.3.3 Gotículas de nevoeiro condensadas nas folhas das graminéas das dunas *Stipagrostis sabulicola*. Fotografia de Joh Henschel.



Figura 3.3.4 O melão *Acanthosicyos horrida* tem folhas minúsculas, mas compensa por ter caules fotossintéticos, espinhos e flores. Os seus frutos são uma fonte de alimento e água para muitos animais do deserto. Fotografia de Joh Henschel.

Duas respostas comportamentais à escassez de água são encontradas em plantas do deserto. As espécies oportunistas crescem rapidamente após chuvas inesperadas e completam o seu ciclo de vida – da germinação à floração à fixação de sementes – no espaço de umas semanas. Um padrão diferente é encontrado nas suculentas CAM, de crescimento lento e de longa duração, acima descritas, capazes de tolerar períodos prolongados de inatividade fisiológica.

Os animais têm muitas adaptações para **reduzir a perda de água**, como a cutícula impermeável dos insectos, as escamas dos répteis e a pelagem felpuda dos mamíferos. Os répteis do deserto têm as taxas de perda

de água mais baixas registadas em animais, cerca de um décimo da dos mamíferos. Pequenos mamíferos, como a toupeira-dourada do deserto do Namibe, conseguem regular o seu ambiente de temperatura e humidade escavando sob a areia, onde podem entrar em **torpor** enquanto diminuem a sua temperatura corporal. Mamíferos maiores, como a cabra-de-leque, aproveitam o microclima sob as árvores sombrias (Figura 3.3.5).



Figura 3.3.5 Cabras-de-leque a fugir ao calor do meio-dia sob a sombra de uma mutiati *Colophospermum mopane*. Note-se a linha de desfoliação horizontal ao longo dos ramos mais baixos da árvore. Fotografia de Merle Huntley.

A maior perda de água em animais e plantas ocorre durante os processos de troca de gás. Os animais respiram oxigénio e libertam dióxido de carbono; as plantas absorvem dióxido de carbono durante a fotossíntese e libertam oxigénio. O Capítulo 3.2.2 descreve como as gramíneas e as suculentas utilizam as gramíneas C_4 , eficientes em termos de água, e as vias CAM para reduzir a perda de água durante a fotossíntese. Os orifícios das trocas de gás nas plantas (**estomas**) encontram um análogo nos **espiráculos** dos insectos – um exemplo da **evolução convergente** de adaptações funcionais a desafios ambientais semelhantes, mas em espécies de ascendência muito diferente. Um dos mais enigmáticos insectos do Namibe, os escaravelhos tenebrionídeos do género *Onymacris*, incapazes de voar, fundiram os élitros (as capas das asas que se abrem durante o voo em escaravelhos normais e que cobrem os espiráculos abdominais). A “capa” sobre os espiráculos mantém uma humidade elevada, com a troca de gás a ser reduzida a uma única saída, perto do ânus. Geralmente, a abertura é mantida fechada, excepto quando se abre por breves instantes para ventilar

a câmara (Figura 3.3.6). Esta adaptação para uma maior economia da água teve um custo – a capacidade de voar.

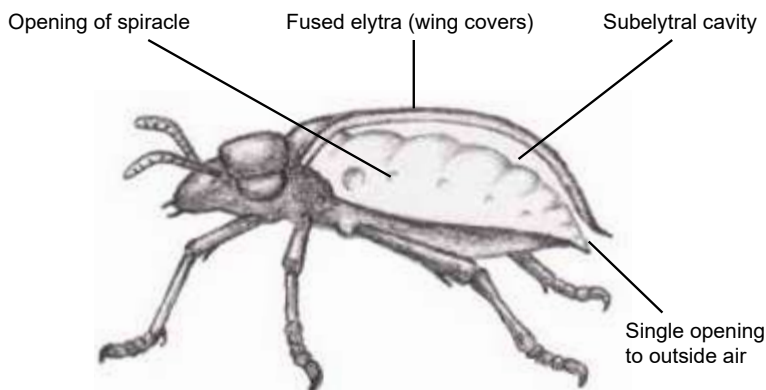


Figura 3.3.6 Perfil de um escaravelho tenebrionídeo típico, que mostra parte do élitro fundido, cortado para revelar a cavidade subelítral em que os espiráculos abdominais se abrem para a troca de gás. Redesenhado a partir de Lovegrove (1993).

Quando os resíduos de produtos – fezes ou urina – são excretados, verifica-se uma perda regular de água em todos os animais. Estes resíduos contêm moléculas ricas em energia, CO_2 , água e um produto de resíduos tóxicos – **amoníaco**. Os animais devem excretar amoníaco nas suas várias formas o mais rapidamente possível. O processo requer água. Muitos mamíferos do deserto têm rins especializados que reduzem o volume de água necessário no processo de excreção, produzindo uma **urina** muito **concentrada**. Gerbilos de cauda curta conseguem uma concentração de urina 14 vezes maior do que a sua concentração sanguínea. Não são apenas os pequenos roedores que têm de atingir a eficiência do uso da água nas suas funções corporais. O antílope mais pequeno da África Austral, o caxine (que já foi comum na savana árida do Iona), tem uma concentração de urina 11 vezes superior à do sangue. Tal como o punja, também outrora no Iona, o caxine vive independentemente de quaisquer fontes de água livres, alimentando-se selectivamente de arbustos e gramíneas no momento do seu maior teor de humidade.

Melhorar os mecanismos de **captação de água** é tão importante para o deserto biota como a sua capacidade de usar a água de forma eficiente. O Namibe costeiro, dentro da zona que recebe o tempo frio nebuloso sob

a influência da corrente de Benguela, tem muitos exemplos de adaptações para uma captação eficaz de água. No interior da faixa de nevoeiro, noites claras e calmas provocam a rápida perda de calor do deserto, arrefecendo e condensando o ar, e produzindo orvalho matinal, uma outra fonte de humidade numa região de chuvas muito limitadas e inesperadas. O órix no Iona pode ser encontrado a pastorear à noite, quando o teor de humidade da *Stipagrostis uniplumis* é de 26%, muito superior ao seu nível de apenas 9% ao meio-dia.

Numa estreita margem ao longo da costa atlântica, os **líquenes** são invulgarmente comuns. Cobrem rochas, areias, arbustos e árvores, ou estendem-se apenas livremente sobre o chão. Os líquenes estão excepcionalmente bem-adaptados aos extremos climáticos, alcançando a sua maior diversidade e abundância em ecossistemas tão diferentes como o do deserto do Namibe e a tundra do Ártico. O líquen é um organismo composto por algas e fungos, formando uma **relação mutualista**, com propriedades que diferem das dos organismos que o compõem. Os líquenes surgem de muitas formas, cores e tamanhos. No Namibe angolano, em especial ao longo da costa entre Moçâmedes e Benguela, encontram-se sob as formas de foliose, fruticose e crustose. Durante a maior parte do dia, estão inactivos, aparentando folhagem morta. Durante a noite, absorvem a humidade do nevoeiro, começam por metabolizar recorrendo à energia armazenada, e, à medida que o sol nasce, no curto espaço de tempo de que dispõem antes de desidratarem novamente, usam a radiação solar para a fotossíntese.

Algumas espécies de algas vivem abaixo dos seixos de quartzo que se encontram nas planícies de cascalho em muitas áreas do Namibe. As algas utilizam a humidade acumulada debaixo das pedras, e a luz que penetra no quartzo translúcido, para a fotossíntese. Esta estranha flora é incrivelmente rica, com mais de 20 espécies de algas verdes e 50 espécies de diatomáceas registadas no Namibe. Como Lovegrove (1993) descreve, cada seixo de quartzo suporta a sua própria **cadeia alimentar**, com artrópodes do deserto e até caracóis a viver das algas, e lagartos a comer insectos. Os organismos que vivem sob seixos são conhecidos como comunidades *hypolith*.

Algumas plantas do Namibe **captam a humidade** do nevoeiro directamente – as suas folhas e caules actuam como armadilhas, deslizando as gotículas de humidade para as raízes. A água é também recolhida pelos

extensos sistemas de raízes superficiais da gramínea dunar *Stipagrostis sabulicola*, que ocupa a parte inferior das faces de deslizamento das dunas, estabilizando o movimento da areia (Figura 3.3.3).

Entre os animais do deserto, o **escaravelho tenebrionídeo** do Namibe, *Onymacris unguicularis*, alcançou o estatuto de estrelato científico em 1976, com publicações que fizeram capa nas duas principais revistas de investigação do mundo, a *Nature* e a *Science*. Artigos dos investigadores norte-americanos Bill Hamilton e Mary Seely (Hamilton & Seely, 1976; Seely & Hamilton, 1976) descreveram estudos sobre o comportamento “**refastelado ao nevoeiro**” e “**entrincheirado na areia**” do escaravelho tenebrionídeo. Estes habitantes das dunas, diurnos e incapazes de voar, passam as horas do dia a procurar detritos orgânicos, recolhendo-se à noite sob alguns centímetros de areia da face de deslizamento de uma duna. Com o despertar ainda frio da manhã, os escaravelhos emergem, trepam até ao topo da crista dunar e assumem uma posição de cabeça erguida. O nevoeiro que se faz sentir acumula-se no dorso preto brilhante (o élitro fundido referido anteriormente), e depois desliza pelo élitro para ser absorvido oralmente. Os escaravelhos aumentam desta forma a água corporal até 34%. O valor de sobrevivência desta prática é significativo. O *Onymacris unguicularis* (e o *O. bicolor* de Angola, Figura 3.3.7) suporta longos períodos sem chuva através desta adaptação comportamental. Populações de outras espécies de Tenebrionidae, sem esta mesma fonte de água, são dizimadas em períodos de grande seca. Outro escaravelho tenebrionídeo, o nocturno *Lepidochora discoidalis*, faz trincheiras superficiais na areia das faces das dunas viradas para o mar, captando a humidade do nevoeiro como uma fonte pronta a beber.



Figura 3.3.7
O escaravelho tenebrionidae do Namibe, *Onymacris bicolor*, nas dunas da foz do Cunene. Fotografia de Joh Henschel.

Um dos carnívoros mais activos do Namibe, a hiena-castanha, sobrevive na medida em que é um omnívoro e se alimenta de forma oportunista – encontrando focas mortas nas margens do Atlântico ou órix mortos no interior. Também se alimenta vorazmente de melões *Citrullus lanatus* e de pepinos *Acanthosicyos naundianus*, talvez mais pelo seu teor de água (até 90%) do que por qualquer valor nutricional.

Uma das muitas descobertas notáveis nas savanas áridas e nos desertos da África Austral foi a do **transporte de água** pelo cortiçol-malhado. O ornitólogo sul-africano Gordon Maclean descobriu que estes habitantes do deserto nidificam frequentemente até 60 km da fonte de água mais próxima. As crias **precoces** podem correr a partir do dia da eclosão, alimentando-se de sementes de gramíneas, com os pais a não contribuírem para a sua alimentação. Contudo, ainda são incapazes de voar. O macho adulto voa até a fonte de água mais próxima, encharca as suas penas ventrais altamente absorventes, recolhendo água, e volta ao ninho. As penas com água são mantidas perto da barriga, evitando a perda por evaporação durante o voo de regresso. As crias pegam com os bicos nas penas ainda molhadas e sugam-lhes a água.

Uma estratégia comum de economia da água das plantas do deserto é o **armazenamento de água** em bolbos subterrâneos, tubérculos ou folhas e troncos suculentos acima do solo. Os **geófitos** (plantas com bolbos subterrâneos ou rizomas) são muito procurados por ratos-toupeiras do deserto. Também são escavados por órix, porcos-espinhos e até por pequenos carnívoros, como o chacal-de-manto-negro.

O armazenamento de água é uma propriedade-chave dos **paquicaules** (Figura 2.2.19). Os paquicaules são especialmente frequentes no interior de Lucira, onde espécies de *Commiphora*, *Cyphostemma*, *Moringa*, *Pachypodium* e *Sesamothamnus*, exibem esta forma de crescimento. Ainda mais comum no Namibe é a suculência do caule e das folhas encontrada em muitas espécies de *Aloe*, *Ceraria*, *Crassula*, *Euphorbia*, *Haworthia*, *Hoodia*, *Huernia*, *Sansevieria* e *Stapelia*. A **forma de vida suculenta** evoluiu de modo independente em muitas dezenas de famílias de plantas, mas em lugar algum foi tão abundante como as Aizoaceae da zona árida da África Austral, onde existem mais de 35% das suculentas do mundo.

3.3.2 Adaptações ao calor do deserto

Uma característica dos climas do deserto é o céu claro e atmosfera seca, com aquecimento rápido durante o dia e arrefecimento à noite. A temperatura da superfície das areias do deserto do Namibe pode atingir os 75 °C num dia de Verão, e cair para baixo de zero numa noite de Inverno. As grandes mudanças de temperatura sazonais e diurnas estão entre os muitos desafios para os organismos que têm, sobretudo, faixas de temperatura delimitadas em que funcionam perfeitamente. A regulação da temperatura é uma adaptação crítica neste tipo de ambientes.

Uma força física primária na natureza é o **poder de arrefecimento da evaporação**. Quando a água evapora, a elevada quantidade de energia necessária para decompor as ligações de hidrogénio entre moléculas de água é removida da superfície de evaporação, resultando numa diminuição da temperatura dessa mesma superfície. A evaporação desencadeada resulta de várias acções: as plantas transpiram, os mamíferos transpiram ou respiram com esforço, as aves arrefecem através do batimento dos seus sacos gulares – a rápida oscilação do assoalho da boca aberta. Cada processo é dispendioso em termos de economia da água. Foram muitas as adaptações feitas de forma a alcançar a eficiência da água, enquanto mantêm a temperatura sob controlo.

A regulação da temperatura (**termorregulação**) nos animais recai sobre dois tipos.

Os **ectotérmicos** toleram flutuações de temperatura relativamente amplas e, como tal, abdicam da capacidade de funcionar de maneira ideal em todos os momentos. Os ectotérmicos incluem os insectos, os répteis e os anfíbios. O seu calor é derivado de fontes externas. A maior parte dos ectotérmicos utiliza o calor do sol para obter a sua temperatura operacional ideal e regular o gasto energético. Não podem mover-se à vontade, como acontece com as aves voadoras ou os mamíferos, altamente móveis. Podem tornar-se demasiado quentes ou demasiado frios e, sendo assim, precisam de explorar uma série de adaptações, como as descritas abaixo.

Os **endotérmicos** conseguem gerar calor dentro dos próprios corpos e, assim, manter e controlar uma temperatura corporal razoavelmente constante, funcionando de forma ideal quando e onde quiserem. Os endotérmicos incluem mamíferos e aves. Os mamíferos regulam a temperatura

entre os 34 °C e os 38 °C, e as aves entre os 39 °C e os 42 °C. Em condições ambientais frias, a sua temperatura é aumentada através da queima de energia até ser atingida uma taxa metabólica máxima. Se a temperatura ambiente continuar a descer, o animal pode sentir **hipotermia** e, possivelmente, morrer. Em condições quentes, o arrefecimento é alcançado por transpiração e evaporação, mas há um limite acima do qual a temperatura corporal sobe, o animal entra em **hipertermia** (42 °C nos mamíferos, 45 °C nas aves) e morre. Apesar destes constrangimentos, os mamíferos e as aves têm a liberdade de escolher onde viver e estar activos, o que os torna nas criaturas mais eficientes na Terra do ponto de vista térmico (Lovegrove, 2019).

Os animais têm duas opções para lidar com desvios da temperatura corporal ideal – **adaptação** (ectotérmicos) ou **regulação** (endotérmicos). A regulação da temperatura nos endotérmicos pode ser comparada com a de um ar condicionado. Uma temperatura corporal equilibrada é alcançada através da homeostasia. A **homeostasia** é o mecanismo através do qual a temperatura corporal é regulada para o estado desejado (**o ponto de ajuste**) enquanto a temperatura exterior muda. A homeostasia fornece um bom modelo do conceito de **feedbacks negativos**. O ciclo de *feedbacks* inclui quatro passos – o **variável** (temperatura corporal), o **receptor** (nervos, agindo como um termómetro), o **integrador** (o cérebro, agindo como o termóstato de um ar condicionado) e o **efector** (gordura castanha, músculos – agindo como o ar condicionado). Se a temperatura externa aumentar acima do ponto de ajuste, o receptor envia uma mensagem ao cérebro, que, por sua vez, desencadeia uma acção – como a sudção, a produção de calor com ou sem tremuras na gordura castanha – que reduz ou aumenta a temperatura corporal. Este sistema de *feedback* regula a temperatura corporal para o seu nível ideal.

Alguns animais, em especial aqueles que se encontram regularmente expostos a noites frias e a temperaturas de Inverno, podem reverter temporariamente as características de endotérmicos para heterotérmicos, sofrendo rápidas alterações nas suas temperaturas corporais, traduzindo-se em **torpor** de curto prazo ou **hibernação** a longo prazo. Existem poucos exemplos em Angola, mas um – o rabo-de-junco-de-dorso-branco do vale do Cunene – entra em torpor à noite, baixando a temperatura corporal de 40 °C para 26 °C, com uma correspondente redução temporária da taxa metabólica e do consumo de oxigénio. O pequeno insectívoro da zona

árida, o sengi (também denominado musarenho-elefante por causa do seu nariz longo) é igualmente conhecido por passar por uma fase de torpor em noites frias.

As plantas são mais tolerantes às alterações da temperatura corporal, e algumas suculentas podem sobreviver a temperaturas que variam entre os -16°C e os 68°C . As plantas passam por muitas adaptações para reduzir o *stress* térmico, como as citadas relativamente à economia da água. Suculentas como a *Euphorbia virosa* têm caules espinhosos e profundamente estriados, espalhando radiação e criando sombra sobre metade do caule, minimizando assim a sobrecarga de calor.

Um segundo factor físico que influencia fortemente as adaptações ao calor é chamado **camada limite**. A camada limite acima do solo (ou em torno de uma folha) é uma zona fina de ar calmo que influencia a rapidez com que a energia (ou gás) é trocada entre a superfície do solo, ou da folha, e o ar circundante. O gradiente de calor acima de uma superfície de areia ou rocha é excessivo nos primeiros milímetros, assim como a diminuição da temperatura abaixo da superfície da areia, factores que são explorados por alguns insectos do deserto e répteis. O *Stenicara phalangium* é o escaravelho com as pernas mais compridas e desloca-se como se estivesse com andas, mantendo o corpo acima da temperatura da camada limite da superfície de cascalho do deserto do seu *habitat*. O habitante da areia lagarto-focinho-de-pá tem uma adaptação comportamental excepcional à areia quente do deserto. Ora levanta as patas traseiras ora as dianteiras, e usa inclusive a cauda como alavanca para fazer uma dança na areia, mantendo o corpo acima dos níveis mais quentes da camada limite. O lagarto-focinho-de-pá tem ainda a capacidade de mergulhar sob a areia e de escavar até chegar a níveis mais frescos, escapando assim ao calor da superfície.

Embora os endotérmicos tenham a capacidade de regular a sua temperatura, tal representa um custo, em especial para pequenos mamíferos e aves, com grandes áreas de superfície em relação ao volume. Enquanto a cobertura da superfície (peles e penas) podem moderar a acumulação ou perda de calor, muitas **adaptações comportamentais** facilitam a manutenção de uma temperatura corporal estável.

A maioria dos pequenos mamíferos do deserto, como os gerbos, são nocturnos e durante o dia retiram-se para as tocas, escapando assim ao calor do meio-dia do Verão ou ao frio das noites de Inverno. Os esquilos

terrestres usam as suas caudas espessas como sombrinhas para terem sombra à medida que procuram comida e se alimentam. As cabras-de-leque e os punjas procuram árvores sombrias, os órix sobem à crista das dunas para fruírem das brisas frescas. Ao pastar, muitos mamíferos, como as cabras-de-leque, voltam-se de frente para o sol como forma de limitar o perfil do seu corpo exposto aos raios solares, reduzindo assim a absorção de calor, ao mesmo tempo que diminuem a sua visibilidade face aos predadores.

Só a sudção pode desidratar os mamíferos do deserto na ausência de outros sistemas de redução de calor. Nesse sentido, uma notável anatomia vascular e fisiologia de resposta evoluiu nos órix, e em vários outros antílopes do deserto, ajudando-os a sobreviver ao calor desidratante do Verão. O sistema é conhecido como **arrefecimento cerebral selectivo**. Para reduzir o uso da água, o órix consegue interromper o seu comportamento normal de transpiração em dias muito quentes, armazenando calor de forma gradual, com a temperatura corporal a atingir os 43° C. Se o sangue chegasse directamente ao cérebro a esta temperatura resultaria em morte. Deve ser feita uma escolha entre o dispêndio de sudção ou a ameaça do aumento da temperatura corporal. O equilíbrio delicado entre transpirar e permitir o aumento da temperatura corporal é regido pelo **hipotálamo**, que monitoriza a temperatura e a concentração sanguínea, desencadeando respostas ao sobreaquecimento e à desidratação.

Os órix e outros antílopes conseguem que as temperaturas do seu corpo aumentem, enquanto a temperatura cerebral é mantida dentro dos limites funcionais através do plexo venoso carotídeo (Figura 3.3.8). O sangue arterial passa primeiro por uma rede de vasos sanguíneos venosos e arteriais misturados (plexo carotídeo) que funcionam como um “**radiador de fluxo sanguíneo**” antes de chegar ao cérebro. O mecanismo do radiador é simples e eficiente. Quando um órix fica quente e desidratado, começa a ficar ofegante. A temperatura do sangue venoso nas suas cavidades nasais diminui devido ao arrefecimento evaporativo. O sangue arterial quente, e acabado de ser oxigenado, dos pulmões passa pelo plexo e é arrefecido, transferindo calor para o sangue venoso mais frio. Através desta “troca de calor contracorrente” o sangue que passa pela artéria carótida cai aos 40 °C antes de chegar ao cérebro. A diferença entre os 40 °C e os 43 °C significa a diferença entre a vida e a morte. Significa também a diferença entre a desidratação extrema e a sobrevivência através da eficiência do uso

da água, justificando assim o facto de o órix (e a cabra-de-leque e vários outros ungulados) prosperarem no Parque Nacional do Iona mesmo sem acesso a fontes de água abertas.

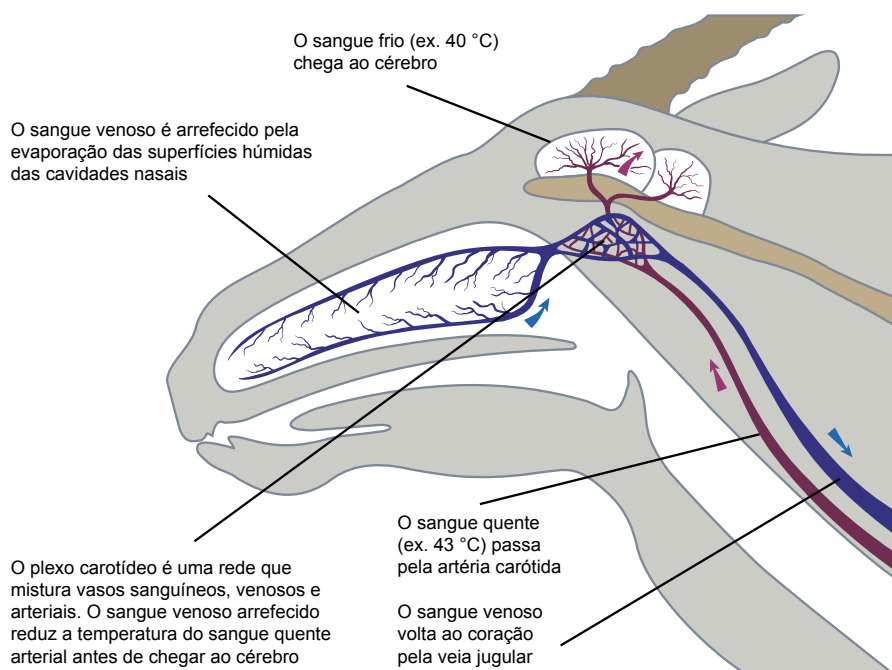


Figura 3.3.8 Sistema do plexo venoso carotídeo encontrado no órix e em outros antílopes do deserto. O sangue arterial quente (a 43 °C) é arrefecido (a 40 °C) à medida que passa pelo plexo carotídeo, antes de chegar ao cérebro. A temperatura corporal do animal pode atingir níveis que seriam letais caso o sangue que passa para o cérebro não fosse arrefecido. Redesenhado a partir de Lovegrove (1993). *The Living Deserts of Southern Africa*. Fernwood Press.

3.3.3 Competição por alimentos num ambiente de baixa produtividade

A **competição** ocorre quando dois ou mais indivíduos usam um recurso comum, embora limitado. Os aspectos teóricos do conceito são tratados no Capítulo 3.1.5, que expõe alguns exemplos do Namibe a ilustrar formas de competição (ou formas de a prevenir) relacionadas com alimentos, água e recursos nutritivos.

Para que um organismo sobreviva, cresça e se reproduza, o alimento é essencial. Em biomas altamente produtivos, como as florestas húmidas de

Cabinda, quer as condições climáticas (temperatura e humidade) quer os recursos ambientais (água e nutrientes) são adequados para níveis elevados de produção primária. No deserto, eventos de precipitação pouco frequente, discreta e imprevisível, bem como os de calor, desidratantes, reduzem a produção primária para níveis extremamente baixos. Garantir um fornecimento alimentar fiável é um desafio sempre presente. No Namibe e no Calaári coexistem três espécies de hienas – a castanha, a malhada e a protelo. Cada espécie tem preferências alimentares definidas, e a competição interespecífica é observada muito raramente. A competição intra-específica ocorre ao longo das margens dos territórios do clã, onde os cheiros e outras técnicas são usados para delimitar territórios. Os territórios são defendidos por disputas limítrofes que, normalmente, evitam confrontos fatais, protegendo ao mesmo tempo o acesso aos recursos alimentares. Este é um exemplo de competição por interferência – onde alguns clãs saem vencedores, outros perdedores.

Alguns processos competitivos e de facilitação revelam-se extremamente complexos. Um exemplo de interações em diferentes escalas de competição interespecífica por água e nutrientes, entre espécies vegetais, influenciado pela competição intra-específica entre colónias de térmitas herbívoras, é descrito na Caixa 3.3.1. A competição pela água é também um factor-chave, influenciado pelo fogo e pela herbivoria na estruturação e manutenção de savanas, conforme descrito nos Capítulos 2.4 e 2.5.

A **repartição de habitats** é o que se observa com maior frequência, onde recursos alimentares semelhantes são divididos entre espécies potencialmente concorrentes que ocupam micro-habitats distintos. No Namibe, quatro espécies de escaravelhos *Onymacris* partilham detritos vegetais levados pelo vento e ainda recursos alimentares de insectos mortos, mas em diferentes habitats construídos nas bases das dunas, nas faces de deslizamento, em planícies e leitos fluviais – tudo isto dentro de uma pequena área. Quando os recursos são limitados, a divisão do habitat entre as espécies *Onymacris* é bem definida, decompondo-se, contudo, após chuvadas invulgarmente fortes, altura em que os recursos são abundantes e a competição interespecífica abranda.

Em todos os ambientes com recursos limitados, o **armazenamento** de alimentos é uma estratégia comum. No Namibe, tanto as térmitas como as formigas são recolectoras activas de alimentos, construindo depósitos

para os manter durante os períodos de seca. Um estudo conduzido por Alan Marsh sobre duas espécies de formigas-ceifeiras no Namibe (Marsh, 1987) sugeriu que não praticam a competição por interferência nem quando os recursos são adequados (e os depósitos estão a ser construídos), nem quando os recursos são poucos (altura em que se torna mais importante recolher alimentos escassos do que despendar energia a lutar contra os vizinhos). As interações competitivas nem sempre significam o uso mais eficiente da energia de uma espécie.

A competição não é a única estratégia para a aquisição e armazenamento de alimentos. O comportamento social cooperativo garante a sobrevivência em condições extremas, como é o caso do rato-toupeira-damara, que recolhe grandes depósitos de bolbos e cormos, chegando por vezes aos milhares de propágulos. Estes depósitos são essenciais para as toupeiras, pois escavar é um mecanismo difícil e dispendioso de recolher alimentos. Este facto é particularmente importante para as fêmeas lactantes, na medida em que precisam dos alimentos disponíveis para poderem alimentar as suas crias. Além disso, a janela de oportunidade para que a colheita de cormos seja bem-sucedida centra-se em períodos húmidos, quando o custo energético de escavar através da areia húmida é três vezes menor do que através da areia seca. Como descrito abaixo, o comportamento social é determinante para a sobrevivência do deserto.

3.3.4 Mecanismos de defesa: camuflagem, engano, mimetismo, espinhos, venenos e comportamento social

As adaptações que evoluíram em resposta à escassez de água, aos extremos de temperatura e aos balanços energéticos limitados tornam-se inúteis caso um organismo não possa evitar ser comido por predadores antes de transferir os seus genes para a próxima geração. Um impressionante arsenal de armamento tem evoluído em animais e plantas como meio de reduzir a probabilidade de ser caçado. As adaptações incluem estratégias de prevenção como camuflagem, engano e mimetismo; estruturas como picos, espinhos e chifres; e defesas químicas, como venenos para evitar ou reduzir a predação.

As plantas não podem fugir dos herbívoros. Têm de investir em defesas, como picos, espinhos ou venenos. Uma resposta evolutiva comum

ao herbívoro tem sido o desenvolvimento, em muitas famílias de plantas, de defesas **químicas**, usando **compostos secundários** como alcalóides, glicosídeos e outros químicos tóxicos. Estes não têm qualquer papel fisiológico no crescimento das plantas, a não ser como um mecanismo de defesa. O objectivo (ou, mais correctamente, a pressão selectiva) é reduzir a herbivoria, quer porque a água é limitada (como em desertos e savanas áridas) quer porque os nutrientes são limitados (como nas savanas mésicas). Em geral, as plantas em savanas distróficas, de baixa fertilidade, utilizam defesas químicas, enquanto as plantas em savanas eutróficas, de alta fertilidade, usam defesas estruturais. As plantas em solos de baixos nutrientes são inerentemente plantas de crescimento lento (três a cinco vezes mais lentas nas taxas de crescimento das sementes) com baixas taxas de fotossíntese e absorção de nutrientes. Como estas plantas não se podem dar ao luxo de perder tecido vegetal através da herbivoria, investem em defesas químicas. Em solos ricos, o seu crescimento é rápido e as taxas de absorção de nutrientes e fotossíntese são elevadas. Assim, podem dar-se ao luxo de perder algum tecido fotossintético, em vez de investir em mecanismos químicos ou outros mecanismos de defesa. Espinhos e picos refreiam a herbivoria, mas não a impedem.

Os compostos secundários incluem químicos tais como alcalóides, rotenóides, glicosídeos, taninos e fenóis. A maior parte destes químicos é tóxica, alguns, como a estricnina, podem mesmo ser fatais. Os compostos secundários mais comuns nas plantas são os **taninos**. Estes interferem com os processos digestivos, reduzindo a absorção de proteínas. Os glicosídeos causam insuficiência cardíaca. Ocorrem em muitas espécies de geófitos, particularmente comuns em savanas áridas e nas margens do deserto. Os taninos raramente matam herbívoros, mas em savanas mésicas os elevados níveis desta substância nas espécies de árvores e arbustos mais abundantes explicam a razão de serem evitados pelos ramejadores, e, assim, pela baixa biomassa de mamíferos herbívoros no bioma. Merece ser aqui mencionada uma savana mésica de geoxilas *Dichopetalum cymosum* – “árvore subterrânea”. Conhecidas como “gifblaar” (folha venenosa) na África do Sul, as suas folhas acumulam fluoroacetato, um veneno letal para o coração. Uma mão-cheia é suficiente para matar um boi. A maioria dos herbívoros autóctones evita esta e outras geoxilas durante a sua fase de crescimento mais tóxica.

Ao contrário da maioria dos mamíferos, os insectos têm uma elevada tolerância aos compostos secundários. Alguns, como as larvas da borboleta-tigre da planície africana *Danaus chrysippus* (Figura 3.3.9), especializam-se em comer o látex altamente venenoso da família Asclepiadaceae. Tanto as lagartas como as borboletas adultas acumulam os glicosídeos cardíacos contidos no látex, o que as torna pouco atractivas para aves e outros predadores. Esta é assim uma das espécies de borboletas mais comuns na África Austral. É de tal modo bem-sucedida que uma borboleta não venenosa, a ninfalídea *Hypolimnas missipus*, evoluiu com uma aparência quase idêntica, evitando assim a predação, sem ter de gastar recursos na produção de compostos secundários. Esta forma de mimetismo (conhecido como **mimetismo batesiano**) é comum em muitos insectos. Outra forma de mimetismo – o **mimetismo mulleriano** – acontece quando duas ou mais espécies nocivas imitam os sinais de coloração e aviso umas das outras, diluindo assim as probabilidades de serem apanhadas. Um outro uso da cor é o **aposematismo**, em que cores ousadas avisam potenciais predadores para se afastarem de espécies de presas venenosas. Padrões vermelhos, amarelos e pretos brilhantes em algumas abelhas, vespas, cobras e sapos são exemplos comuns.



Figuras 3.3.9 e 3.3.10 Um exemplo clássico de mimetismo batesiano é o da borboleta-tigre altamente venenosa da planície da África Austral (3.3.9, à esquerda), imitada pela fêmea de *Hypolimnas misippus* [Common Diadem] (3.3.10, à direita). Esta borboleta ninfalídea não é venenosa, mas convence os predadores de que também ela, à semelhança da borboleta-tigre, é intragável. Fotografias de Christopher Willis.

Camuflagem e coloração críptica são também estratégias muito comuns para prevenir a predação em insectos e em muitas espécies de vertebrados. Estas estratégias são especialmente habituais em ambientes áridos, onde padrões de coloração evoluíram em insectos, aves, rãs, lagartos,

cobras e até mesmo em plantas, permitindo que se escondam à vista de todos. No Namibe, a víbora-de-peringuey confunde-se com a areia, tornando-se difícil ser avistada. Com a extremidade da cauda a serpentear, espera atrair um lagarto incauto que passe a uma distância ainda que considerável. Neste caso, tanto a camuflagem como o engano funcionam em conjunto.

Uma forma perfeita de **engano** é a do mocho-perlado, comum em savanas áridas e húmidas. Padrões oculares falsos na parte de trás da cabeça confundem, sem dúvida, os predadores, que acreditam estar a ser observados. A **coloração** varia também dentro das espécies e em harmonia com o *habitat*. Os leopardos em ambientes áridos como o Parque Nacional do Iona apresentam um tom de pelagem de certa forma esmaecida, enquanto os do Parque Nacional do Bicular são profusamente coloridos (Figura 3.3.11).



Figuras 3.3.11 e 3.3.12 Leopardo profusamente colorido no miombo de Bicular, e uma forma mais esmaecida do deserto do Parque Nacional do Iona. A coloração adequada para servir de camuflagem em tipos de vegetação escura, mística (Bicular) e escassa, seca (Iona).

Uma característica das savanas áridas, que evoluiu em conjunto com a fauna antílope de África, é a **espinescência** de muitas árvores e arbustos destes ecossistemas ricos em nutrientes (Capítulo 4.4).

Os espinhos não se restringem a árvores e arbustos. Encontramos esta **armadura** protectora em muitos animais, tais como pangolins, tartarugas, porcos-espinhos e ouriços. O porco-espinho, graças à rica camada de gordura que tem sob a pele, constitui uma iguaria para alguns predadores como o leão, o leopardo e a hiena, apesar da cobertura de espinhos afiados como agulhas, infligindo feridas graves ao predador. Contudo, dada a ampla distribuição e resiliência desta espécie em toda a África Austral, o seu mecanismo de defesa revela-se, na grande maioria dos casos, claramente eficaz.

Um dos principais temas da ecologia é o papel do **comportamento social**, tanto como mecanismo de defesa como na optimização do resultado reprodutivo. Aqui examinaremos o primeiro. Num deserto, uma existência solitária tem sérias limitações. O **comportamento cooperativo** pode servir muitas das exigências da vida. O trabalho em equipa permite a divisão do trabalho na descoberta, transporte, armazenamento e defesa dos recursos alimentares. Alguns insectos, incluindo abelhas, térmitas e formigas, têm sistemas de organização social sofisticados. São chamadas **espécies eussociais** – as térmitas são um exemplo clássico –, em que a rainha é a única responsável pelo sucesso reprodutivo, sendo as outras fêmeas sexualmente reprimidas. As operárias recolhem alimentos, alimentam as crias e constroem os formigueiros, enquanto as formigas soldado, fortemente armadas, são responsáveis pela defesa. Há muito poucas espécies de vertebrados eussociais. Uma das raras excepções é a do já referido rato-toupeira-damara, em que foram encontradas estruturas sociais altamente complexas, com rainhas, operárias e soldados. Sem o apoio das fêmeas operárias, um rato-toupeira lactante e solitário não tardaria a morrer de fome no seu *habitat* subterrâneo.

A hiena-castanha habita em clãs cooperativos, com alguns membros à procura de carne putrefacta dentro de uma alargada faixa de distribuição natural, perfazendo até 50 km por noite em exercícios de necrofagia, trazendo alimento de volta para ser partilhado entre todos, até mesmo com as crias de machos concorrentes. Aqui, a distinção deve ser feita entre **faixa de distribuição natural** – área que um animal ocupa ao longo do ciclo anual de actividades – e **território** – área mais limitada dentro da faixa de distribuição natural, defendida para efeitos de selecção de pares e reprodução. Enquanto clã, as hienas-castanhas podem defender-se dos ataques de leões ou leopardos; isoladas, teriam poucas hipóteses de sobreviver ao ataque de um predador maior. Tal comportamento requer que grandes clãs cooperem na procura de alimentos em ambientes áridos e parques em recursos. No Calaári, por exemplo, as hienas-malhadas têm faixas de distribuição natural que vão de 380 a 1770 km², com 4 a 14 membros por clã. No Serengeti, rico em recursos, os clãs ocupam faixas de 30 a 60 km², e a abundância de alimentos é passível de sustentar clãs de até 80 membros.

O comportamento cooperativo não é menos estratégico nas populações de aves. Pombas e cortiços têm o hábito de se aproximarem de pontos

de água em bando, rodopiando de forma a aterram juntos, reduzindo a hipótese de as rapinas capturarem um indivíduo solitário. As sentinelas dentro do bando podem ficar de vigia às rapinas para que os outros membros tenham mais tempo para beber. A socialidade mais complexa evoluiu no suricata, um membro encantadoramente divertido da família do mangusto, em tempos comum nas planícies abertas de cascalho do Iona (Figura 3.3.13). Cada colônia de suricatas ocupa uma área de cerca de 6 km de alcance, com três ou quatro tocas, deslocando-se de uma para a outra em busca de insectos e escorpiões. Um suricata sentinela fica atento a predadores como chacais, cobras e rapinas, enquanto outros membros do clã procuram alimento no frio da manhã e no final da tarde. As sentinelas usam sinais de alarme distintos para diferentes níveis de ameaça. Durante o tempo em que os adultos estão ausentes, as jovens fêmeas tomam conta das crias. Este comportamento cooperativo, com múltiplas responsabilidades individuais, requer um número mínimo de membros para sustentar a comunidade. Se o tamanho do grupo for reduzido, o clã desaparecerá, como aconteceu com muitos clãs no Iona.



Figura 3.3.13 Uma família de suricatas em alerta na sua toca nas planícies de cascalho do Iona. A coesão social dos indivíduos que prestam serviços de sentinela, *babysitting* e caça garante a sobrevivência das populações isoladas.

Adaptações comportamentais, juntamente com adaptações morfológicas e fisiológicas, formam um conjunto de defesas contra as condições extremas do deserto através da **tolerância** ou da **prevenção**. Embora muitos organismos do deserto estejam aptos a tolerar elevados níveis de calor e aridez, sobrevivem a estas condições adversas com a ajuda de vários mecanismos de prevenção. Alguns são simples – retiradas de curto prazo, como procurar a sombra ou abrigo no subsolo; as respostas a longo prazo

ao *stress* incluem a **fuga**, como o **nomadismo** de muitas espécies de aves. As plantas não podem deslocar-se de um lado para outro, mas fogem a períodos secos prolongados sob a forma de sementes latentes, ou como bolbos subterrâneos. É o caso das espécies anuais, que têm um tempo de vida muito curto, contando, por vezes, após um evento de precipitação superior a 10 mm, apenas com algumas semanas para crescer, florescer e dar sementes (Henschel *et al.*, 2005). A floração primaveril em massa exibida no sul do Namibe e, especialmente, na Namaqualand, na África do Sul, é mundialmente famosa pela sua beleza.

3.3.5 Reprodução e sobrevivência em ambientes do deserto

O sucesso da reprodução de animais e plantas é o investimento mais importante, arriscado e dispendioso na vida de um organismo. Em ambientes estáveis, previsíveis e produtivos, como as florestas húmidas, a ênfase pode ser dada por plantas ao investirem em relações complexas e coevoluídas com polinizadores, e outros organismos, de forma a garantir uma fertilização bem-sucedida em ecossistemas altamente competitivos e ricos em espécies. Nos desertos, os desafios, como vimos, são mais físicos – calor e aridez, imprevisibilidade da quantidade e da época das chuvas.

O tempo é fundamental. Para alguns grupos de animais, o tempo de reprodução, garantindo que os nascimentos ocorrem quando os recursos são mais acessíveis, é controlado pelo fotoperíodo (duração do dia). O **fotoperíodo** é monitorizado pela visão, enviando sinais através do nervo óptico para a glândula pineal, no cérebro, o que desencadeia a libertação da hormona **melatonina**. A melatonina influencia a actividade e o crescimento dos órgãos sexuais – os testículos e os óvulos. A duração do dia regula os ciclos de reprodução.

Os dados temporais secundários incluem eventos de precipitação e a qualidade dos alimentos. Em qualquer época do ano, a precipitação pode desencadear actividade reprodutiva no tecelão-sociável do Calaári, que pode ter até quatro ninhadas durante episódios pouco frequentes de chuvas. Os grandes mamíferos, com períodos de gestação longos, são menos propensos a responder a eventos imprevisíveis de precipitação e, como tal, dependem do fotoperíodo. O fotoperíodo, para além de desencadear a actividade reprodutiva nos mamíferos, sinaliza igualmente a latência e

a migração e, nas plantas, a floração e a germinação. Em alguns *habitats*, as épocas de reprodução são mais limitadas, com um grande número de impalas ou bois-cavalos a nascerem no espaço de poucas semanas, reduzindo assim a pressão da predação ao “inundarem o mercado”. Outras espécies, como a cabra-de-leque, prolongam o parto por períodos mais longos, garantindo que, pelo menos, algumas crias nascem numa altura em que há alimento suficiente. No entanto, o tempo é apenas um dos muitos factores que influenciam o sucesso do acto reprodutivo e os padrões de optimização reprodutiva para diferentes *habitats*, suítes funcionais ou grupos taxonómicos. Estes vários padrões de história da vida foram classificados de diversas maneiras, sendo a mais utilizada a das estratégias de selecção r e K , como debatido no Capítulo 3.1.4.

CAIXA 3.3.1: OS ENIGMÁTICOS “CÍRCULOS DE FADAS” DO DESERTO DO NAMIBE

É apropriado concluir a Parte III deste livro sobre conceitos e processos ecológicos com um fenómeno ecológico que há **muitas décadas** desafia a explicação científica – os “**círculos de fadas**” do deserto do Namibe. Os círculos de fadas, que em nenhum outro lugar são mais abundantes do que em Angola, têm vários atributos que merecem atenção:

- Os círculos despertam interesse graças ao seu padrão regular sobre uma distância latitudinal superior a 1800 km de ambientes áridos e hostis;
- Desafiaram os ecologistas a recorrer a uma vasta gama de conceitos ecológicos – a nível do organismo, da população, da comunidade e bioma – para ajudar a explicar o fenómeno;
- Demonstraram também, na prática, o método científico – propor hipóteses, recolher dados detalhados para testar ideias, aceitar ou rejeitar explicações alternativas, e, por fim, chegar ao conhecimento categórico de fenómenos naturais complexos.

Os círculos de fadas são uma faixa estreita dentro dos prados áridos que se encontram ao longo da margem oriental do hiperdeserto e abaixo dos

contrafortes da escarpa continental (Figura 3.3.14). Podem encontrar-se bolsas isoladas de círculos de fadas desde o Richtersveld da África do Sul à Carunjabamba em Angola, dentro de uma zona estreita com 80 a 150 mm de precipitação média anual. Do ar, como podemos ver pelas imagens de satélite, os círculos de fadas parecem pequenos pontos a salpicar toda a paisagem, com cada mancha a apresentar uma média de seis num padrão hexagonal regular. No terreno, as manchas sem vegetação têm, em média, cerca de 5 m de diâmetro, embora variem de 2 a 55 m de diâmetro, com 5 a 50 manchas por ha (Figuras 3.3.15-3.3.18).

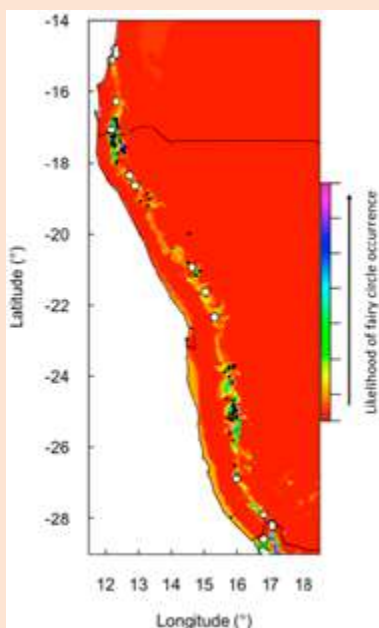


Figura 3.3.14 Distribuição observada de círculos de fadas (pontos pretos e brancos) e locais previstos modelados. A partir de Cramer & Barger (2013), PLoS ONE, 8, e70876.



Figura 3.3.15 Google Earth (Landsat/Copernicus) Imagem de satélite do Parque Nacional do Iona. Os limites a norte dos mares de areia do Cunene e do Curoca estão claramente definidos, assim como o cordão de areia da Baía dos Tigres. Esta imagem cobre 60 km, de oeste para leste, e está centrada a 16°49'20"S; 12°51'14"E.



Figura 3.3.16 Dunas transversais estáveis no centro do Iona (Vale dos Rinos) marcadas por centenas de "círculos de fadas". A imagem cobre 1 km de oeste para leste. Esta imagem do Google Earth (Landsat/Copernicus) está centrada a 17°00'55" S; 12°17'55E.



Figura 3.3.17 "Círculos de fadas" nos prados áridos do Parque Nacional do Iona. Dois sistemas dunares opostos, os longitudinais são os mais antigos, e os latitudinais os mais recentes, na bacia intermontana de Vale dos Rinos. Ao fundo, a serra Ongamule.



Figura 3.3.18 Manchas desprovidas de vegetação dos "círculos de fadas", Parque Nacional do Iona, província do Namibe.

Dentro de uma **matriz** de prados com gramíneas do deserto (*Stipagrostis uniplumis* e *S. hirtigluma*) baixas (20 cm), as **manchas circulares** sem vegetação são orladas por gramíneas mais altas (50 cm) (*Stipagrostis geissii*, *S. ciliata*) que formam uma nítida **cintura perene**. As manchas despidas são levemente esvaziadas por ventos do deserto, mantendo um perfil da bacia raso, com uma margem elevada devido à acumulação de areia contra a cintura perene. Os círculos aumentam de diâmetro e diminuem de densidade, de sul para norte, através da sua faixa latitudinal que se estende por 1800 km. São dinâmicos, aparecendo e desaparecendo ao longo de décadas, séculos até. Uma característica única do padrão destas manchas nos prados áridos de areias profundas é o fenómeno ser conhecido apenas a partir do deserto do Namibe e de uma área isolada na Austrália ocidental. Não se encontram em nenhum outro lugar do planeta.

Os naturalistas são fascinados por padrões na natureza, especialmente padrões não-aleatórios ou **sobredispersos** (uniformemente espaçados/não-aleatórios). Durante o último meio século, os investigadores especularam sobre a origem dos círculos de fadas. Durante a época colonial, foram muitos os mitos populares contados aos visitantes do Parque Nacional do Iona para explicar a sua origem. Segundo esses relatos anedóticos, os círculos sem vegetação eram locais onde as zebras reboavam no chão para se libertarem das carraças, ou eram causados por uma chuva de meteoritos, ou que compostos radioactivos inibidores de crescimento matavam as sementes, ou então os círculos marcavam os locais da termiteira fóssil (Huntley, 2017). Tais especulações inocentes foram sucedidas por uma onda de investigações sofisticadas ao longo das últimas duas décadas, levando a um debate aceso levado a cabo nas revistas científicas mais significativas. Foram várias as hipóteses que estimularam a discussão e que merecem consideração:

- As manchas despidas resultam da actividade de **térmitas da areia** (Juergens, 2013, 2015);
- A competição entre espécies de gramíneas por água resulta em padrões de **auto-organização** (Cramer & Barger, 2013; Getzin *et al.*, 2015);
- O látex e outros exsudados de espécies de *Euphorbia* libertam químicos **hidrofóbicos/alelopáticos** que suprimem ou impedem a germinação e o crescimento de gramíneas nos locais onde as plantas mortas de *Euphorbia* se decompõem;
- As hipóteses acima não são mutuamente exclusivas (Pringle & Tarnita, 2017; Tarnita *et al.*, 2017).

HIPÓTESE DA TÉRMITA DA AREIA

Desde a década de 1980 que Norbert Juergens, da Universidade de Hamburgo, se tem dedicado ao estudo de toda a extensão da faixa do círculo de fadas. Reuniu dados detalhados e de longo prazo (Juergens, 2013; Juergens, 2020) como prova de que duas espécies herbívoras de **térmitas da areia**, a *Psammotermes allocerus* e a *Microhodotermes* sp. nov., são os factores-chave do que descreve como ecossistemas do círculo de fadas. Juergens (2020) descobriu que os *Psammotermes* mais comuns são responsáveis pelos círculos de fadas mais pequenos e densamente modelados que ocorrem do sul da Namíbia ao nordeste do Parque Nacional do Iona, enquanto os

Microhodotermes criam círculos de fadas maiores e menos densos, do norte do Iona a Carunjabamba. O processo especificamente proposto por Juergens para os *Psammotermes* é o que se segue.

Após um evento de chuva pouco frequente, as térmitas removem as gramíneas anuais de curta duração de uma faixa inicial dentro da matriz de prado, criando um espaço sem gramíneas que permite uma maior eficácia da penetração de água através dos poros largos dos solos arenosos. A ausência de gramíneas resulta numa redução da evapotranspiração da mancha cada vez mais despida. Além disso, a sua superfície côncava concentra a humidade do nevoeiro ou dos raros eventos de precipitação. A areia húmida, a uma profundidade inferior a 30 cm, é complementada por chuvas posteriores, e cria uma “cisterna” – um reservatório suficiente para manter a população de térmitas nas suas galerias subterrâneas, e também as gramíneas perenes altas da margem da mancha sem vegetação. As térmitas mantêm a mancha despida, removendo potencial concorrência aos recursos da invasão de gramíneas em curso. Esta actividade garante a manutenção da “armadilha de água” criada pelo círculo de fadas. A faixa de gramíneas perenes que demarca o perímetro do círculo fornece às térmitas uma reserva de alimentos durante os períodos de seca, altura em que as gramíneas da matriz mais alargada podem ser removidas por herbívoros, por decomposição ou erosão causada pelo vento. No Parque Nacional do Iona, a actividade das térmitas, revelada pelas camadas dos caules de gramíneas do perímetro de *Stipagrostis geissii*, e pelos pequenos depósitos de areia nas entradas da sua colónia, são bem visíveis, reforçando a hipótese das térmitas.

O resultado deste exemplo clássico de **engenharia ecológica** é um mini-oásis que persiste através de secas e atrai muitas espécies de invertebrados, para além de vertebrados como lagartos da areia, osgas, porcos-formigueiros, gerbilos, toupeiras-douradas, açores, raposas-orelhudas e chacais-de-dorso-negro. Juergens (2013) documenta uma biodiversidade duas ordens de magnitude maior nas manchas do que a da matriz de gramíneas curtas. Juergens (2013) descreve um microecossistema funcional, com a sua própria hidrologia, microclima, microrganismos e diversidade vegetal e animal centrada nos círculos de fadas. Trata-se de um ecossistema perene num deserto efémero. A constatação de Juergens (2020) de que dois ecossistemas semelhantes, embora distintos, do círculo de fadas no Namibe derivam das actividades de duas famílias de térmitas (*Rhinotermitidae* e *Hodotermitidae*) torna-se não

apenas um exemplo fascinante de evolução parapátrica convergente como um forte apoio à origem deste fenómeno.

HIPÓTESE DE AUTO-ORGANIZAÇÃO

Investigadores das universidades da Cidade do Cabo e do Colorado testaram uma segunda hipótese. Michael Cramer e Nicole Barger (2013) propuseram que os círculos de fadas são **padrões de vegetação emergentes, auto-organizados**, resultantes da competição por recursos subterrâneos e facilitação entre gramíneas. Embora reconhecendo os possíveis papéis subsidiários das térmitas e formigas, constataram que a disponibilidade, à escala local, de azoto total, humidade do solo e recursos de precipitação estão inversamente correlacionados com o tamanho e densidade dos círculos de fadas. Descrevem a formação dos círculos sem vegetação como resultado de clareiras iniciais que se formam no interior de gramíneas clonais individuais, como a *Stipagrostis ciliata*, com *feedbacks* de facilitação de plantas maiores e com raízes fortes, com acesso a recursos hídricos mais profundos e a escoamento. Citam os modelos teóricos de apoio às suas previsões, baseados na competição pela água entre aglomerados de gramíneas e círculos de fadas vizinhos, como o mecanismo causal para as manchas despidas e o seu padrão de distribuição **excessivamente disperso** (igualmente espaçado/não-aleatório). Uma vez estabelecida uma clareira, resulta na formação de um reservatório de água e nutrientes, apoiando o crescimento de espécies de ervas maiores na periferia, como descrito por Juergens (2013). Concluem que as capacidades de campo mais baixas de carbono, azoto e humidade dos solos dos círculos de fadas, em comparação com os solos da matriz, são propriedades emergentes dos círculos, e não factores causais. A manutenção dos círculos sem vegetação pode ser facilitada pelos propágulos de gramíneas dispersados pelo vento fora dos círculos despídos, possivelmente com térmitas e formigas a contribuírem para a mortalidade das gramíneas nos círculos. Propõem, a partir dos seus estudos de campo, que a competição entre gramíneas por água e nutrientes, e *feedbacks* de facilitação positivos, sejam os motores da formação e manutenção do círculo de fadas. Não a herbivoria térmita.

Foram realizados estudos adicionais por Stephan Getzin, do Centro Helmholtz, em Leipzig, na Alemanha, com base na detecção remota, análise de padrões espaciais e modelação de vegetação (Getzin *et al.*, 2015).

Recorrendo a modelos matemáticos e a observações de campo, descrevem padrões de vegetação em larga escala, regulares e auto-organizados, impulsionados por *feedbacks* ecológicos de pequena escala que resultam da competição pela escassa água do solo, apoiando a hipótese de Cramer e Barger.

HIPÓTESE DE LIBERTAÇÃO QUÍMICA DE *EUPHORBIA*

Num outro estudo detalhado, que combina os registos químicos, fitoquímicos, históricos e a evidência de modelo espacial do sistema de informação geográfica GIS, Marion Meyer e colegas da Universidade de Pretória (Meyer *et al.*, 2020) propõem que a **hidrofobicidade** (repelência da água) dos compostos de látex da decomposição das espécies de *Euphorbia* (*E. damarana*, *E. gummifera* e, possivelmente *E. gregaria*) faz a areia dos círculos repelir qualquer água que caia no local de *Euphorbias* mortas. Como tal, os círculos são muito mais secos do que a matriz circundante dos prados. As sementes que germinam nos círculos não sobrevivem por muito tempo. Além disso, as propriedades hidrofóbicas dos círculos de fadas afectados podem concentrar a água na sua periferia, apoiando o crescimento robusto de gramíneas na faixa perene. O estudo relatou igualmente actividade fitotóxica, alelopática e antibacteriana resultante dos produtos químicos libertados pelas plantas *Euphorbia*. O que o estudo não explicou foi a presença de círculos de fadas em locais onde populações densas de espécies de *Euphorbia* estão ausentes, ou são raras, em *habitats* típicos destes círculos, como as planícies arenosas do Vale dos Rinos, no Parque Nacional do Iona. Contudo, a ausência de comunidades de *Euphorbia* nas actuais condições climáticas não impede a possibilidade de a distribuição de *Euphorbia* poder ter-se expandido e contraído com as alterações nos padrões de precipitação durante o Pleistoceno e o Holoceno. A distribuição da *Euphorbia* de hoje pode ser a consequência de mudanças nos padrões de precipitação, com locais anteriormente ocupados a reflectirem-se nos círculos de fadas actuais, mantidos por “cicatrizes” hidrofóbicas nas areias, como pegadas ecológicas do passado. Não é de estranhar que, no debate em curso sobre as origens dos círculos de fadas, Getzin *et al.* (2021) apresentem uma série de argumentos que contestam a teoria da hidrofobicidade.

HIPÓTESE DE SISTEMAS INTEGRATIVOS

Após um debate activo sobre as hipóteses de térmitas e auto-organizações, Robert Pringle e Corina Tarnita, da Universidade de Princeton, EUA (Pringle & Tarnita 2017), chegaram à conclusão de que as propostas concorrentes eram válidas; que a competição intra-específica entre animais territoriais (térmitas de areia) e *feedbacks* dependentes da escala, através da facilitação e da competição pelos recursos (plantas do deserto), pode resultar em padrões regulares na Natureza, como os círculos de fadas. Além disso, encontraram padrões multiescala nos prados do Namibe que, sugerem, só podem ser explicados pela integração de ambos os mecanismos (forragem de térmitas e competição de plantas), proporcionando, assim, uma hipótese unificadora que expressa quer o padrão quer as propriedades emergentes, como a resiliência do ecossistema a eventos de seca.

Estudos sobre a origem dos círculos de fadas facultam informação sobre o desenvolvimento do conhecimento ecológico, que embora esteja fora do âmbito deste livro se revela deveras instrutivo para o estudante. Detalhados estudos biológicos de campo, modelação ecológica, e a correspondência entre teoria e observações, seguidos de críticas e refutações, fornecem perspectivas sobre o que, à primeira vista, surge como um simples padrão de manchas sem vegetação em prados homogéneos. Os enigmáticos círculos de fadas do Namibe constituem um elegante modelo do método científico em acção e do papel da ciência impelida pela curiosidade, e não o que poderia ser tido como mais relevante do ponto de vista social.

Referências: Capítulo 3.3 Adaptações à vida no deserto do Namibe

- Cramer, M. D. & Barger, N. N. (2013). Are Namibian 'fairy circles' the consequence of self-organizing spatial vegetation patterning? *PLoS ONE*, 8, e70876.
- Getzin, S., Wiegand, K., Wiegand, T., et al. (2015). Adopting a spatially explicit perspective to study the mysterious fairy circles of Namibia. *Ecography*, 38: 1-11.
- Getzin, S., Nambwandja, A., Holch, S., et al. (2021). Revisiting Theron's hypothesis on the origin of fairy circles after four decades: *Euphorbias* are not the cause. *BMC Ecology* 21:102. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01834-5>.
- Hamilton, W. J., & Seely, M. K. (1976). Fog basking by the Namib Desert beetle *Onymacris unguicularis*. *Nature* 262: 284-285.
- Henschel, J. R., Burke, A., & Seely, M. (2005). Temporal and spatial variability of grass productivity in the central Namib Desert. *African Study Monographs Suppl.* 30: 43-56.
- Henschel, J. R., Wassenaar, T. D., Kanandjembo, A., et al. (2019). Roots point to water sources of *Welwitschia mirabilis* in a hyperarid desert. *Ecohydrology*, 12(1): e2039.
- Huntley, B. J. (2017). *Wildlife at War in Angola: The Rise and Fall of an African Eden*. Protea Book House, Pretoria.
- Juergens, N. (2013). The biological underpinnings of Namib Desert fairy circles. *Science*, 39: 1618-1621.
- Juergens, N., Vlieghe, K., Bohn, C., et al. (2015). Weaknesses in the plant competition hypothesis for fairy circle formation and evidence supporting the sand termite hypothesis. *Ecological Entomology*, 40: 661-668. DOI: 10.1111/een.12266.
- Juergens, N., Gunter, F., Oldeland, J., et al. (2020). Largest on earth: Discovery of a new type of fairy circle in Angola supports a termite origin. *Ecological Entomology*. DOI: 10.1111/een.12996
- Lovegrove, B. (1993). *The Living Deserts of Southern Africa*. Fernwood Press, Cape Town. 222 pp.
- Lovegrove, B. (2019). *Fires of Life: Endothermy in Birds and Mammals*. Yale University Press.
- Lovegrove, B. (2021). *The Living Deserts of Southern Africa*. Penguin Random House, Cape Town. 296 pp.
- Marsh, A. G. (1987). The foraging ecology of two Namib Desert harvester ant species. *South African Journal of Zoology*, 22: 130-136.
- Meyer, J. J., Schutte, C. E., Hurter, J. W., et al. (2020). The allelopathic, adhesive, hydrophobic and toxic latex of *Euphorbia* species is the cause of fairy circles investigated at several locations in Namibia. *BMC Ecology*, 20:45.
- Pringle, R. M. & Tarnita, C. E. (2017). Spatial self-organisation of ecosystems: Integrating multiple mechanisms of regular-pattern formation. *Annual Review of Entomology*, 62: 359-377.
- Schmidt-Nielsen, K. (1985). *Scaling: Why is animal size so important*. Cambridge University Press.
- Seely, M. K. (1990). Namib Ecology: 25 years of Namib research. *Transvaal Museum Monograph* 7.
- Seely, M. K., & Hamilton, W. J. (1976). Fog catchment sand trenches constructed by tenebrionid beetles, *Lepidochora*, from the Namib Desert. *Science*, 193 (4252): 484-486.
- Seely, M. K., & Louw, G. N. (1980). First approximation of the effects of rainfall on the ecology and energetics of a Namib Desert dune ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 3: 25-54.
- Seely, M., & Pallett, J. (2008). *Namib. Secrets of a desert uncovered*. Venture Publications, Windhoek.
- Tarnita, C. E., Bonachela, J. A., Sheffer, E., et al. (2017). A theoretical foundation for multi-scale regular vegetation patterns. *Nature*, 541: 398-401.

PARTE IV

CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS DOS BIOMAS E ECORREGIÕES DE ANGOLA

PARTE IV

CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS DOS BIOMAS E ECORREGIÕES DE ANGOLA

Contexto: Formas de ver o mundo: a verde, a castanho ou a preto

O famoso cientista, filósofo e explorador prussiano Alexander von Humboldt (1769-1859) foi o primeiro investigador, com vasta experiência de campo, que reflectiu sobre os padrões de distribuição da vegetação em relação a factores ambientais. Como explorador, percorreu, entre 1799 e 1804, mais de 9000 km, a pé, de canoa ou montado numa mula, através de grande parte da Venezuela, Equador, Peru e Brasil; como filósofo, foi um crítico assumido do colonialismo e da escravatura; como cientista, o seu foco no clima, determinante da forma e da função do ecossistema, influenciou o pensamento biogeográfico e ecológico durante dois séculos. Os seus pontos de vista sobre a convergência da fisionomia da vegetação e da fisiologia com o clima (Humboldt & Bonpland, 1805) foram apresentados pela investigação elegantemente detalhada de Schimper (1903), cujo trabalho continua a ser um precursor clássico para o pensamento do bioma moderno. Como forma de inspiração, o estudante rigoroso deve ler a biografia de Humboldt (Wulf, 2016).

A relação humboldtiana clima/vegetação foi incorporada na teoria ecológica do século xx pelo britânico Tansley (1935) e pelo americano Clements (1936) em conceitos de sucessão de plantas. Estes ecologistas propuseram que as mudanças graduais no ambiente fossem facilitadas por sucessivas fases na colonização e desenvolvimento das comunidades vegetais, conduzindo, em última análise, a uma comunidade **clímax**, onde o clima determina a forma e a função. Nos trópicos, e na maior parte do mundo temperado, a comunidade clímax seria uma floresta dominada por árvores. Em latitudes altas e frias, comunidades de arbustos de gramíneas curtas ou anãs seriam o clímax climaticamente determinado do processo de sucessão. De acordo com a teoria da sucessão monoclímax de Clements, o clima controla o processo e o resultado pela sua influência na disponibilidade de energia e humidade no crescimento das plantas. Os solos são determinantes

secundários da estrutura da vegetação, através da modificação da humidade e da disponibilidade de nutrientes.

O modelo clima = vegetação é ainda amplamente utilizado, embora esteja a ser energeticamente desafiado (Bond, 2005, 2019) por evidências mais amplas e novos conceitos que invocam a perturbação como um determinante-chave da forma e função da vegetação. Esta mudança de visão do mundo foi desencadeada há 60 anos por um artigo provocador de Hairston, Smith & Slobodkin (1960), referido frequentemente como a hipótese HSS. Estes autores colocaram a questão: “Por que razão o mundo é verde, e não castanho?” Sugeriram que, se a abundância de herbívoros não fosse controlada por predadores, pragas e patógenos, o mundo seria castanho, não verde – o que significa que a biomassa limitada pelo clima e a composição das plantas seriam consideravelmente reduzidas pela herbivoria.

Os críticos da hipótese HSS argumentaram que se trata de uma simplificação excessiva: a predação não é o único processo responsável por controlar os níveis de herbivoria. Devido ao seu alto teor de lignina e celulose, a maior parte das plantas torna-se indigesta para os herbívoros. Além disso, não possuem os níveis de nitrogénio essenciais para a produção de proteínas nos herbívoros. Os herbívoros, mesmo na ausência de predadores, nunca removeriam vegetação suficiente para transformar o mundo de verde luxuriante em castanho acinzentado. Com efeito, a investigação demonstrou que, em média, os herbívoros removem uma ínfima percentagem da produção primária líquida dos ecossistemas terrestres. A capacidade dos herbívoros para moldarem biomas é limitada a alguns casos especiais. Como tal, o mundo é verde, não castanho.

Bond (2005) ampliou o debate destacando o papel fundamental do fogo em grande parte do globo. Reconheceu três mundos (Figura 4.0.1):

- Um mundo verde em que a vegetação é determinada pelo clima.
- Um mundo castanho onde a vegetação é moldada por herbívoros.
- Um mundo negro em que o fogo regula a cobertura proporcional de árvores e gramíneas nas paisagens.

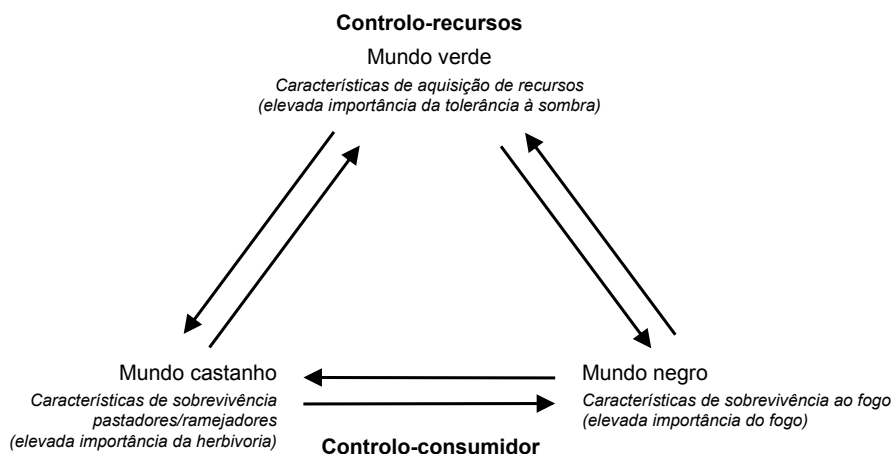


Figura 4.0.1 Uma visão multicolorida do mundo. Angola tem exemplos dos três mundos hipotéticos – extensos mosaicos de savanas místicas controladas pelo fogo (mundo negro), savanas áridas controladas por herbívoros (mundo castanho), e florestas húmidas controladas por recursos (mundo verde). A partir de Bond (2005). *Journal of Vegetation Science*, 16: 261-6.

Os três “mundos” podem coexistir numa dada paisagem, dependendo das condições, dos recursos e da perturbação. Cada um desses mundos desenvolveu características funcionais distintas em resposta a factores como o clima, a herbivoria e o fogo. Examinaremos estas características na apresentação dos biomas de Angola que se seguem. Essas características incluem, respectivamente, tolerância à sombra em florestas, tolerância ao pastoreio em savanas áridas, e tolerância ao fogo em savanas místicas. Em Angola, o mundo verde é o do bioma floresta húmida de Cabinda e da escarpa; o mundo castanho inclui a savana árida e o deserto do sudoeste, e o mundo negro as savanas místicas e bosques do planalto. A biota de cada um dos mundos desenvolveu características adaptativas para sobreviver, crescer e reproduzir-se dentro das restrições do seu ambiente. Os biomas e ecossistemas de Angola serão descritos em relação a este modelo de diversidade de recursos e regimes de perturbação.

Referências: Parte IV Características ecológicas dos biomas e ecorregiões angolanos

- Bond, W. J. (2005). Large parts of the world are brown or black: a different view on the 'Green World' hypothesis. *Journal of Vegetation Science*, 16: 261-6.
- Bond, W. J. (2019). *Open Ecosystems: Ecology and Evolution Beyond the Forest Edge*. Oxford University Press, Oxford. 191 pp.
- Clements, F. E. (1936). Nature and Structure of the Climax. *Journal of Ecology*, 24: 252-284.
- Hairston, N. G., Smith, F. E., & Slobodkin, L. B. (1960). Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, 94(879): 421-5.
- Humboldt, A. von, Bonpland, A. (1805). *Essai sur la geographie des plantes; accompagne d'un tableau physique des regions equinoxiales*. Paris, France: Levrault, Schoell et Compagnie.
- Tansley, A. G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- Wulf, A. (2015). *The invention of nature: Alexander von Humboldt's New World*. Knopf. 496 pp.

CAPÍTULO 4.1

O BIOMA DE FLORESTA HÚMIDA GUINÉU-CONGOLESA

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *O que constitui uma floresta húmida;*
- *Qual a razão de algumas percepções de idade, diversidade, estabilidade e integridade das florestas húmidas serem enganosas;*
- *Que mudanças ocorreram desde a evolução das florestas húmidas africanas que se estendiam das costas do Atlântico ao oceano Índico;*
- *Por que razão África representa a “excepção” em termos de diversidade de árvores da floresta húmida?*
- *Que espécies de vertebrados caracterizam as florestas húmidas guinéu-congolesas e como separam as suas necessidades de recursos.*

Contexto: Perspectivas globais e continentais sobre florestas húmidas

As florestas húmidas representam o pico global da diversidade biológica. O bioma floresta húmida tem mais espécies e ecorregiões do que qualquer outro na Terra. Cobrindo apenas 14% da área terrestre, este bioma suporta, pelo menos, 50% das espécies vegetais e animais conhecidas do mundo, restando ainda outro para ser descoberto (Dinerstein *et al.*, 2017). A área actual de florestas húmidas africanas é de cerca de 2,3 milhões de km². O maior bloco de floresta, cobrindo 1,8 milhões de km², encontra-se na bacia do Congo (Figura 4.1.1), com uma vasta área semelhante (2,5 milhões de km²) de mosaicos floresta/savana em torno do bloco florestal fechado. A bacia do Congo contém a segunda maior extensão contínua de floresta húmida do planeta, depois do bloco ligeiramente maior da bacia amazónica.

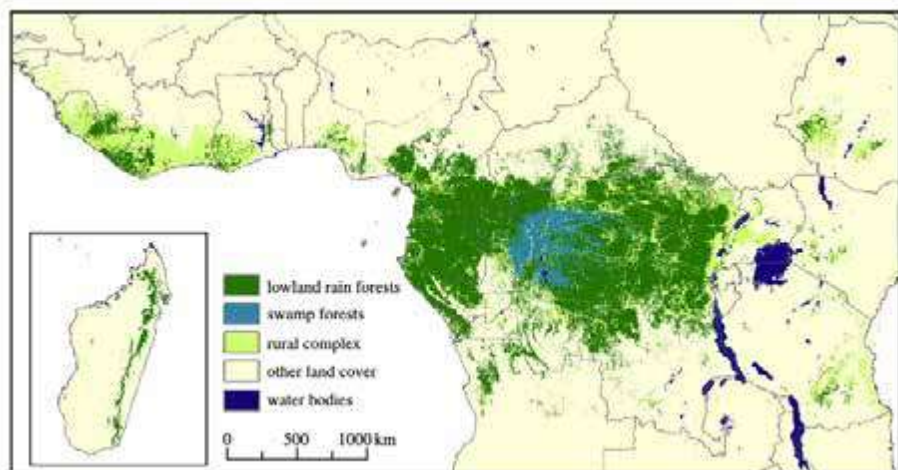


Figura 4.1.1 Distribuição espacial das florestas húmidas africanas. A partir de Mayaux *et al.* (2013). *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 368: 1625. Creative Commons, Atribuição Licença 3.0.

DEFINIÇÃO

A definição clássica de **floresta húmida** é o breve diagnóstico de Schimper (1903): “Floresta perene, de carácter hidrófilo, com pelo menos 30 m de altura, mas, em geral, muito mais alta, rica em trepadeiras de caule grosso e em epífitas lenhosas e herbáceas.” A isto, pode-se acrescentar: “As espécies lenhosas dominam tudo menos a vegetação rasteira escassa, e a riqueza de espécies de árvores por ha excede a de qualquer outro bioma. As árvores são altas, de caule recto e sem ramificações até aos primeiros 20-30 m, chegando muitas vezes a atingir 60 m, destacando-se numa canópia fechada aos 30-50 m” (Richards, 1952). Ambas as definições são apropriadas para as florestas húmidas do norte de Angola.

Whitmore (1998), no seu confiável e abrangente livro sobre florestas húmidas, faz a distinção entre florestas **sempre-verdes e sempre húmidas** (perúmidas), com mais de 100 mm de chuva a cair durante todos os meses do ano, e florestas **semiperenes sazonalmente secas** (monções), com períodos anuais regulares de *stress* hídrico. Além destes dois tipos de **floresta seca** (terra firme), extensas áreas de **florestas palustres** ocupam um terço da bacia do Congo, e as margens delimitadas de algumas galerias florestais dos afluentes do Congo, no norte de Angola.

Os três tipos de floresta são florestas de copas altas e cerradas, encontradas nos três continentes tropicais. A evolução convergente produziu

respostas semelhantes às condições ambientais, com formas de vida e fisionomia muito semelhantes, apesar de se verificarem muito poucas ligações florais ou faunísticas abaixo do nível familiar. Em África, a floresta húmida de baixa altitude sempre húmida encontra-se nos Camarões, Guiné Equatorial e Gabão. A maior parte das florestas húmidas de África pertence a formações florestais fechadas sazonalmente secas, que passam, pelo menos, dois meses com pouca ou nenhuma precipitação, mantendo, no entanto, níveis elevados de humidade durante grande parte dos períodos secos.

A diversidade e a produtividade excepcionais destas florestas resultam da coincidência de chuvas abundantes, regulares e fiáveis, e de elevados níveis de radiação solar. A riqueza biológica das florestas húmidas atraiu, durante séculos, descrições e percepções românticas de diversidade, estabilidade, e da condição prístina do bioma. Contudo, a riqueza biológica da floresta húmida não é compartilhada igualmente entre os trópicos. A idade e a estabilidade das florestas húmidas variam muito, e estudos paleoecológicos recentes demonstram que o impacto das comunidades humanas na dinâmica das florestas húmidas tem sido muito maior, abrangendo um período muito mais longo do que anteriormente se julgava – especialmente em África.

DIVERSIDADE COMPARATIVA

Os conceitos de diversidade e endemismo são fundamentais para a compreensão da estrutura e dinâmica dos ecossistemas, conforme discutido detalhadamente no Capítulo 3.1.2. Em termos de diversidade botânica, o inventário global de plantas vasculares é agora de 384 000 espécies (Raven *et al.*, 2020).

- A **região afrotropical** (África a sul do Saara, incluindo Madagáscar, mas excluindo a África do Sul temperada), com uma área de 22,6 milhões de km², alberga 30 000 espécies vegetais;
- A **região neotropical** (América do Sul e Central), que se estende por 19,2 milhões de km², tem 118 000 espécies documentadas;
- O Sudeste Asiático e a Australásia (a região do **Indo-Pacífico**), com uma área de 5,7 milhões de km², albergam cerca de 50 000 espécies autóctones de plantas vasculares.

Em termos de riqueza de espécies vegetais, a floresta húmida africana é, assim, praticamente quatro vezes mais pobre do que os Neotrópicos, uma região com uma área idêntica. Estas disparidades levaram o pioneiro da ecologia moderna das florestas húmidas, o botânico britânico Paul Richards (1908-1995), a descrever África como “exceção” devido à sua baixa diversidade de árvores em comparação com as florestas húmidas dos Neotrópicos e do Indo-Pacífico (Richards, 1973).

Estudos recentes apoiam a descrição de Richards. Uma contagem global de **espécies de árvores** de florestas tropicais estimou um total entre 40 000 e 53 000 espécies, com 19 000 a 25 000 espécies tanto nos Neotrópicos como no Indo-Pacífico, mas apenas 4500 a 6000 na África tropical (Slik *et al.*, 2015). O contraste entre os trópicos e as floras temperadas do Norte é, aqui, digno de registo. A diversidade arbórea das florestas húmidas é oito vezes maior do que a dos números combinados dos biomas boreal, temperado e floresta de coníferas da **região paleártica** da Eurásia, que abrange uma área duas vezes maior do que a do bioma de florestas húmidas. A Europa temperada conta apenas com 124 espécies de árvores – menos do que o número médio de espécies de árvores por ha na maioria dos ecossistemas de florestas húmidas.

No que respeita a lagartos e cobras, a baixa diversidade de espécies dos afrotrópicos é semelhante à das plantas floríferas, mas os mamíferos, especialmente os primatas, são mais ricos em espécies em África do que em qualquer outro lugar. Não obstante a relativa escassez de espécies de florestas húmidas africanas, em comparação com as outras duas regiões já referidas, é, no entanto, extremamente rica em espécies quando comparada com outros biomas e ecorregiões africanas, com exceção dos dois *hotspots* botânicos globais extremos – o *fynbos* do Cabo e os biomas de suculentas do Karoo.

ESTÁVEL OU INSTÁVEL?

Uma percepção popular é que a floresta húmida africana é um bioma antigo que permaneceu inalterado por milhões de anos. Contudo, estudos paleoecológicos mostraram que as florestas húmidas africanas passaram por uma aridificação severa durante os períodos frio/seco do Pleistoceno. Ao longo da sua longa história, as florestas húmidas africanas têm existido quer como uma faixa contínua de floresta fechada, estendendo-se da

costa oeste para leste do continente durante os períodos quentes/húmidos, quer em blocos fragmentados durante períodos frios/secos que registaram uma sazonalidade acentuada. Isto poderia explicar a relativa escassez de espécies das florestas guinéu-congolesas em comparação com as florestas neotrópicas e indo-pacíficas, que não sofreram episódios áridos tão agudos. No entanto, centros de elevada riqueza de espécies e endemismo são encontrados actualmente em áreas amplamente separadas da floresta húmida africana. Foram inúmeras as explicações apresentadas para justificar os padrões actuais. Revistas por Moritz *et al.* (2000), Weber *et al.* (2001), Hardy *et al.* (2013), Maley (2018) e Couveur *et al.* (2020), encontram-se resumidas seguidamente.

- A especiação **alopátrica** (em que populações da mesma espécie ficam geograficamente isoladas) ocorreu em fragmentos isolados, aumentando assim a riqueza de espécies e endemismo dentro do ambiente das florestas sobreviventes (aumentando a diversidade alfa de cada mancha e, como tal, aumentando a diversidade beta em toda a região). As florestas serviram de importantes centros de diversificação (berços evolutivos), parecendo ilhas num mar de savana em expansão (hipótese de refúgios do **Pleistoceno**, Figura 4.1.2).
- Uma explicação alternativa para os centros de riqueza e endemismo é o de representarem locais estáticos onde as espécies se acumularam devido a taxas de extinção baixas e a taxas de especiação moderadas, acumulando tanto as antigas (**paleo-**) como as novas (**neoendémicas**). Estas espécies sobreviveram como populações relíquias (hipótese de **museu evolutivo**) durante episódios frios/áridos (Fjeldsø & Lovett, 1997; Huntley *et al.*, 2019).
- Em áreas de elevada diversidade ambiental, como escarpas, a especiação gradiente (**parapátrica**) dominou (até mesmo na ausência de isolamento geográfico) em zonas onde factores ecológicos e comportamentais facilitaram a especiação (Smith *et al.*, 1997).

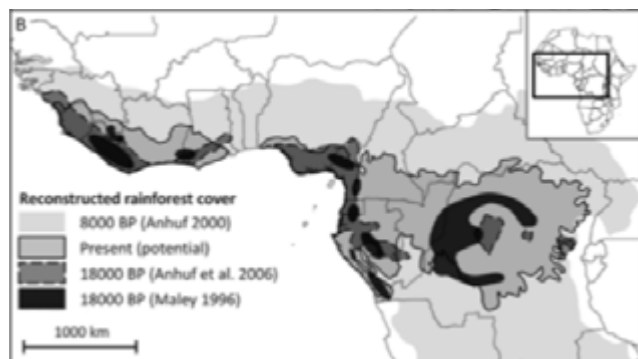


Figura 4.1.2 Alterações hipotéticas de áreas de distribuição no Pleistoceno Superior, indicando refúgios principais (a preto). A partir de Hardy *et al.* (2013). *Comptes Rendus Geoscience* 345: 284-296.

Actualmente, as florestas húmidas de África estão distribuídas em três áreas principais: a maior, na África Central, com manchas fragmentadas na África Ocidental e Oriental. Os blocos oeste e central, que abrigam cerca de 8000 espécies de plantas, das quais cerca de 80% são endémicas, são definidos como o Centro Regional de Endemismo **guinéu-congolês** por White (1979, 1983). Inclui três subcentros: Alta Guiné, Baixa Guiné e Congolia, cada um com floras endémicas distintas (Figura 4.1.3). Tanto a Alta como a Baixa Guiné são conhecidas pelo elevado endemismo. A Baixa Guiné é reconhecida pela sua elevada riqueza de espécies, contando só o Gabão com mais de 4700 e, com toda a probabilidade, mais de 6000 espécies vegetais.



Figura 4.1.3 Subdivisões florestais e topografia guinéu-congolesas. A partir de Hardy *et al.* (2013). *Comptes Rendus Geoscience* 345: 284-296.

As florestas húmidas da Alta Guiné da África Ocidental estão separadas dos outros dois subcentros guinéu-congoleses por um corredor árido conhecido como **corredor Togo-Daomé** (Dahomey Gap), que se estende para norte da costa do golfo da Guiné, através do Benim e do Togo. Este corredor tem existido, de forma intermitente, como uma faixa de savana aberta desde há

muitos milhões de anos, fechando durante vários períodos quentes/húmidos. É importante reconhecer que as florestas húmidas africanas foram sujeitas, ao longo da sua história, a repetidas e extensas mudanças climáticas e a eventos tectónicos. Fluxos de expansão e contracção da floresta continuam até à data, tendo sido aberto durante os últimos 3000 anos o **corredor Togo-Daomé**. Durante os períodos de contracção florestal, centros de diversidade florestal e endemismo sobreviveram dentro dos refúgios.

STATUS PRÍSTINO OU TRANSFORMADO?

A percepção de longa data de que grande parte das florestas húmidas africanas permanecem intactas tanto na sua estrutura original como na composição florística, livre de impactos humanos, tem sido desafiada por estudos feitos em muitos países da África Ocidental e Central. Evidências de estudos paleoecológicos, arqueológicos e filogenéticos e demográficos de plantas, e da análise de depósitos de carvão vegetal, demonstraram uma longa história de transformação florestal através de actividades agrícolas (Maley, 2018). Como tal, não são apenas as oscilações climáticas que explicam a dinâmica das florestas húmidas africanas. As florestas guinéu-congolesas foram ocupadas durante milénios por seres humanos, como caçadores-recolectores, e, nos últimos dez mil anos (o Holoceno), como agricultores. O impacto destes primeiros lavradores e fundidores de ferro foi concentrado localmente, mas os locais de antigas aldeias encontram-se dispersos por uma vasta região. As florestas que sofreram perturbação acabaram por regressar à estrutura física original, mesmo que a composição das espécies tenha sido dominada durante muitas centenas de anos por espécies pioneiras, como os membros das Fabaceae e Combretaceae. Espécies pioneiras de géneros de crescimento rápido e tolerantes ao sol, como a *Cynometra*, *Erythrophleum*, *Gilbertiodendron* e *Julbernardia*, formam populações monoespecíficas que persistem por muitos séculos, marcando a posição de antigas povoações humanas (Hart, 2001). O uso controlado do fogo pelo *Homo sapiens*, que data de há 150 000 anos, tornou-se um factor cada vez mais importante na dinâmica dos ecossistemas, não apenas nas savanas, mas também na mudança dos padrões de distribuição da floresta húmida em África.

Durante os tempos modernos, particularmente ao longo do século passado, as florestas húmidas de Angola sofreram sucessivas vagas de

perturbação, primeiro pela introdução do cultivo comercial de café *Coffea canephora*, durante a era colonial, depois pela extracção comercial de madeira, e, mais recentemente, pela **desflorestação** para o cultivo de bananas, mandioca e outras safras destinadas a serem vendidas. A captura de animais selvagens por causa do comércio de carne de caça resultou igualmente numa composição faunística desigual de certas espécies de mamíferos, aves e répteis. Como consequência, muitas florestas angolanas perderam a sua estrutura faunística e fisionómica típica. O conceito de **florestas vazias** (Redford, 1992) aplica-se cada vez mais às florestas angolanas, onde uma grande diversidade de espécies animais são capturadas ou abatidas para os mercados locais. Florestas altas e multiestrato foram transformadas em balcados regeneradores curtos, densos, dominadas por espécies pioneiras e, em muitas áreas, por espécies **exóticas invasoras**, como a árvore de crescimento rápido *Inga vera* e o arbusto denso *Chromolaena odorata*.

Como veremos, as florestas húmidas são altamente diversificadas, fortemente dinâmicas e com muito ainda por descobrir.

AS FLORESTAS HÚMIDAS GUINÉU-CONGOLESAS DE ANGOLA (Ecorregiões 1, 2, 3)

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- O que caracteriza os cinco diferentes grupos de florestas húmidas guinéu-congolesas de Angola;
- De que modo a topografia interage com os processos oceânicos e atmosféricos para produzir áreas de elevada precipitação adequadas ao crescimento de árvores de floresta húmida;
- De que modo a rica composição florística das florestas húmidas de Angola é influenciada pelo acesso à luz e posição dentro do solo, sub-bosque e estrato canopial;
- Que processos criam a padronização em pequena escala e a dinâmica da estrutura e composição florestal;
- De que modo uma grande diversidade de animais e plantas usa os múltiplos estratos da floresta húmida.

4.1.1 Definição e distribuição

Em Angola, o maior bloco de floresta húmida **perene** – a **pluviisilva** de Gossweiler e Mendonça (1939) – encontra-se nas encostas mais altas e húmidas viradas a oeste do Alto Maiombe, em Cabinda. Na maior parte de Angola, as florestas húmidas foram reduzidas pela desflorestação a pequenos blocos de florestas **semiperenes** e **semicaducifólias** em colinas e escarpas viradas a oeste, fortemente influenciadas por nuvens orográficas, e raramente a mais de 200 km da costa. Variando em altitude de locais a 150 m nas colinas costeiras de Cabinda, as florestas húmidas encontram-se até aos 1200 m. A distribuição das Ecorregiões 1-3 é indicada nas Figuras 1.2.3-1.2.5.

As florestas húmidas guinéu-congolesas de Angola dividem-se em cinco grupos:

- Em primeiro lugar, estão as florestas do Maiombe de Cabinda (Ecorregião 1; Figuras 1.2.1 e 4.1.4). Estas estão rodeadas pela transição brusca das florestas húmidas para as savanas mésicas de capins altos da bacia do Congo (Ecorregião 2).
- Em segundo lugar, estão as florestas das montanhas e escarpas entre os rios Congo e Cuanza (as florestas da escarpa do norte). Estas incluem as florestas das serras da Canda e do Mucaba, no Zaire, a serra Pingano, no Uíge, e as florestas de Dembos e Cazengo no Cuanza Norte. Estas florestas pertencem floristicamente à Ecorregião 1, e ocorrem dentro da extensa matriz da floresta do Congo ocidental/mosaico de savana (Ecorregião 2).
- Em terceiro lugar, estão as florestas da escarpa central entre os rios Cuanza e Coporolo e incluem as florestas de tamanho moderado Amboim/Gabela e Seles/Cumbira, no Cuanza Sul. Estas florestas, que também pertencem à Ecorregião 1 e que se enquadram numa matriz de prados, savanas e bosques – as savanas da escarpa angolana (Ecorregião 6).
- Em quarto lugar, para sul, desde os rios Coporolo até ao Cunene, apenas são encontrados fragmentos isolados de floresta húmida, com elementos guinéu-congoleses ao longo da escarpa sul, perto de Chongoroi e

na base da serra da Chela. Quase todas estas florestas húmidas foram extensivamente transformadas e fragmentadas, restando poucas comunidades florestais sem o efeito de perturbação. Enquadram-se na Ecorregião 6 e aguardam investigação.

- Finalmente, por todo o norte de Angola, as galerias florestais hidrófilas, dominadas por espécies guinéu-congolesas, seguem as partes superiores dos afluentes da bacia do Congo, em Malange e Lunda Norte, de 600-1200 m (Figuras 4.1.5 e 4.1.6). Situam-se dentro da floresta ocidental e meridional do Congo/mosaicos da savana (Ecorregiões 2 e 3).

As Ecorregiões 2, 3 e 6 são descritas no Capítulo 1.2. Aqui focamo-nos nas características e dinâmicas da Ecorregião 1: as florestas húmidas guinéu-congolesas de Angola.



Figura 4.1.4 Canópia da floresta húmida guinéu-congolesa no Parque Nacional do Alto Maiombe, Cabinda. É de notar o tronco recto de uma floresta emergente à esquerda, e a canópia desfeita em primeiro plano.



Figura 4.1.5 Galeria florestal guinéu-congolesa a penetrar em bosques de *Brachystegia zambezianus* na floresta do sul do Congo/ mosaico de savana da Lunda Norte. É de notar a fronteira nítida entre floresta e savana.

Figura 4.1.6 Floresta palustre de *Mitragyna* na margem do rio Luele, Lunda Norte.

4.1.2 Clima e microclima: o papel do nevoeiro (*cacimbo*) e da sombra

Em todo o mundo, o clima das florestas húmidas angolanas é típico das margens mais secas de florestas húmidas sazonais ou de monções. A topografia local tem uma forte influência na precipitação recebida. Em geral, a precipitação aumenta com a altitude ao longo da escarpa angolana,

mas diminui de norte a sul. A temperatura do ar é quente, mas não excessivamente (Tabela 4.1.1). Nunca faz frio, com temperaturas médias mensais geralmente acima dos 18 °C. As florestas de Cabinda passam por duas estações secas, como ilustrado na Figura 2.2.9. Há breves períodos sem chuva durante os meses quentes de Dezembro a Fevereiro, e um período frio quase sem chuva de Junho a Agosto. Mais a sul, as florestas de Pingano, Gabela e Cumbira têm um único período seco, mas mais longo, de Junho a meados de Setembro. Os impactos dos períodos secos diferem entre as estações quente/seca e fria/seca, e de um ano para o outro, e não se reflectem efectivamente nos dados médios ao longo de muitos anos, como usado em dados climáticos e em diagramas. É importante notar que, em ecologia, os **extremos** são mais importantes do que as **médias**. O número de espécies caducifólias aumenta a sul em proporção à intensidade das estações secas.

O principal factor a determinar a diferença entre os períodos quente/seco e frio/seco é a exposição à radiação solar directa e, consequentemente, a evapotranspiração. A meio do Verão, os frequentes períodos sem nuvens entre trovoadas causam altas taxas de evaporação do solo e da superfície das plantas. A humidade do ar diminui acentuadamente. Durante o Inverno frio/seco, as taxas de evaporação são reduzidas devido à presença quase contínua de nuvens baixas, estratiformes, o “*cacimbo*” enevoadado que caracteriza a faixa costeira e a escarpa de Angola. Apesar da ausência de chuva, a humidade do ar é mais elevada nos meses “secos” de Julho e Agosto do que a meados do Verão. A frequência de estratos, especialmente em áreas mais elevadas da escarpa, faz com que o termo “florestas húmidas de nevoeiro” lhes seja conferido por Barbosa (1970). Essas nuvens não precipitam chuva, mas as árvores sempre-verdes podem captar a elevada humidade das névoas no interior das suas copas. Este processo foi particularmente importante durante os períodos áridos do Pleistoceno, ao permitir que as florestas persistissem ao longo da escarpa, actuando como refúgio para as espécies florestais das planícies. As interacções oceânicas e atmosféricas da corrente de Benguela, e do anticiclone do Atlântico Sul, na formação das nuvens estratos, em especial durante o Inverno, são descritas no Capítulo 4.5.3.

Tabela 4.1.1 Dados climáticos para estações dentro da floresta húmida guinéu-congolesa. Precipitação média anual (PMA), temperatura média anual (TMA) e temperaturas médias mensais para os meses mais quentes e frios.

Estação	Província	Altitude (m)	PMA (mm)	TMA (°C)	Mês mais quente (°C)	Mês mais frio (°C)
Belize	Cabinda	250	1612	25,2	27,1	21,5
Buco Zau	Cabinda	350	1346	24,6	27,0	20,3
Uíge	Uíge	824	1586	22,4	23,7	19,6
Golungo Alto	Cuanza Norte	639	1488	24,3	26,6	21,8
Gabela	Cuanza Sul	1099	833	19,8	21,6	15,9

Uma das propriedades emergentes importantes das florestas é o microclima que criam, colectivamente, abaixo das suas copas fechadas. Acima da canópia, o microclima não difere muito de um campo aberto ou de uma grande clareira, o que é bem diferente do microclima do solo. No exterior da canópia, a velocidade do vento é maior, a temperatura do ar é mais quente e a humidade relativa do ar é menor. Abaixo da canópia, não só o ar é ameno, fresco e húmido, como o clima brando é significativamente diferente do da canópia florestal ou do de uma floresta aberta. A principal diferença é a quantidade de radiação fotossinteticamente activa (PAR) que atinge as plantas subterrâneas. Apenas 2% do PAR recebido no topo canópia atinge o solo, e a maior parte é recebida como “**manchas solares**” – os finos feixes de luz solar que brilham através de pequenas aberturas na copa. Quanto maior a abertura, maior o impacto dessas manchas nas plantas e no solo do sub-bosque, podendo ser responsáveis por 70-80% da energia solar que chega ao fundo da floresta. Grandes aberturas podem resultar na secura e aquecimento do solo, promovendo a germinação de sementes de espécies pioneiras. Essas espécies precisam de luz solar total e de elevados níveis de PAR para germinação, estabelecimento de sementeiras e rápido crescimento de plântulas, que não tardam a superar qualquer espécie clímax que possa germinar nas clareiras. Algumas destas espécies, como a *Entandrophragma utile* do Maiombe, podem germinar na sombra, mas no espaço de um ano precisam de luz total. Os pioneiros de crescimento mais rápido mantêm-nas a maior parte das vezes à sombra, acabando por matá-las. Grande parte da floresta húmida sobrevivente de Angola é composta actualmente por espécies pioneiras, resultado de mais de um século de

perturbações das práticas florestais e agrícolas. Estas florestas regeneradoras são denominadas **florestas secundárias**.

4.1.3 Estrutura fisionómica

À distância, a floresta húmida apresenta uma aparência escura, sombria, quase monótona. Mas a floresta húmida é apenas visualmente monótona. É excepcionalmente diversificada, tanto na sua estrutura vertical em multicamadas (**estratificação**) como na rica diversidade de espécies arbóreas que constituem a sua composição florística. A estratificação das florestas húmidas determina tanto a estrutura da comunidade como as condições microclimáticas, como luz, temperatura e humidade. As camadas verticais (**estratos**) começam no solo, compreendendo uma vegetação rasteira escassa de arbustos, plantas herbáceas, algumas gramíneas e árvores jovens de espécies de copa. A folhagem morta é escassa. A floresta madura é facilmente atravessada a pé. É apenas nas margens, ao longo dos rios, ou onde a queda de árvores ou a perturbação humana destruiu a canópia e permitiu a penetração de luz, que a vegetação rasteira se torna densa e impene-trável. Aqui as **trepadeiras** são abundantes, espessas e formam grandes espirais que avançam até a canópia da floresta. As **epífitas** incluem formas arbustivas ou herbáceas, incluindo orquídeas, fetos, musgos abundantes e muitas figueiras **estranguladoras** com raízes até ao chão. Algumas grandes epífitas, como os fetos *Asplenium* e *Platyserium*, criam húmus e armadilhas de água da chuva que servem de *habitat* para rãs e mosquitos.

As florestas húmidas têm normalmente três estratos de árvores, além das camadas de árvores jovens e de espécies herbáceas. A estratificação da floresta húmida é mais bem descrita por meio de diagramas de perfil, que facultam uma amostra da secção transversal da floresta (Figura 4.1.7). Cada estrato sucessivo compreende espécies que raramente avançam acima da altura do estrato, formando copas por camadas em alturas sucessivas acima do solo. A progressão não é uniforme e não é facilmente identificada sem desenhar uma série de diagramas de perfil. Acima da canópia superior, erguem-se árvores **emergentes** de grande porte. As copas das árvores são muitas vezes estreitas, embora as árvores emergentes possam ter copas de até 40 m de diâmetro, como as das *Entandrophragma utile* e *Piptadeniastrum africanum*. As plantas de cada estrato têm diferentes

requisitos microclimáticos (luz, temperatura, humidade) e servem de **habitat** para comunidades animais adaptadas a condições ambientais especiais, disponibilidade de alimento e abrigo e mobilidade.

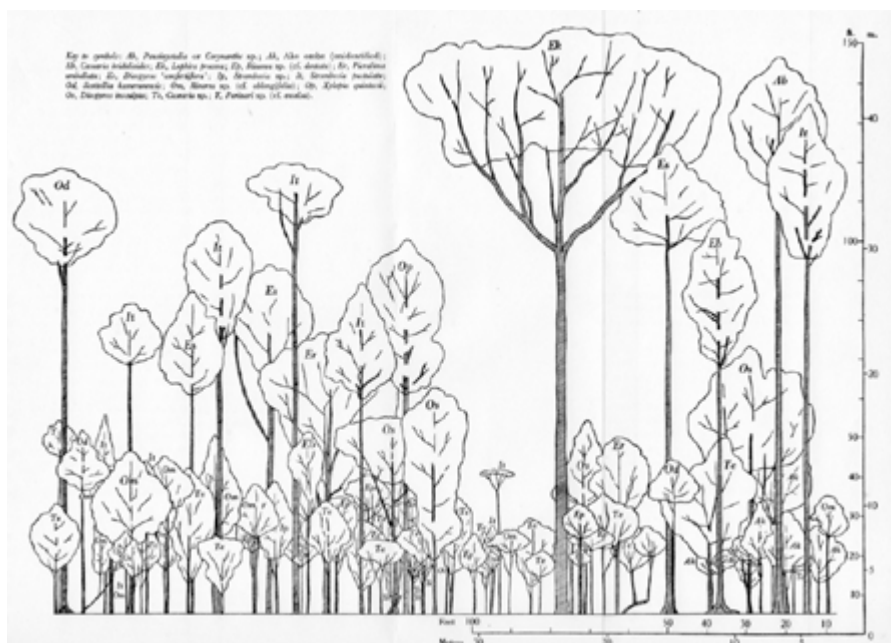


Figura 4.1.7 Diagrama de perfil da floresta primária na Reserva Florestal de Shasha, Nigéria. A partir de Richards (1939). *Journal of Ecology*, 27: 1-61.

As árvores maiores têm normalmente **contrafortes** (Figura 4.1.8), a casca é, em geral, fina e lisa, ao contrário da casca dura e resistente ao fogo das árvores da savana méstica. As folhas são uniformemente grandes (simples ou compostas), verde-escuras, coriáceas, com margens inteiras. A maioria tem **drip-tips**, folhas acuminadas que facilitam o escoamento rápido da água (Figura 4.1.9). É sugerido que as pontas alongadas reduzem o crescimento de **epífilos** – jardins minúsculos de cianobactérias, algas verdes, briófitas, líquenes e fetos translúcidos que crescem nas superfícies das folhas de árvores do sub-bosque, reduzindo a sua eficácia fotossintética. As flores são geralmente pequenas, discretas e mantidas nos ramos mais altos das copas ou, em muitos casos, decorrentes directamente da casca, uma característica conhecida como **cauliflora**.



Figura 4.1.8 Cultivo de café "robusta" *Coffea canephora* abaixo da canópis da floresta húmida em N'dalatando, no Cuanza Sul. É de notar os grandes contrafortes nas árvores *Ceiba pentandra*, indicados pela pessoa que vemos ao lado da base da árvore que se encontra à direita na fotografia. Estes contrafortes largos sustentam árvores nos solos superficiais das florestas húmidas.

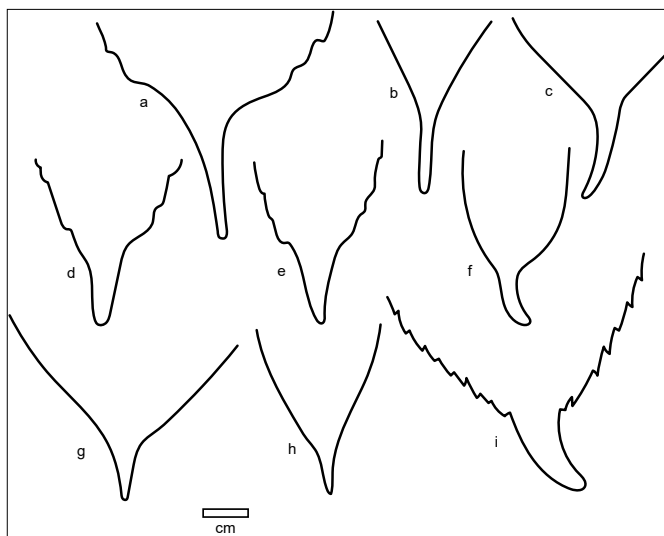


Figura 4.1.9 Drip-tips de folhas de árvores da floresta húmida, Reserva Florestal de Ngoye, África do Sul. A partir de Huntley (1965). *Journal of South African Botany*, 31: 177-205.

4.1.4 Ciclos de crescimento da canópis florestal

As florestas estão em constante fluxo. O conhecimento da dinâmica da floresta ajuda a explicar a sua história. Dois termos usados pelos ecologistas florestais podem ser confusos para os estudantes e carecem desde logo de explicação:

- A **floresta primária** refere-se a florestas antigas, sem perturbação significativa, com espécies de crescimento lento e tolerantes à sombra. As florestas primárias são frequentemente referidas como florestas **clímax** ou **prístinas**.
- A **floresta secundária** refere-se a florestas relativamente jovens, regeneradoras, em locais que foram transformados devido a danos causados por tempestades ou pelo abate para extracção de madeira ou, ainda, pela agricultura. A floresta secundária compreende espécies de crescimento rápido e intolerantes à sombra.

A perturbação da floresta primária madura desencadeia o desenvolvimento de espécies pioneiras de floresta secundária, tolerantes ao sol, capazes de persistir por décadas, sendo gradualmente substituídas por espécies clímax, tolerantes à sombra, capazes, por sua vez, de persistir por séculos, antes que eventos humanos ou naturais abram a canópia e permitam que pioneiros tolerantes ao sol entrem novamente na comunidade.

A dinâmica de longo prazo das florestas húmidas da África, tanto em escalas espaciais continentais como em escalas de tempo geológico, foi discutida na introdução deste capítulo. Aqui vamos considerar as mudanças na estrutura e composição da floresta em escalas temporais de alguns anos a séculos (a expectativa de vida de algumas gerações de espécies de árvores clímax), e em escalas espaciais que variam de clareiras, devido à queda de árvores, a alguns hectares de manchas de perturbação causadas por ciclones, deslizamentos de terra ou actividades humanas. Estes processos constituem o ciclo de crescimento da canópia florestal, também conhecido como dinâmica da **fase de clareira** florestal (*gap-phase dynamics*). O processo de perturbação/regeneração tem três fases: a fase de ruptura, a fase de construção e a fase de maturação do ciclo de crescimento. Juntas, estas fases resultam no mosaico de diferentes idades e composição que caracteriza a floresta húmida.

CONTRASTES ENTRE AS ESPÉCIES PIONEIRAS E AS HISTÓRIAS DE VIDA DAS ESPÉCIES CLÍMAX

Após a perturbação de uma floresta, a mancha aberta criada é colonizada por espécies **pioneiras** que, geralmente, apresentam amplas áreas geográficas e amplitudes ecológicas. As espécies pioneiras necessitam de luz

(**heliófilas**) e têm um grupo de características que as distinguem das espécies **clímax** tolerantes à sombra. Estas características incluem a produção de sementes pequenas, mas abundantes, com mecanismos eficientes de dispersão que atingem uma longa distância das árvores progenitoras. As sementes das espécies pioneiras são capazes de dormência e de armazenamento a longo prazo, como bancos de sementes no solo. As sementes, que germinam apenas em clareiras florestais iluminadas pelo sol, produzem massas de plântulas com taxas de crescimento rápido e esperança de vida curta. As espécies arbóreas pioneiras têm copas largas, amplas, preenchendo rapidamente a clareira florestal. Atingem a maturidade no espaço de poucos anos e começam logo a produzir sementes ainda mais abundantes.

As espécies clímax possuem, basicamente, as características opostas, embora um contínuo de intermediárias possa ser encontrado à medida que o processo de sucessão de plantas avança, muitas vezes ao longo de séculos, de florestas que sofreram perturbação para a composição de comunidades clímax. Mas as florestas secundárias são facilmente identificadas por um conjunto de espécies **indicadoras**, poucas em número, que formam florestas secundárias com baixa diversidade de espécies. Em Cabinda, e em grande parte da escarpa angolana, estas incluem espécies de *Anthocleista*, *Ceiba*, *Macaranga*, *Maesopsis*, *Milicia*, *Musanga*, *Ricinodendron*, *Spathodea*, *Terminalia* e *Trema*.

As espécies clímax que são exigentes em matéria de sombra (**esciófilas**) contam com os animais para dispersarem as suas sementes, germinando com plântulas que se estabelecem sob a canópia de espécies pioneiras. E persistem como plântulas até que uma pequena clareira seja criada na canópia, geralmente por queda de galhos ou morte de árvores, permitindo a entrada de manchas solares. As plântulas das espécies clímax, conduzidas por um rebento apical, erguem-se como lanças à sombra dos estratos inferiores, emergindo em direcção ao sol e fazendo sombra às espécies pioneiras que dele necessitam. Há, assim, uma substituição cíclica de espécies pioneiras dependentes do sol, e de espécies clímax tolerantes à sombra, no processo de formação de clareiras, germinação de sementes, crescimento de plântulas e ocupação da canópia.

As sementes das espécies clímax são, habitualmente, carnudas e não podem ser armazenadas. São sensíveis à dessecação e têm de germinar de imediato, sendo designadas por sementes **recalcitrantes**. No entanto,

uma excepção a esta regra são as sementes das muitas espécies de leguminosas que dominam algumas florestas húmidas africanas. São chamadas sementes **ortodoxas**, sobrevivendo à secagem e podendo fazer parte do armazenamento de sementes do solo florestal por muitos anos, décadas até. São dispersores medíocres. Na bacia do Congo, como na floresta Ituri, a leguminosa *Gilbertiodendron dewevrei* é monodominante em mais de 75% da área. Produz vagens de sementes intensamente deiscentes, não se dispersando a maior parte para muito longe das árvores progenitoras. As árvores jovens tolerantes à sombra persistem sob as árvores-mãe, aguardando uma brecha na canópia que lhes permita preencher a clareira. Extensas comunidades **monoespecíficas** de *Gilbertiodendron dewevrei* são encontradas na República Democrática do Congo, com comunidades menores em Cabinda. Estas árvores apresentam crescimento lento, baixa capacidade de dispersão e baixa resiliência a factores de perturbação. A origem destas extensas florestas de Ituri monoespecíficas é descrita pelo ecologista britânico-gabonês Lee White (2001) como um enigma, possivelmente relacionada com actividades humanas já na Idade do Ferro (2500-1500 AP).

4.1.5 Composição florística

Muito poucos estudos ecológicos foram realizados em florestas húmidas angolanas, mas os primeiros trabalhos de Gossweiler & Mendonça (1939), Monteiro (1962, 1965) e Barbosa (1970), sintetizados por White & Werger (1978), são fontes importantes quanto à sua composição florística. Na ausência de informação quantitativa sobre as comunidades florestais angolanas, não é possível fornecer mais do que listas florais indicativas de espécies, como registado por Barbosa (1970) para os vários blocos florestais.

As florestas húmidas guinéu-congolesas de Angola ocorrem como blocos isolados ao longo das montanhas e escarpas do oeste de Angola (Ecorregião 1), e como fragmentos de floresta húmida rodeados por uma ampla faixa de savanas mélicas zambezianas (Ecorregiões 2 e 3) que se estendem pelo norte de Angola. Estas florestas representam a extensão para sul da diminuição da área florestal e da diversidade de espécies dos Camarões, passando pela Guiné Equatorial, Gabão e República do Congo até Cabinda, e, depois, até aos últimos maciços de elementos guinéu-congoleses

como *Piptadeniastrum africanum* e *Newtonia buchananii* nas ravinas abaixo da escarpa de Chela. Mamíferos, aves, répteis e anfíbios guinéu-congoleses seguem uma diminuição da diversidade de espécies de norte a sul análoga.

Aqui focamo-nos na florística dos principais blocos florestais encontrados nas ecorregiões angolanas 1. Florestas húmidas guinéu-congolesas, 2. Ocidental, e 3. Mosaicos da floresta/savana do sul do Congo que fazem parte do contínuo da flora florestal guinéu-congolesa em Angola.

Florestas do Maiombe: Cabinda (Ecorregião 1: floresta húmida guinéu-congolesa, Figuras 1.2.1, 4.1.4)

Em Angola, a flora do centro regional de endemismo guinéu-congolês atinge a sua expressão mais rica nas florestas semiperenes e semidecíduas do Maiombe de Cabinda. As florestas do **Alto Maiombe** situam-se entre 350-800 m nos solos bem drenados de encostas acidentadas, viradas para o mar, da crista de montanhas baixas que vão do noroeste do Gabão ao sudeste, ao longo da fronteira de Cabinda com a República do Congo. As florestas cobrem cerca de 3500 km² de território angolano. Os melhores exemplares atingem 60 m de altura, apresentam poliestrata e são sempre-verdes a semiperenes. A precipitação varia de 1400-1700 mm por ano, reforçada pela influência da neblina durante os meses mais frescos e secos.

- A canópia florestal madura, que chega por vezes a atingir 60 m, inclui *Gilbertiodendron ogoouense*, *Homalium viridiflorum*, *Julbernardia seretii*, *Librevillea klainei*, *Mammia africana*, *Pentadesma leptanema*, *Tetraberlinia bifoliata* e *Xylopia lenombe*. Muitas das espécies são brevemente caducifólias durante a curta estação seca.
- O estrato médio, de 20-30 m, inclui *Anopyxis klaineana*, *Dialium pachyphyllum*, *Macaranga gillettii*, *Monodora angolensis*, *Piptostigma mayumbense* e *Xylopia staudtii*. A maior parte das espécies de subcopia são sempre-verdes, no entanto as que se encontram expostas à luz solar directa, devido à queda de árvores, são brevemente caducifólias.
- As trepadeiras incluem *Combretum platypterum*, *C. racemosum*, *Gigasiphon gossweileri*, *Letestudoxa bella*, *Physedra heterophylla* e *Popowia klainii*.
- Em locais onde ocorreu perturbação devido a quedas inesperadas de árvores ou exploração madeireira, a regeneração é liderada por *Alstonia boonei*, *Daniellia klainei*, *Ongokea gore*, *Pentaclethra macrophylla*,

Piptadeniastrum africanum, *Ricinodendron heudelotii*, *Symphonia globulifera*, *Trichilia gilgiana* e *Xylopia hypolampra*.

- Os estratos terrestres de locais que sofreram perturbação apresentam, muitas vezes, uma população densa de espécies de *Afromomum*.

Florestas semelhantes, mas menos diversificadas (o **Baixo Maiombe**) encontram-se abaixo do Alto Maiombe, a 150-350 m, recebendo menor precipitação (1200-1300 mm) e com menos árvores sempre-verdes e uma maior prevalência de espécies semiperenes e semidecíduas.

- Os dominantes das copas incluem *Balanites mayumbensis*, *Dacryodes buettneri*, *Dialium dinklageri*, *Gossweileriodendron balsamiferum*, *Guibourtia arnoldiana*, *Irvingia grandiflora*, *Ongokea gore*, *Oxystigma oxyphyllum*, *Monodora myristica* e *Pentacletra eetveldeana*.
- Surgem aqui espécies que não são comuns no Alto Maiombe, incluindo *Bombax reflexum*, *Canarium schweinfurthii*, *Newtonia buchananii*, *Milicia excelsa*, *Entandrophragma utile* e *Lannea welwitschii*.
- Espécies pioneiras tolerantes ao sol, que atingem os 45 m de altura e têm grande valor económico, incluem *Milicia excelsa* (moreira), *Piptadeniastrum africanum* (mesinga) e *Terminalia superba* (limba).

Florestas do Cazengo: *Escarpa setentrional (Ecorregião 1: Floresta húmida guinéu-congolesa; Ecorregião 2: Floresta do Congo ocidental/Mosaico de savana, Figuras 1.2.2, 4.1.8)*

Barbosa (1970) descreveu três subtipos de florestas semidecíduas a sul do Congo – as florestas do Cazengo, Amboim e Seles. Típicas do subtipo **Cazengo** são as “florestas húmidas de nevoeiro” das montanhas e escarpas de Dembos, no Cuanza Norte, a floresta do Cazengo perto de N’dalatando, e as florestas do Pingano, perto de Uíge. Estas florestas estão rodeadas pelas savanas de capim alto da floresta do Congo ocidental/mosaico de savana. A serra do Pingano é uma das várias montanhas alcantiladas de rochas sedimentares do Sistema do Congo Ocidental, estendendo-se por 60 km de comprimento e 6 km de largura, de noroeste a sudeste. Estas florestas estão a receber uma atenção crescente por parte dos investigadores para que assim possam registar a sua biodiversidade. Encontram-se actualmente sob grave ameaça de desflorestação (Lautenschlager & Neinhuis, 2019).

- A canópia deste subtipo de florestas situa-se a 30-50 m de altura; as árvores mais altas incluem *Ceiba pentandra*, *Celtis gomphophylla*, *C. zenkeri*, *Entandrophragma angolense*, *Gilbertiodendron kisanuense*, *Khaya anthotheca*, *Macaranga angolensis*, *Milicia excelsa*, *Piptadeniastrum africanum*, *Pterocarpus soyauxii*, *P. tinctorius*, *Ricinodendron heudelotii*, *Synsepalum cerasiferum*, *Treculia africana* e *Zanha golungensis*.
- *Ceiba pentandra*, a sumaúma, é uma das poucas espécies de floresta húmida encontradas tanto em África como nos Neotrópicos. É também uma das árvores autóctones mais altas de África, atingindo 65 m, com contrafortes maciços (Figura 4.1.8). Embora impressionante para os padrões florestais africanos, esta altura é, contudo, ofuscada pelas árvores com recordes mundiais de 107 m e 114 m: *Eucalyptus regnans* e *Sequoia sempervirens*, das florestas húmidas temperadas da Tasmânia e da Califórnia, respectivamente. Mesmo na Amazónia equatorial, as árvores não correspondem às alturas alcançadas pelas das florestas temperadas.
- Em florestas que sofreram perturbação, as espécies pioneiras em áreas de regeneração incluem *Alchornea cordifolia*, *Clausena anisata*, *Croton mubango*, *Harungana madagascariensis*, *Millettia versicola*, *Musanga cecropioides*, *Spathodea campanulata* e *Trema orientalis*.
- Uma camada arbustiva até 8 m de altura inclui *Carapa procera*, *Cola welwitschii*, *Cyathea manniana*, *Fernandoa superba* e *Olax viridis*.
- As trepadeiras incluem *Adenia lobata*, *Dalbergia altissima*, *Entada gigas*, *Hippocratea andongensis*, *Landolphia owarensis*, *Securidaca welwitschii* e *Urera thonneri*.
- As epífitas são abundantes, incluindo muitas orquídeas, os fetos *Platyterium elephantotis* e a única espécie africana de Cactaceae, *Rhipsalis baccifera*.
- Em locais que recebem alguma luz solar, ocorrem ervas de géneros como *Acanthus*, *Aframomum*, *Asystasia* e *Desmodium*, e gramíneas representadas por *Acrosceras*, *Isachne*, *Leptaspis*, *Olyra* e *Oplismenus*.

Florestas de Amboim e Seles: Escarpa central (Ecorregião 1: Floresta húmida guinéu-congolesa; Ecorregião 6: Savanas da escarpa angolana; Figuras 4.1.10, 4.1.11)

O subtipo **Amboim**, identificado pelo antigo nome da vila da Gabela, ocorre na escarpa central, no Cuanza Sul. As florestas encontram-se dentro do mosaico de prados, savanas e bosques que constituem as savanas da escarpa

angolana. A maior parte destas florestas foi transformada para a agricultura. A composição das espécies do subtipo Amboim é idêntica, mas menos rica do que a flora do Cazengo. As florestas mais a sul, também elas transformadas em plantações de café nos tempos coloniais, e agora a serem desflorestadas para fins comerciais, são as florestas de **Seles**. Estas incluem a floresta de Cumbira, situada a 680-1100 m nas encostas ocidentais da serra, perto de Uku (antiga Vila Nova do Seles), Figuras 4.1.10 e 4.1.11. As florestas de Cumbira estão agora muito reduzidas em termos de diversidade (Gonçalves & Goyder, 2016).

- Barbosa (1970) listou estas florestas como incluindo *Antiaris toxicaria*, *Albizia glabrescens*, *A. glaberima*, *A. adianthifolia*, *Blighia unijugata*, *Bosqueia angolensis*, *Celtis gomphophylla*, *C. mildbraedii*, *C. zenkeri*, *Croton mubango*, *Ficus capensis*, *F. mucoso*, *Maesopsis eminii*, *Monodora angolensis*, *Piptadeniastrum africanum* e *Ricinodendron heudelotii*.



Figura 4.1.10 Floresta da Cumbira, Cuanza Sul. Floresta regeneradora, incluindo espécies de *Albizia*, *Celtis* e *Ficus*.



Figura 4.1.11 Floresta da Cumbira, Cuanza Sul. Invasão do sub-bosque por *Inga vera*. Fotografias de Francisco Gonçalves.

Galerias Florestais: *Malange e Lunda Norte* (Ecorregião 3: Floresta do sul do Congo/ mosaico de savana; Figura 4.1.5, 4.1.6)

Em todo o norte de Angola, e incluindo uma forte representação da flora e da fauna guinéu-congolesa, encontram-se as florestas ribeirinhas dos afluentes do Congo, que se estendem para sul até um raio de 100 km da linha divisória de águas Congo-Zambeze, que atravessa em sentido latitudinal o centro de Angola. Nas partes mais baixas dos afluentes do Congo, estas densas florestas ribeirinhas perenes apresentam copas fechadas de até 30 m de altura, incluindo uma mistura de elementos guinéu-congoleses, zambezianos e afromontanos.

- Estas florestas mistas incluem *Chrysophyllum magalismontanum*, *Prunus africana*, *Syzygium guineense*, *Treculia africana*, *Uapaca guineensis* e *Xylopia aethiopica*. As palmeiras incluem *Elaeis guineensis*, *Raphia gossweileri* e a palmeira trepadeira espinhosa *Eremospatha cuspidata*.
- As florestas palustres ocorrem em bacias mal drenadas dos vales fluviais, com *Mitragyna stipulosa*, *Nauclea diderichii*, *Pandanus candelabrum*, *Phoenix reclinata*, *Syzygium guineense*, *Spondianthis preussii*, *Treculia africana* e *Uapaca guineensis*.

4.1.6 Composição faunística

A floresta húmida africana é, biologicamente, o bioma mais rico do continente africano, suplantada apenas pela flora do Cabo em termos de diversidade de espécies vegetais, embora seja muito mais rica em todos os grupos animais. As florestas húmidas guinéu-congolesas de Angola (dentro das Ecorregiões 1, 2 e 3) pertencem à ecorregião das florestas costeiras equatoriais do Atlântico, tal como descrita por Burgess *et al.* (2004), que ocupa 189 000 km² de cinco países da África Central. A ecorregião da floresta costeira equatorial atlântica tem 93 anfíbios, 120 répteis, 484 aves, 169 mamíferos e mais de 6000 espécies de plantas (Burgess *et al.*, 2004). A biodiversidade das florestas húmidas de Angola não foi totalmente documentada, mas as principais espécies animais, que são restritas ou mais comumente encontradas no bioma floresta húmida de Angola, estão listadas na Tabela 4.1.2.

Tabela 4.1.2 Espécies de vertebrados típicas das florestas húmidas guinéu-congolesas de Angola.

Anfíbios	rã-de-unhas-congolesa, rela-pintalgada, rela-do-rio-luinha, rela-de-luita, rãguinchadora-de-carqueja, rã-guinchadora-de-lameer, rã-arborícola-da-floresta-do-gabão
Répteis	cágado-de-carapaça-articulada-da-floresta, crocodilo-de-focinho-fino, crocodilo-anão-africano, lagartixa-do-subsolo-gigante-de-curror, camaleão-de-três-cornos-de-owen, víbora-das-árvores-variável, víbora-do-gabão, víbora-nocturna-de-lichtenstein, mamba-de-jameson, cobra-de-água-de-bandas, cobra-esmeralda, cobra-arborícola-de-garganta-amarela, cobra-dos-ramos-da-floresta
Avifauna	pintada-preta, pombo-pálido, papagaio-cinzento, papagaio-de-coroa-vermelha, turaco-gigante, turaco-da-guiné, abelharuco-preto, calau-pretibranco, calau-de-casquete-preto-e-branco, calau-galhoteiro, barbabadinho-d'uropígio-vermelho, pica-pau-de-testa-dourada, picanço-de-bocage, tuta-de-garganta-branca, tuta-das-folhas, prínia-riscada, estorninho-de-asa-canela, papa-moscas-ardósia, beija-flor-de-bannerman

Mamíferos	gato-dourado, manguço-de-ansorge, civeta-das-palmeiras, cabra-do-mato-de-banda-dorsal-negra, cabra-do-mato-de-barriga-branca, cabra-do-mato-de-fronte-negra, porco-vermelho, cabrito-do-rio, pangolim-de-barriga-branca, cercopiteco-de-cauda-vermelha, cercopiteco-de-bigode, cercopiteco-azul, cercopiteco-coroado-de-pés-pretos, cercopiteco-de-brazza, cercopiteco-de-nariz-branco, colobo-de-angola, cercocebo-negro, talapoim-do-norte, talapoim-de-angola, tálago-de-demidoff, gálago-da-kumbira, gálago-de-thomas, gorila-ocidental, chimpanzé-central, poto-dourado, poto-de-edwards, elefante-de-floresta, rato-voador-de-beecroft

4.1.7 Mamíferos da floresta húmida

As florestas húmidas são extremamente ricas em vida animal, com duas vezes mais espécies de mamíferos, aves, anfíbios e répteis do que as florestas temperadas. Esta riqueza faunística deve-se ao espaço tridimensional proporcionado por uma canópia de floresta húmida que pode atingir os 60 m de altura. A repartição de recursos ocasiona uma diversidade de oportunidades de vida, em diferentes estratos da canópia, diferentes nichos ecológicos e guildas de alimentação, e através de padrões de actividade diurna, crepuscular e nocturna. As próprias árvores florestais criam microclimas e micro-*habitats* para trepadeiras, epífitas, parasitas, anfíbios, répteis, aves e mamíferos e uma grande diversidade de invertebrados. Diferentes guildas de alimentação seguem a fenologia do desenvolvimento de flores, pólen, frutos e folhas, com muitas e complexas adaptações coevoluídas. O permanente clima húmido e quente das florestas húmidas perenifólias fornece uma fonte de alimento durante todo o ano. Uma sucessão sazonal de espécies floresce e dá frutos ao longo do ano. Os animais polinizadores repartem os seus serviços e utilização de recursos através dos variados padrões fenológicos das diferentes espécies de árvores. Contudo, em florestas sazonais semiperenes e semidecíduas, como as de Angola, a frutificação passa por dificuldades durante a estação seca. Isso coloca um limite na biomassa total de espécies animais frugívoras que podem ser sustentadas. Algumas árvores produzem uma massa de frutos (*mast fruiting*) durante um curto período, saciando os consumidores, garantindo assim que, pelo menos, algumas sementes escapam ao consumo, germinam e se estabelecem.

Os mamíferos florestais são na sua maior parte frugívoros, mas as **guildas** alimentares também incluem folívoros, nectarívoros, insectívoros e carnívoros. Primatas, esquilos e antílopes seleccionam geralmente diferentes

estratos da floresta, do solo, sub-bosque, estrato médio, aos que se alimentam da canópia. Cerca de 17 espécies simpátricas de primatas e nove espécies de esquilos ocorrem em algumas das florestas húmidas do Gabão. A diversidade de primatas é também invulgarmente elevada no pequeno enclave de Cabinda, onde foram registadas 14 espécies, incluindo cinco espécies simpátricas de lóris noturnos. Estes incluem o frugívoro potto, três gálagos (o frugívoro gálago-de-tomás, o insectívoro gálago-de-demidoff e o comedor de goma gálago-do-sul-com-garras-de-agulha), e o insectívoro potto-dourado. Esta coexistência de espécies semelhantes é possível graças à repartição de alimentos, técnica de caça e espaço. A diversidade da vida nas florestas húmidas é ilustrada graficamente na Figura 4.1.12.

Outro grupo diversificado dentro das florestas húmidas da África são os ungulados, dos quais 29 espécies são conhecidas, em comparação com 43 espécies encontradas nas savanas. Enquanto os ungulados da savana formam muitas vezes grandes manadas, os ungulados da floresta são sobretudo solitários. No entanto, como acontece com outros grupos de mamíferos, muitas espécies ocupam a mesma paisagem florestal, com até 15 espécies de ungulados encontradas num único tipo de floresta do Gabão (Hart, 2001). Estas incluem sete espécies que se alimentam de frutas e sementes, sete folívoras e uma com uma alimentação mista. Verificou-se que a densidade de ungulados em florestas mistas é duas vezes superior à encontrada nas florestas monodominantes.

Os maiores mamíferos das florestas húmidas de Angola incluem o elefante-de-floresta, o bufalo-de-floresta, o chimpanzé-central e o gorila-ocidental, este último possivelmente a sobreviver em populações isoladas nas florestas do Maiombe de Cabinda. O elefante-de-floresta é genética e comportamentalmente distinto do elefante-de-savana. Com hábitos reservados e populações isoladas, as características ecológicas e comportamentais são muito menos estudadas do que as do elefante-de-savana. No entanto, estudos no Gabão, República Centro-Africana e República do Congo (DRC) indicam que a espécie forma pequenos grupos de dois a três indivíduos. Não formam manadas solitárias (*batchelor herds*), são apenas machos adultos a evitar companhia. Estas são características que diferem de forma marcante das espécies de savana. No Gabão, os elefantes preferem florestas que sofreram perturbação com uma elevada biomassa de capins altos, medulosos dos géneros Marantaceae e Zingiberaceae (Turkalo & Fay, 2001).

Das 24 espécies de carnívoros conhecidas da floresta húmida africana, apenas duas – gato-dourado e civeta-das-palmeiras – são encontradas exclusivamente em florestas. Ambas ocorrem nas florestas húmidas de Angola. O manguço-de-ansorge, conhecido apenas pelo espécime tipo e por um registo recente de Cumbira (Vaz Pinto *et al.*, 2020), é um carnívoro florestal gregário, provavelmente mais comum em Angola do que os registos publicados indicam, uma vez que a espécie constituía 83% da carne de espécies carnívoras encontrada num mercado na DRC (Ray, 2001).

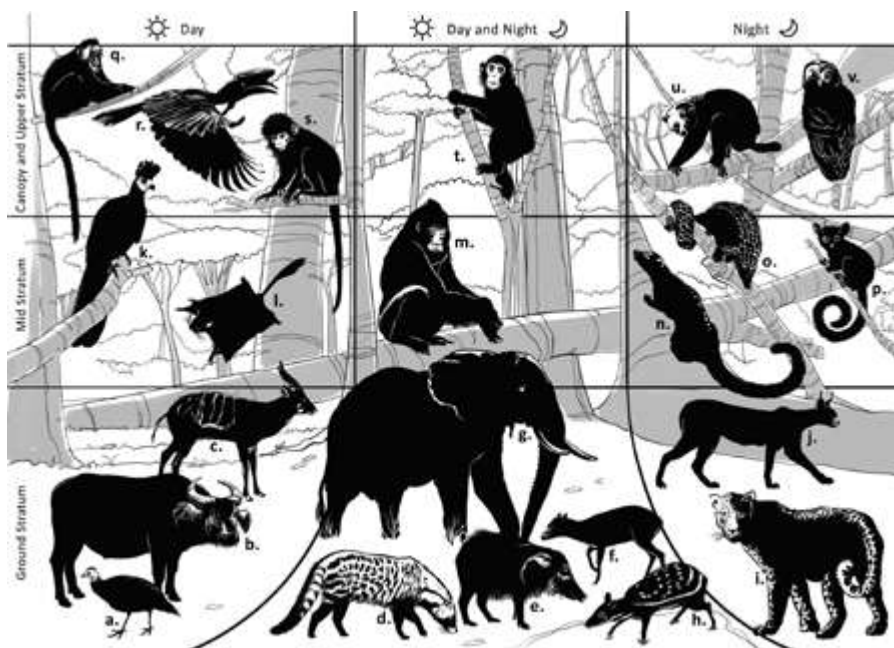


Figura 4.1.12 Os animais da floresta húmida ocupam diferentes estratos da floresta, desde o solo até à canópia mais alta, e desde o amanhecer até à noite. Esta repartição no espaço e no tempo dos mamíferos na floresta húmida do Maiombe, em Cabinda, foi ilustrada pelos artistas angolanos Fernando (Hugo) e Fátima Fernandes, adaptada a partir de MacKinnon (1972). *The behaviour and ecology of the Orang-Utan (Pongo pygmaeus)*. PhD thesis, University of Oxford. **Estrato terrestre:** a) pintada-negra, b) búfalo-de-floresta, c) sitatunga, d) civeta, e) porco-vermelho, f) seixa, g) elefante-de-floresta, h) cabrito-do-rio, i) leopardo, j) gato-dourado. **Estrato médio:** k) turaco-gigante, l) rato-voador-de-beecroft, m) gorila-ocidental, n) civeta-das-palmeiras, o) pangolim-de-barriga-branca, p) gálgao-de-demidoff. **Canópia e estrato superior:** q) cercopiteco-de-bigode, r) calau-de-casquete-preto, s) talapoin-do-norte, t) chimpanzé-central, u) poto-dourado, v) corujão-pesqueiro.

Os mamíferos florestais mais icónicos e carismáticos de África são os símios gigantes – gorila e chimpanzé. Tanto o gorila-ocidental como o chimpanzé-central já foram comuns nas florestas do Maiombe de Cabinda,

mas agora encontram-se extintos ou existem em número muito reduzido. Os gorilas ainda ocorrem em populações fortes, num total de mais de 100 000 indivíduos, noutras partes da África Central, enquanto as populações de chimpanzés estão estimadas entre 170 000 e 300 000 em toda a sua área de distribuição. É promissor o potencial de reintrodução destas duas espécies no Parque Nacional do Maiombe, assim sejam instituídos programas de gestão eficazes. A disponibilidade de estudos a longo prazo sobre a ecologia e o comportamento dos gorilas e chimpanzés de países vizinhos, como o Gabão e a Guiné Equatorial (Tutin & Vedder, 2001; White & Tutin, 2001) pode ser utilizada para orientar o processo.

Os gorilas são herbívoros generalistas, mais especificamente, frugívoros, não folívoros. Dado o seu grande tamanho corporal e as elevadas necessidades de energia, são animais que ocorrem em baixas densidades. São nómadas dentro das suas áreas de residência, que no Gabão perfaz uma média de 400 km² – a área necessária para manter uma população viável de grupos familiares. O Parque Nacional do Maiombe, com 2074 km², oferecerá assim área suficiente para várias populações. O *habitat* do Maiombe tem muitas áreas de floresta regeneradora secundária que compreendem um denso sub-bosque de Marantaceae e Zingiberaceae, incluindo espécies de *Haumania* e *Aframomum*, ambas plantas fundamentais a gorilas e chimpanzés na estação seca, quando os frutos estão em baixa oferta. Os chimpanzés são mais ecologicamente adaptáveis do que os gorilas e a sua área de distribuição de 15-20 km² permitiria desenvolver e conservar populações consideráveis no Parque Nacional do Maiombe.

A riqueza de espécies da floresta húmida é elevada, mas a abundância é baixa, com muitas espécies raras a ocuparem nichos distintos e a alimentarem guildas. A biomassa é igualmente baixa quando comparada com espécies de savana, que ocorrem muitas vezes em grandes manadas de antílopes ou bandos de aves. Todavia, só a biomassa de primatas pode atingir duas toneladas/km² nas florestas húmidas do Gabão, em comparação com uma média de 12 toneladas/km² de biomassa em mamíferos de savanas africanas. A biomassa dos animais (ou a capacidade de suporte de um *habitat*) é determinada pela disponibilidade sazonal de recursos alimentares. Nas florestas húmidas sazonais (monções), como as de Angola, a linha de base da capacidade de suporte para a manutenção da comunidade é definida pelos alimentos disponíveis durante a quebra da estação seca.

Os recursos alimentares podem diminuir para 10% do pico da estação das chuvas, e a fauna depende de certos **alimentos-chave**, como as espécies de *Ficus* que frutificam perenemente. Os frugívoros dependentes sofrerão na medida em que estes alimentos forem removidos pela desflorestação. A extirpação e extinção de espécies de aves em muitos fragmentos florestais afromontanos e da escarpa de Angola são, muito provavelmente, mais o resultado da redução de alimentos, de locais de nidificação e de recursos de abrigo do que devido à caça.

4.1.8 Interconexões entre plantas e animais

As estreitas relações entre plantas e animais fascinam os biólogos desde os estudos pioneiros de Darwin. Nem todas as relações são positivas. Ehrlich & Raven (1964) introduziram o termo coevolução, e o conceito de intermináveis “corridas ao armamento” entre animais e plantas. A **coevolução** é o processo no qual duas espécies sofrem mudanças evolutivas recíprocas através da selecção natural. A “**corrida ao armamento**” descreve o desenvolvimento de venenos cada vez mais eficientes, e a arquitectura defensiva necessária para evitar a predação. As contramedidas para desintoxicar ou superar tais mecanismos de defesa evoluíram em insectos e vertebrados. Foi sugerido mais recentemente que o argumento da “corrida ao armamento” é menos convincente do que as dependências mútuas mais gerais existentes entre animais e plantas, em que os organismos interagem em benefício mútuo. Um exemplo clássico de tais **mutualismos** e relações simbióticas é encontrado na árvore *Barteria fistulosa* da floresta húmida do Congo. As formigas *Tetraponera aethiops* vivem nos galhos e ramos ocos da árvore, e protegem a planta hospedeira contra a herbivoria. Diz-se que a sua picada é capaz de penetrar na pele do elefante-da-floresta. As formigas beneficiam do amido e do açúcar produzidos pelos nectários extraflorais das árvores. Tais mutualismos insecto-planta são comuns em florestas húmidas.

Mais do que em qualquer outro bioma, as plantas da floresta húmida dependem dos animais como polinizadores de flores e dispersores de sementes. A maior parte das plantas da floresta húmida são polinizadas por insectos, enquanto 75% das plantas florestais em África dependem de animais para a dispersão (White, 2001). A relação simbiótica insecto-planta mais complexa é a da polinização de figueiras por vespas-do-figo,

hospedeiras-específicas para cada uma das 600 espécies de *Ficus*. Esta relação desenvolveu-se várias vezes ao longo de um período de 90 milhões de anos, entre várias linhagens de vespas não relacionadas. A vespa coloca os ovos, e estes eclodem, no interior da inflorescência invertida especializada do figo. A prole adulta acasala dentro da flor, onde o macho morre. A fêmea sai pela boca do fruto, recolhendo pólen ao esvoaçar para uma flor de figo jovem, onde, ao pôr os ovos, poliniza os estiletos. Os ovos eclodem assim dentro do figo, a próxima geração acasala e o ciclo recomeça, uma vez mais.

No interior sombrio, escuro da floresta, as plantas recorrem ao néctar e ao pólen para atrair animais. Flores intensamente perfumadas atraem morcegos, flores coloridas atraem nectarínias, e frutas suculentas atraem pássaros frugívoros, primatas e os miniungulados do solo da floresta. As flores de tubos longos das Rubiaceae necessitam de traças de língua comprida para alcançar o seu néctar e dispersar o seu pólen. As flores de *Adansonia*, *Musa* e *Parkia* têm pedúnculos muito longos, com grandes flores penduradas, livres de galhos e folhas, e facilmente acessíveis a morcegos. As orquídeas contam com mecanismos de polinização altamente elaborados e coevoluídos, enquanto alguns membros das Araceae têm flores com cheiro desagradável que atraem moscas e escaravelhos. Em nenhum outro bioma as interacções animal-plantas são mais diversas e complexas do que nas florestas húmidas.

Os frutos da floresta húmida variam em eficiência de dispersão, indo dos que oferecem uma qualidade e quantidade de gratificação diminuta para frugívoros, até às espécies especializadas, que dão frutos ricos em gorduras e proteínas. Estas são frequentemente drupas suculentas, de cores vivas. Num estudo sobre o uso de frutas por vertebrados no Gabão, Gautier-Hion & Michaloud (1989) encontraram 39 espécies de vertebrados frugívoros, incluindo sete grandes aves de canópis, oito roedores pequenos e dois grandes, nove esquilos, sete ruminantes e seis macacos. Pode esperar encontrar-se uma diversidade semelhante de especialistas em frutas nas florestas do Maiombe de Cabinda. Um exemplo da estreita interacção entre plantas e animais da floresta húmida é o estudo de dez anos da ecologia de gorilas na Reserva Lopé, no Gabão, conduzido por Tutin & White (1998), que ilustrou o papel do gorila na dispersão entre 11 000 e 18 000 sementes por estação da árvore dominante, *Cola lizae*. Os gorilas, quer como dispersores de sementes quer como agentes de perturbação da estrutura florestal,

criam condições ideais para a germinação, crescimento e sobrevivência das sementes de *C. lizae*. Estes investigadores observaram igualmente a influência positiva da temperatura do ar frio no comportamento de floração da árvore, e postularam a potencial vulnerabilidade desta espécie-chave ao aquecimento climático. Num mundo mais quente, as flores de *C. lizae* podem não gerar sementes, levando à extinção desta espécie endémica restrita. As dependências críticas entre espécies de primatas ameaçadas, plantas endémicas, sistemas de polinização, microclima e fenómenos climáticos como o aquecimento global, ilustram a importância dos estudos ecológicos nas florestas húmidas de África.

Referências: Capítulo 4.1 O bioma de floresta húmida guinéu-congolesa

- Barbosa, L. A. G. (1970). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda.
- Burgess, N. D., Hales, J. D., Underwood, E., et al. (2004). *Terrestrial ecoregions of Africa and Madagascar – a conservation assessment*. Island Press, Washington DC. 499 pp.
- Couvreur, T. L. P., Dauby, G., Blach-Overgaard, A., et al. (2020). Tectonics, climate and the diversification of the tropical African terrestrial flora and fauna. *Biological Reviews*, 96 (1):16-51.
- Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., et al. (2017). An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *BioScience*, 67: 534-545.
- Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586-608.
- Fjeldså, J., Lovett, J. (1997). Geographic patterns of old and young species in African forest biota: The significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiversity and Conservation*, 6: 325-346.
- Gautier-Hion, A., & Michaloud, G. (1989). Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates? *Ecology*, 70: 1826-1833.
- Gonçalves, F. M. P., & Goyder, D. J. (2016). A Brief Botanical Survey into Kumbira Forest, an Isolated Patch of Guineo-Congolian Biome. *Phytokeys*, 65: 1-14.
- Gossweiler, J., & Mendonça, F. A. (1939). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Ministério das Colónias, Lisboa. 242 pp.
- Hardy, O. J., Born, C., Budde, K., et al. (2013). Comparative phylogeography of African rain forest trees: a review of genetic signatures of vegetation history in the Guineo-Congolian region. *Comptes Rendus Geoscience*, 345: 284-296.
- Hart, J. A. (2001). Diversity and abundance in an African forest ungulate community and implication for conservation. In: Weber, W., White, L.T., Vedder, A., et al. (Eds.) (2001). *African Rain Forest Ecology and Conservation*. Yale University Press, pp. 183-206.
- Huntley, B. J. (1965). A preliminary account of the Ngoye Forest Reserve, Zululand. *Journal of South African Botany*, 31: 177-205.
- Huntley, J. W., Keith, K. D., Castellanos, A. A., et al. (2019). Underestimated and cryptic diversification patterns across Afro-tropical lowland forests. *Journal of Biogeography*, 46: 381-391.
- Lautenschläger, T., & Neinhuis, C. (2019). Proposal of the creation of a conservation area in the Serra do Pingano and adjacent mountain ranges. Ministry of the Environment, Luanda.
- MacKinnon, J. M. (1972). The behaviour and ecology of the Orang-Utan (*Pongo pygmaeus*). PhD thesis, University of Oxford.

- Maley, J., Doumenge, C., Giresse, P., et al. (2018). Late Holocene Forest contraction and fragmentation in central Africa. *Quaternary Research*, 89: 43-59.
- Mayaux, P., Pekel, J.-F., Desclee, B., et al. (2013). State and evolution of the African rainforests between 1990 and 2010. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 368: 1625.
- Monteiro, R. F. R. (1962). Le Massif Forestier du Mayumbe Angolais. *Bots et Forêts Tropiques* 82.
- Monteiro, R. F. R. (1965). Correlação entre as Florestas do Maiombe e dos Dembos. *Boletim Instituto de Investigação Científica de Angola*, 1: 267-265.
- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J., et al. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 533-563.
- Raven, P. H., Gereau, R. E., Phillipson, P. B., et al. (2020). The distribution of biodiversity richness in the tropics. *Science Advances*, 2020 (6): 1-6.
- Ray, J. C. (2001). Carnivore Biodiversity and Conservation in the African Forest: A Community Perspective. In: Weber, W., White, L. J. T., Vedder, A., et al. (Eds.). *African Rain Forest Ecology and Conservation*. Yale University Press, pp. 214-232.
- Redford, K. H. (1992). The empty forest. *BioScience*, 42: 412-422.
- Richards, P. W. (1939). Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. I. The structure and floristic composition of the primary forest. *Journal of Ecology*, 27: 1-61.
- Richards, P. W. (1952). *The tropical rain forest*. Cambridge University Press. 450 pp.
- Richards, P. W. (1973). Africa, the “odd man out”. In: Meggers, B. J., et al. (Eds.). *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press, pp. 21-26.
- Schimper, A. F. W. (1903). *Plant geography upon a physiological basis*. Oxford, UK: Clarendon Press.
- Slik, J. W. F., Arroyo-Rodriguez, V., Shin-Ichiro, A., et al. (2015). An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings National Academy of Sciences*, 112: 7472-7477.
- Smith, T. B., Wayne, R. W., & Gorman, D. J. (1997). A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science* 276:1855-1857.
- Turkalo, A. K., & Fay, J. M. (2001). Forest elephant behaviour and ecology. In: Weber, W., White, L. J. T., Vedder, A., et al. (Eds.). *African Rain Forest Ecology and Conservation*. Yale University Press, pp. 207-213.
- Tutin, C. E. G., & Vedder, A. (2001). Gorilla conservation and Research in Central Africa. In: Weber, W., White, L. J. T., Vedder, A., et al. (Eds.). *African Rain Forest Ecology and Conservation*. Yale University Press, pp. 449-462.
- Tutin, C. E. G., & White, L. J. T. (1998). Primates, phenology and frugivory. In: Newbery, D. M., Prins, H. T. T., & Brown, N. (Eds.). *Dynamics of Populations and Communities in the Tropics*. Blackwell Oxford.
- Vaz Pinto, P., Godinho, R., Veríssimo, L. M., et al. (2020). Ansorge's cusimance, *Crossarchus ansorgei*, in Angola: range extension and phylogenetic context. *African Journal of Wildlife Research*, 50: 206-211.
- Weber, W., White, L. J. T., Vedder, A., et al. (Eds.). (2001). *African Rain Forest Ecology and Conservation*. Yale University Press. 588 pp.
- White, F. (1979). The Guineo-Congolian region and its relationships to other phytochoria. *Bulletin du Jardin botanique National de Belgique*, 49: 11-55.
- White, F. (1983). *The Vegetation of Africa: A Descriptive Memoir to Accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO Vegetation Map*. UNESCO, Paris.
- White, F., & Werger, M. J. A. (1978). The Guineo-Congolian transition to southern Africa. In: Werger M. J. A. (Ed.). *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. Junk, The Hague, pp. 599-620.
- White, L. J. T. (2001). Forest-savanna dynamics and the origins of Marantaceae forest in Central Gabon: In: Weber, W., White, L. J. T., Vedder, A., et al. (Eds.). *African Rain Forest Ecology and Conservation*. Yale University Press, pp. 165-182.
- White, L. J. T., & Tutin, C. E. G. (2001). Why chimpanzees and gorillas respond differently to logging. In: Weber, W., White, L. J. T., Vedder, A., et al. (Eds.). *African Rain Forest Ecology and Conservation*. Yale University Press, pp. 449-462.
- Whitmore, T. C. (1998). *An Introduction to Tropical Rain forests*. Oxford University Press, Oxford. 282 pp.

CAPÍTULO 4.2

O BIOMA DE FLORESTA AFROMONTANA E DO PRADO MONTANO

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *O que diferencia as florestas afromontanas das florestas húmidas guinéu-congolesas;*
- *Por que razão as florestas dos planaltos de Angola constituem uma preocupação de conservação global?*

Contexto: As “ilhas do céu” de Angola em vias de extinção

“Angola, um Centro Afromontano negligenciado (devido à sua pequena dimensão, isolamento e falta de acesso resultante de quatro décadas de conflito armado) não é apenas uma peça em falta no *puzzle* afromontano, mas uma peça fundamental.”

Vaz da Silva (2015)

Globalmente, as montanhas contêm metade dos *hotspots* de biodiversidade do mundo em menos de um quinto da área do planeta (Fjeldsã *et al.*, 2012). As terras altas de Angola ocupam um lugar especial na história biogeográfica de África, com ligações fragmentadas e frágeis a zonas distantes do continente. Esta característica é bem ilustrada pela biota das florestas relíquias e prados de gramíneas curtas dos cumes e montanhas do país.

Estas ligações regionais têm uma origem remota. Há cerca de 30 milhões de anos, o continente africano, em regra estável, foi perturbado por um período de vulcanismo e construção de montanhas, desencadeado pela elevação (*doming*) da crosta terrestre sob a África Oriental, formando as montanhas do Arco Oriental que se estendem do sul do Quênia, através da Tanzânia, até ao norte do Malawi. Actualmente, estes blocos montanhosos, que se elevam a 2635 m nas montanhas Uluguru, contêm alguns dos ecossistemas mais biodiversos da África. As suas florestas e prados abrigam 96 vertebrados endémicos, e mais de 800 espécies de plantas endémicas (Burgess *et al.*, 2007). São reconhecidos como um dos 35 *hotspots* mundiais de biodiversidade.

Estes ecossistemas formam o Centro de Endemismo do Arquipélago Afromontano (White, 1983). O termo “arquipélago” refere-se à sua aparência com as ilhas oceânicas – pequenas manchas de florestas montanhosas e prados que se estendem como uma cadeia irregular ao longo das escarpas e terras altas da África, cercadas por um mar de savana e sistemas desérticos. As florestas do centro afromontano encontram-se em locais isolados, da Serra Leoa à Somália, e do Sudão à Cidade do Cabo. Os exemplos mais distantes estão separados por 7250 km, de leste a oeste, e a 6300 km de norte a sul. As mais isoladas destas florestas localizam-se nos montes Moco e Namba de Angola, e como pequenas relíquias nas ravinas superiores da serra da Chela. Estas florestas situam-se a cerca de 3000 km das montanhas do Arco Oriental, a 1900 km das florestas irmãs mais próximas, na península do Cabo, e a 2000 km de florestas semelhantes no monte Camarões e no Albertine Rift.

A idade e a fragmentação da floresta afromontana e das manchas de prados têm sido o foco de muita discussão. Os prados têm sido frequentemente referidos como sendo de origem antropogénica recente. Contudo, evidências paleoecológicas e biogeográficas (Meadows & Linder, 1993) indicam que, embora as florestas e prados tenham sido submetidos a intensas pressões humanas nos últimos tempos, são ecossistemas antigos, não artefactos derivados do homem. Tal não nega a forte pressão actualmente exercida sobre as restantes manchas florestais. O que faz com que as florestas angolanas possuam grande relevância científica e de conservação é o facto de cobrirem colectivamente menos de 10 km². Trata-se de manchas minúsculas e frágeis, em comparação com os 3300 km² das florestas do Arco Oriental. Quando medidas em relação aos 1 700 000 km² das florestas húmidas da bacia do Congo, o significado destas pequenas relíquias torna-se ainda mais evidente. Hoje, depois de terem sobrevivido a 2,6 milhões de anos de oscilações climáticas no Pleistoceno, as florestas relíquias afromontanas de Angola encolhem como “ilhas no céu” num “oceano de fogo”. A biota das florestas representa impressões digitais biológicas desvanecidas que oferecem pistas para o passado.

Apesar da grande importância científica das florestas relíquias afromontanas de Angola, e dos antigos prados que as rodeiam, a sua biodiversidade e ecologia apenas recentemente despertaram interesse. Embora não tão ricos floristicamente como as florestas afromontanas da África Oriental e

Austral, os exemplos angolanos deste bioma apresentam elementos florais e faunísticos distintos. À semelhança de outras florestas afromontanas, estas florestas das terras altas de Angola partilham mais espécies arbóreas com outros fragmentos florestais montanhosos em África do que com as florestas angolanas da escarpa, ou qualquer outro *habitat* em Angola. As florestas da escarpa do Cuanza Norte e do Uíge, por exemplo, têm ligações mais fortes com a rica e extensa flora guinéu-congolesa da bacia do Congo do que com a flora montanhosa do “Centro Regional de Endemismo do Arquipélago Afromontano”, como definido por White (1983).

AS FLORESTAS E OS PRADOS AFROMONTANOS DE ANGOLA (Ecorregiões 4 e 5)

4.2.1 Florestas afromontanas (Ecorregião 4)

O centro de endemismo afromontano, semelhante a um arquipélago, é representado por duas ecorregiões em Angola: florestas afromontanas (Ecorregião 4) e prados montanos (Ecorregião 5). A Ecorregião 4, a menor e mais ameaçada ecorregião de Angola, foi reduzida a manchas florestais isoladas nas ravinas das montanhas mais altas da Cadeia Marginal de Montanhas do país (Figura 2.1.9). É provável que a cobertura combinada das manchas florestais afromontanas fechadas de Angola não exceda os 1000 ha (10 km²). As manchas florestais a 1800-2450 m no morro do Moco totalizam 85 ha e na serra da Namba cerca de 580 ha (Mills *et al.*, 2013). Estas são as únicas manchas de floresta fechada afromontana em Angola com mais de uns quantos hectares de área. Estão localizadas em vales profundos, muitas vezes sob a forma de galerias ao longo de cursos de água, e têm nas encostas íngremes ou nos afloramentos rochosos, desprovidos de vegetação, uma certa protecção contra o fogo. Em tempos idos, antes do recente aumento dos fogos mediados pelo homem, e do aumento da densidade de gado, um amplo ecótono de arbustos retardadores de fogo protegia as margens das manchas florestais.

A distribuição das altas montanhas e picos de Angola, e as respectivas características topográficas, são ilustradas na Figura 4.7.1. Em linhas gerais, o mapa demarca a Zona de Escarpa de Angola (ver Capítulo 4.7), bem como

a distribuição dos montes-ilhas que se elevam, acentuadamente, acima das paisagens circundantes. A distribuição das Ecorregiões 4 e 5 é indicada nas Figuras 1.3.8 e 1.3.9.

As montanhas incluem o complexo basal e os granitos do Congo ocidental, quartzitos, xistos e gnaisses, com regossolos rasos ou ferralsolos mais profundos, dependendo do gradiente. Circundando as florestas e estendendo-se por uma área significativa, encontram-se os antigos prados das terras altas do Cuanza Sul, Benguela, Huambo, Bié e Huíla (Ecorregião 5).

A precipitação média anual situa-se entre os 800-1600 mm (Tabela 4.2.1). As florestas estão sujeitas a vários meses de seca durante o Inverno (Junho a Agosto). Embora sejam descritas como “florestas nubladas” por Barbosa (1970), têm provavelmente menos exposição a nuvens baixas e a nevoeiro do que os locais na escarpa, a julgar pela relativa escassez de epífitas e pelas características esclerófilas de muitas espécies arbóreas e arbustivas.

Tabela 4.2.1 Dados climáticos para estações dentro das ecorregiões da floresta afromontana e prados. Precipitação média anual (PMA), temperatura média anual (TMA) e temperaturas médias mensais para os meses mais quentes e frios.

Estação	Província	Altitude (m)	PMA (mm)	TMA (°C)	Mês mais quente (°C)	Mês mais frio (°C)
Cassongue	Cuanza Sul	1650	1521	19,7	21,2	16,9
Huambo	Huambo	1700	1210	21,1	22,6	17,9
Humpata	Huíla	2100	805	14,6	17,2	11,2

As florestas afromontanas têm sido caracterizadas por White (1978) como as que incluem um conjunto de espécies arbóreas que ocorrem na maioria das florestas e que constituem este centro de endemismo. A sua composição florística apresenta poucas espécies arbóreas em comum com as florestas húmidas da planície guinéu-congolesa, mas algumas espécies afromontanas misturam-se com elementos guinéu-congoleses nas florestas da escarpa angolana.

As florestas têm copas contínuas, embora irregulares, pouca estratificação e apresentam geralmente uma altura inferior a 20 m. Em Angola, as espécies típicas afromontanas são representadas por *Apodytes dimidiata*, *Cassipourea gummiflua*, *Ficalhoa laurifolia*, *Ilex mitis*, *Maesa lanceolata*, *Maytenus acuminata*, *Myrica conifera*, *Nuxia congesta*, *Podocarpus latifolius* (*P. milanjanianus*),

Prunus africana, *Rhamnus pruinosoides* e *Strombosia scheffleri*. Outras espécies arbóreas encontradas nestas manchas florestais, nas ravinas profundas das altas montanhas, e ao longo da crista da escarpa angolana incluem *Brachylaena huillensis*, *Bridelia* spp., *Buxus benguellensis*, *Chrysophyllum argyrophyllum*, *Englerophyton magalismontanum*, *Erythroxylon emarginatum*, *Faurea speciosa*, *Ficus verruculosa*, *Hymenodictyon floribundum*, *Newtonia buchananii*, *Ochna pulchra*, *Parinari curatellifolia*, *Pittosporum viridiflorum*, *Polycias fulva*, *Pteleopsis anisoptera*, *P. myrtifolia*, *Schrebera welwitschii*, *Syzygium guineense* e *Trema orientale*.

A paisagem quartzítica quebrada da crista da escarpa e ravinas incissadas tem uma mistura de espécimes atrofiados de muitas das espécies acima, além de arbustos e herbáceas floríferas de géneros como *Berkheya*, *Cassia*, *Cyathia*, *Dissotis*, *Dolichos*, *Eriosema*, *Felicia*, *Geigeria*, *Gnaphalium*, *Gnidia*, *Helichrysum*, *Ipomoea*, *Myrsine*, *Polygala*, *Selago*, *Stoebe*, *Vernonia* e *Xerophyta*. Em locais ligeiramente sombrios, com infiltração de águas subterrâneas, encontram-se espécies endémicas de *Streptocarpus*. As gramíneas incluem espécies de *Aristida*, *Ctenium*, *Eragrostis*, *Hyparrhenia*, *Loudetia*, *Monocymbium*, *Themeda* e *Tristachya*. Nas areias do lençol freático de vales rasos, são comuns membros das *Cyperaceae* e *Orchidaceae*.

Vários géneros que representam elementos do Cabo/afrotemperados são encontrados nos prados que rodeiam as florestas de grande altitude, incluindo espécies de *Cliffortia*, *Erica*, *Faurea*, *Kniphofia*, *Philippia* e *Protea*. Nas encostas mais baixas do morro do Moco, ocorrem bosques baixos de miombo, compreendendo *Brachystegia spiciformis*, *B. floribunda* e *Julbernardia paniculata*, muitas vezes com espécies de *Protea*.

Os vestígios florestais estão sob forte pressão de fogos regulares, em torno das suas margens, e de desflorestação para lenha e cultivo. Da mesma forma, os prados e arbustos circundantes foram transformados de misturas ricas de arbustos e comunidades de margem florestal em prados de gramíneas curtas. Fotografias da década de 1930 (Gossweiler & Mendonça, 1939) mostram arbustos bem desenvolvidos de *Protea*, *Philippia* e *Xerophyta* à volta das florestas da época, comunidades que não foram registadas nas últimas décadas. Em 1960, a autoridade em *Protea*, John S. Beard, fotografou o que descreveu como sendo provavelmente a *Protea* maior do mundo nos prados do Moco (Beard, 1993) (Figura 1.3.7). Actualmente, os prados estão reduzidos a uma cobertura curta, dispersa, com margens abruptas para as florestas (Figura 4.2.1).

Enquanto a vegetação dessas florestas aguarda estudo detalhado, a avifauna tem sido alvo de um grande interesse nas últimas décadas. A atenção centrou-se nas espécies raras e endémicas das florestas e prados circundantes, tal como referido na Caixa 4.7.1.



Figura 4.2.1 Margem cortada pelo fogo da floresta afromontana no morro do Moco, com *Podocarpus milanjanus* de 25 m de altura. É de notar a pessoa que se encontra na base do *Podocarpus*. Fotografia tirada em 1972.

4.2.2 Prados afromontanos (Ecorregião 5)

Os prados montanhosos da Cadeia Marginal de Montanhas de Angola e do Planalto Antigo (Diniz, 1991) encontram-se nas terras altas do Cuanza Sul, Benguela, Huambo, Bié e Huíla. Os prados mais extensos, conhecidos como *anharas do alto*, encontram-se em paisagens suavemente onduladas entre 1500 e 1800 m, com as suas colinas ondulantes a elevarem-se até aos 2620 m no morro do Moco. A geologia subjacente compreende, sobretudo, rochas cristalinas do complexo basal, produzindo leptossolos rasos, ferralso-los e passando a arenossolos no leste. Estes prados cobrem menos de 1% do território. As nascentes do Cuanza, Cubango, Cunene e afluentes superiores do Congo e Zambeze drenam o alto planalto, e áreas de solos sazonalmente saturados, com horizontes lateríticos impermeáveis, resultando na quase

ausência de árvores, mas numa abundância de espécies gramíneas, herbáceas floríferas e geófitas, incluindo diversas orquídeas (Figuras 1.3.10 e 4.2.2). Áreas mais bem drenadas têm arbustos e árvores baixas, muitas vezes com o aparecimento de miombo “anão” (2-5 m de altura) de *Brachystegia spiciformis*, *B. floribunda* e *Julbernardia paniculata*, especialmente em solos rochosos rasos sobre quartzitos.



Figura 4.2.2 *Aloe grata* nas encostas do morro do Moco, com vista para os prados montanhosos dos planaltos do Huambo.

Em muitas áreas do planalto e peneplanícies de drenagem do Congo e do Zambeze, uma grande diversidade de geoxilas ocupa posições na catena entre bosques de miombo e prados de vales, onde as relações de água, fogo e, em algumas áreas, as geadas são responsáveis por uma grande diversidade de geoxilas, com 198 espécies de 40 famílias registadas por Meller *et al.* (2022). A presença de geoxilas é conhecida localmente como as **anharas do ongote** (planícies do ongote) assim designadas em homenagem às duas espécies de geoxilas mais abundantes – *Brachystegia russelliae* e *Cryptosepalum maraviense*. Estas geoxilas crescem em ferralsolos arenosos, ao passo que o mesmo hábito geoxílico é encontrado num conjunto diferente de espécies que ocupam os arenossolos profundos das **chanas da borracha** (planícies da planta da borracha *Landolphia*) das províncias da Lunda e Moxico, no leste de Angola (Caixa 4.3.3).

As árvores destes prados incluem espécies de *Faurea*, *Protea*, *Syzygium*, *Cussonia*, *Ochna* e *Parinari*. As gramíneas são mais pequenas (0,5-1 m) do que as das savanas méxicas, que variam de 1-3 m de altura. Este tipo de flora aguarda um estudo detalhado, com a composição das espécies a formarem

um *continuum* de gramíneas curtas e escassas, em solos rasos (*Aristida*, *Ctenium*, *Eragrostis*, *Themeda*, *Monocymbium*) (Figura 1.3.10), a uma cobertura mais alta e densa de *Andropogoneae*, em solos mais profundos.

4.2.3 Composição faunística das florestas e dos prados afromontanos

As florestas e prados afromontanos de Angola apresentam uma baixa diversidade de mamíferos, com as poucas espécies de mamíferos maiores, que anteriormente ocorriam nas terras altas, praticamente extintas, devido à caça. Além da avifauna, a fauna animal das florestas e prados afromontanos, bem como a sua flora, aguardam estudo detalhado. No entanto, a avifauna é excepcionalmente rica em espécies raras e endémicas, com uma distribuição restrita. Desde as primeiras expedições museológicas às terras altas de Angola, na década de 1930, tem sido objecto de um interesse considerável, interesse esse que tem aumentado ao longo das últimas duas décadas (Dean *et al.*, 2019).

Mills & Dean (2021) documentaram a avifauna do morro do Moco e de outras florestas e prados afromontanos dos planaltos angolanos. A sua lista de verificação para o morro do Moco confirma registos de 299 espécies, incluindo oito das 24 aves endémicas de Angola: francolin-da-montanha, rabo-de-junco-de-angola, barbaças-garganta-pálida, fuinha-de-angolan, papa-moscas-de-angola, beija-flor-das-montanhas, peito-de-fogo-de-landana e bico-de-lacre-de-angola. Além disso, o morro do Moco é importante para a sobrevivência de 12 subespécies endémicas dos planaltos do oeste angolano. A ave endémica mais importante no morro do Moco é o francolim-da-montanha, com cerca de 75 casais (Mills *et al.*, 2011).

Mills & Dean (2021) fazem a seguinte observação: “Dentro desta avifauna encontra-se todo o *continuum* do processo de especiação, de populações isoladas, ainda que indiferenciadas, como o pombo-de-olho-amarelo, *Columba arquatrix*, a subespécies endémicas fenotipicamente divergentes, como a raça *angolensis* do barbadinho-de-montanha, *Pogoniulus coryphaea*, a espécie incluindo a endémica francolin-da-montanha, *Pternistis swierstrai*. Os parentes mais próximos de todas estas aves ocorrem em áreas montanhosas distantes, e estão a desenvolver isoladamente linhagens separadas em Angola.”

A área de estudo do morro do Moco tem uma extensão inferior a 100 km², dos quais apenas 85 ha (0,85%) são florestas afromontanas fechadas. Grande parte da floresta sofre de perturbação devida a actividades humanas. Com base em registos das décadas de 1930 e 1950, várias espécies de aves foram levadas à extinção local no morro do Moco, incluindo o barbaças-garganta-pálida. O tordo-da-terra-laranja, a felosa-de-laura e o republicano-de-cauda-barrada não foram registados neste século. Uma área maior (cerca de 580 ha) de florestas afromontanas ocorre na serra da Namba, e está ainda por estudar em detalhe. A sua importância como último refúgio para as espécies afromontanas ameaçadas de Angola é óbvia. Na tabela 4.4.2 é apresentada uma lista restrita de espécies típicas de anfíbios, aves e répteis registados nas florestas e prados afromontanos.

Tabela 4.2.2 Espécies de vertebrados típicas das florestas e prados afromontanos de Angola.

Anfíbios	rela-da-chela, rã-arborícola-de-anchieta, rã-foguete-de-udzungwa
Répteis	osga-das-casas-de-benguela, osga-diurna-do-namibe-montana, lagartixa-pintalgada, lagarto-de-escamas-ásperas-ocidental, lagarto-de-escamas-ásperas-pequeno, lagarto-espinhoso-de-angola, camaleão-de-angola, víbora-de-angola, cobra-da-areia-de-ansorge
Avifauna <i>Floresta e margens de floresta</i>	francolim-da-montanha, barbaças-careca, batis-da-margarida, picanço-de-perrin, felosa-de-laura, fuinha-de-angola, eremomela-de-salvadori, tordo-da-terra laranja, papa-moscas-de-angola, beija-flor-das-montanhas, beija-flor-de-oustalet, beija-flor-bronzeado, pintadinho-cinza, bico-de-lacre-de-angola, canário-de-faces-pretas, canário-cinzento-das-montanhas
Prados	francolim-de-finsch, noitibó-da-montanha, andorinhão-de-bioko, cotovia-de-angola, bulbul-picanço, andorinha-das-barreiras-de-brazza, andorinha-preta-e-ruiva, beija-flor-de-bocage, tecelão-de-manto-preto, sentinela-de-fülleborn

Referências: Capítulo 4.2 O bioma de floresta afromontana e do prado montano

Barbosa, L. A. G. (1970). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda.

Beard, J. S. (1993). *The proteas of tropical Africa*. Kangaroo Press. 112 pp.

Burgess, N. D., Butynski, T. M., Cordeiro, N. J., et al. (2007). The biological importance of the Eastern Arc Mountains of Tanzania and Kenya. *Biological Conservation*, 134: 209-31.

Dean, W. R. J., Melo, M., & Mills, M. S. L. (2019). The avifauna of Angola: richness, endemism and rarity. In Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.). *Biodiversity of Angola*. Springer, Switzerland, pp. 335-356.

- Gossweiler, J., & Mendonça, F. A. (1939). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Ministério das Colónias, Lisboa. 242 pp.
- Fjeldså, J., Bowie, R. C. K., & Rahbek, C. (2012). The role of mountain ranges in the diversification of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 43: 249-265.
- Meadows, M. E., & Linder, H. P. (1993). A palaeoecological perspective on the origin of Afromontane grasslands. *Journal of Biogeography*, 20: 345-355.
- Meller, P., Stellmes, M., Fidelis, A., et al. (2022). Correlates of geoxyle diversity in Afrotropical grasslands. *Journal of Biogeography*, 49: 339-352.
- Mills, M. S. L. (2019). The avifauna of Kumbira Forest and surroundings, western Angola. *Malimbus*, 41: 12-31.
- Mills, M. S. L., & Dean, W. R. J. (2021). The avifauna of Mount Moco, Angola. *Bull. ABC*, 28: 58-77.
- Mills, M. S. L., Melo, M., & Vaz, A. (2013). The Namba Mountains: new hope for Afromontane forest birds in Angola. *Bird Conservation International*, 23: 159-167.
- Mills, M. S. L., Olmos, F., Melo, M., et al. (2011). Mount Moco: Its importance to the conservation of Swierstra's Francolin *Pternistis swierstrai* and the Afromontane avifauna of Angola. *Bird Conservation International*, 21: 119-133.
- Vaz da Silva, B. A. D. N. (2015). Evolutionary history of the birds of the Angolan highlands – the missing piece to understand the biogeography of the Afromontane forests. M.Sc. thesis. Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, Universidade do Porto.
- White, F. (1978). The Afromontane region. In Werger, M. J. A. (Ed.). *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. The Hague: W. Junk.
- White, F. (1983). *The Vegetation of Africa: A Descriptive Memoir to Accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO Vegetation Map*. UNESCO, Paris.

CAPÍTULO 4.3

O BIOMA DE SAVANA MÉSICA

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- Qual é o bioma mais extenso em Angola, por que razão é chamado miombo e quais são as suas principais características;
- Porque é que a fisiografia e a dinâmica da paisagem são tão importantes para moldar os padrões dos ecossistemas através do planalto e das peneplanícies de Angola, como funcionam e como reconhecê-los;
- Que espécies de mamíferos são típicas dos diferentes tipos de savana e porquê;
- Que respostas comportamentais têm as árvores de miombo à sazonalidade climática;
- O que explica a presença de “florestas subterrâneas” em paisagens de miombo.

Contexto: As savanas tropicais de Angola

As savanas, nas suas diversas formas, ocupam 20% da superfície terrestre e cerca de 50% do continente africano. Cobrem mais de 80% do território angolano (94% se for incluído a componente de savana de capim alto da floresta congoleza/mosaicos de savana). São representadas por nove ecorregiões em dois biomas – as savanas méticas/distróficas e as savanas áridas/eutróficas (Figura 4.3.1). Estes dois biomas correspondem às zonas fitogeográficas “Panda” (*Brachystegia*) e “Adansonia”, descritas por Gossweiler & Mendonça (1939). Burgess *et al.* (2004), na classificação que fazem dos biomas terrestres de África, colocaram 24 ecorregiões no que chamam bioma dos prados tropicais e subtropicais, das savanas, dos arbustos e das florestas. Estas ecorregiões abrangem a diversidade de ecossistemas, do Sahel ao Calaári, que Huntley & Walker (1982) definiram globalmente como savanas tropicais, um conceito agora amplamente adoptado (Frost *et al.*, 1986; Sankaran, 2005; Archibald *et al.*, 2013; Bond, 2019).

Este capítulo abordará a ecologia de savanas méticas/distróficas, centrando-se nos ecossistemas de miombo que caracterizam o planalto angolano e as peneplanícies orientais, mas incluindo também os bosques

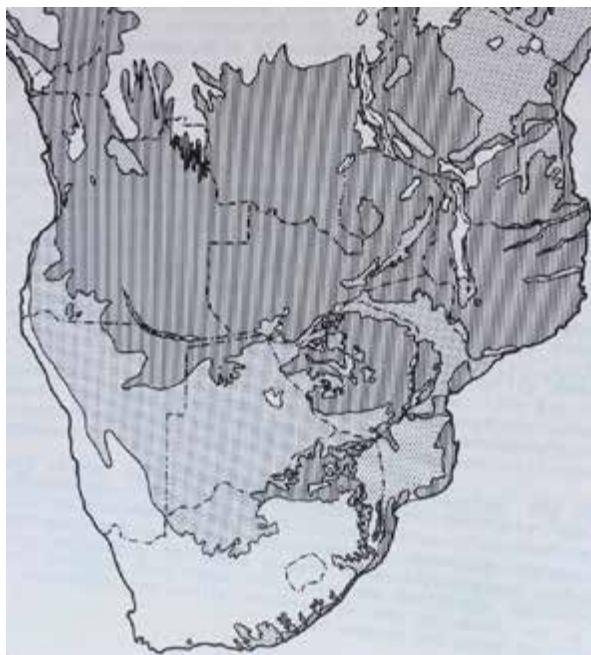


Figura 4.3.1 Savanas da África Austral. Riscas verticais – savanas mésicas/distróficas; pontilhado – savanas áridas/eutróficas. A partir de Huntley (1982). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer. Berlin.

abertos secos de *Baikiaea* do sul. As savanas áridas/eutróficas do sudoeste e da faixa costeira são descritas no Capítulo 4.4.

Apesar da importância de miombo em toda a África Central, relativamente pouca investigação tem sido realizada sobre a ecologia e a biologia populacional dos ecossistemas de miombo, quando comparado com os ecossistemas de *fynbos*, prados, *karoo* e savana na África Austral (Cowling *et al.*, 1997). Barbosa (1970) e Monteiro (1970a, 1970b) facultam descrições detalhadas da composição vegetal e da estrutura de miombo de Angola, com este último autor a fazer a primeira análise quantitativa sistemática florística das comunidades de miombo e das características morfológicas das espécies arbóreas. Na última década, estudos sobre a palanca-negra-gigante (Vaz Pinto, 2019) e sobre os aspectos da estrutura e dinâmica das comunidades de miombo (Reverman & Finckh, 2019; Zigelski, Gomes & Finckh, 2019; Gomes *et al.*, 2021; Finckh *et al.*, 2021; e referências incluídas) introduziram uma nova onda de investigação sobre o miombo no país. Para além de Angola, o extenso trabalho realizado em savanas por ecologistas franceses na Costa do Marfim (Abbadie *et al.*, 2005), por ecologistas zambianos Emmanuel Chidumayo & Peter Frost (1996) na Zâmbia

e no Zimbabué, pelo ecologista belga François Malaisse (1983) em Shaba, República Democrática do Congo, pelos ecologistas sul-africanos Scholes & Walker (1993) e pela equipa de investigação do Parque Nacional Kruger (Du Toit, Rogers & Biggs 2003) fornecem uma base muito sólida sobre a estrutura e o funcionamento da savana. Mais recentemente, o trabalho de William Bond (2019), Sally Archibald (2017) e colegas impulsionou a abertura de novas perspectivas sobre a ecologia da savana, tanto em savanas áridas como méticas. Muito do que se segue baseia-se no trabalho destes importantes académicos.

AS SAVANAS MÉSICAS DE ANGOLA (Ecorregiões 6-11)

4.3.1 Definição e distribuição

Os principais critérios de diagnóstico dos ecossistemas de **savana mética** tropical são a co-dominância de árvores e gramíneas, a **sazonalidade** climática de Verões quentes e húmidos, Invernos amenos e secos (entre 650-1400 mm de precipitação por ano, com uma estação seca de quatro a oito meses), a dominância do estrato herbáceo por **gramíneas** C_4 , a prevalência de **solos distróficos** e inférteis, e o papel do **fogo** como principal consumidor de biomassa vegetal.

O bioma de savana mética ocupa 68% da área terrestre de Angola (Figura 1.2.2, Tabela 1.2.3):

- Ecorregião 6 – Savanas das escarpas: 5,2%
- Ecorregiões 7 e 8 – Bosques e prados de miombo: 45,1%
- Ecorregião 9 – Matas zambezienses de *Baikaia*: 13,5%
- Ecorregião 10 – Bosques secos de *Cryptosepalum*: 0,05%
- Ecorregião 11 – Prados sazonalmente alagados: 4,3%

A esta lista podem ser acrescentados os altos componentes de prados dos mosaicos da floresta/savana congoleza do norte de Angola (Ecorregiões 2 e 3), que ocupam 16% da área terrestre do território.

No Capítulo 1.3 são apresentadas breves descrições destas ecorregiões, com mapas da sua distribuição apresentados nas Figuras 1.3.11-1.3.13,

1.2.19-1.2.21. Concentrar-nos-emos aqui no miombo, a típica ecorregião de savana méstica que ocupa mais de 2,7 milhões de km² de África, sendo a formação vegetal dominante de Angola.

Miombo é um termo inicialmente adoptado por ecologistas de língua inglesa, a partir do nome zambiano (*muombo*) para *Julbernardia paniculata* ou, em alternativa, *muuyombo* para *Brachystegia boehmii*. Gossweiler & Mendonça (1939) referiram-se à formação de miombo como a *mata de panda*. Em algumas zonas de Angola, a *J. paniculata* é conhecida como *umpanda*, enquanto um dos muitos nomes locais para a *Brachystegia spiciformis* é *mupanda* (Figueiredo & Smith, 2012). Miombo é um termo usado agora internacionalmente para descrever as florestas centrais, do sul e do leste de África, savanas e prados incluídos, dominadas pelos géneros lenhosos *Brachystegia*, *Julbernardia* e *Isoberlinia*. As Figuras 4.3.2 e 4.3.3 apresentam exemplos de miombo típico angolano. A interdigitalização de prados, frequentemente sem árvores, com matas é uma característica de miombo. As relações entre o fogo e a humidade do solo mantêm limites acentuados entre prados e florestas, reflectidos na sequência catenal típica encontrada nas paisagens de miombo (Caixa 4.3.1).



Figura 4.3.2 Esquerda: Mata de miombo aberta madura típica de *Brachystegia* e *Julbernardia*, perto de Caconda.

Figura 4.3.3 Direita: Miombo misto num local protegido de fogos intensos. Reserva Natural de Barbosa, Estação de Investigação do Chianga, Huambo. É de notar a cobertura contínua de gramíneas sob a canópia das árvores.

4.3.2 Paisagens, solos, o conceito de catena, termiteira e florestas subterrâneas

Os sistemas de miombo ocorrem habitualmente nas vastas peneplanícies das superfícies de planação, geologicamente antigas, “africanas” e “pós-africanas”, do planalto centro-africano, a 900-1400 m. Na metade húmida de Angola, a metade ocidental, a geologia subjacente contém rochas pré-câmblicas cristalinas (formadas antes de há 550 milhões de anos) que produzem ferralsolos. Na metade oriental do país, as areias do Calaári (arenossolos) foram depositadas pelo vento e pela água nos últimos cinco milhões de anos. Os dois tipos de solo são ambos intensamente lixiviados há milhões de anos e, como tal, apresentam baixa fertilidade (distróficos). A oeste, são frequentes grandes cúpulas de granito, todavia, a leste é possível percorrer cerca de 800 km através de planícies ondulantes ininterruptas e de vales pouco profundos, entre o Huambo e o Cazombo.

Uma característica ecológica importante de miombo é a sequência regular e repetida de subidas e descidas, suavemente onduladas, na paisagem, com padrões de solo e de vegetação associados – uma característica conhecida como **catena** (Caixa 4.3.1). As sequências catenais não se limitam às savanas mésicas, pois ocorrem igualmente em diversos ecossistemas de savanas áridas, em areias graníticas e argilas basálticas, onde é possível o desenvolvimento de solos sódicos na base das encostas (Venter *et al.*, 2003) (Caixa 4.4.1). Os solos de miombo são, na sua maioria, altamente lixiviados, ácidos, com baixa capacidade de troca catiónica, e com baixo azoto e fósforo disponíveis. As grandes árvores da catena superior captam a maior parte dos nutrientes disponíveis. Como consequência dos fogos e da actividade das térmitas, a acumulação de folhagem seca é lenta, e os níveis de matéria orgânica do solo são baixos. Os ferralsolos do oeste apresentam níveis elevados de alumínio, o que impõe limites à produção agrícola.

Horizontes impermeáveis em solos de miombo, como as camadas lateríticas, podem causar alagamentos sobre lençóis freáticos mal arejados e **elevados**, com o crescimento atrofiado de árvores. Ao longo de grande parte de miombo húmido de Angola, os locais sazonalmente alagados têm prados hidrófilos com árvores e arbustos dispersos e, em muitas áreas, uma abundância de **termiteira**. A termiteira desempenha um papel fundamental na padronização de escala fina, e nas relações nutricionais das paisagens de

miombo (Caixa 4.3.2). Outra característica notável de miombo é a presença de “**florestas subterrâneas**” – exclusivas das savanas mésicas/distróficas de miombo africano e do cerrado brasileiro (Caixa 4.3.3). Estas três características especiais das paisagens de savana mésica – a catena, a diversidade dos termiteiras e as extensas “florestas subterrâneas” – exigem uma descrição detalhada e são apresentadas nas três caixas que se seguem.

CAIXA 4.3.1 CATENA: UMA CARACTERÍSTICA ECOLÓGICA CLÁSSICA DAS SAVANAS AFRICANAS

Muito do que é preciso entender sobre as paisagens africanas pode ser mais bem aprendido a partir do ar. Nem são necessárias aeronaves nem drones. Com uma ligação à Internet, o **Google Earth** revela-se uma ajuda extraordinária para o ecologista, em particular para os investigadores que exploram os inúmeros cantos remotos de Angola, onde o acesso pode ser difícil, se não impossível. Com um clique apenas, obtemos uma visão panorâmica de qualquer ponto do país ou do mundo. O que se torna imediatamente visível do espaço é um padrão denso de tons escuros e claros sobre grande parte do planalto angolano, representando a reflectância (albedo) de diferentes densidades de vegetação. Os padrões são frequentemente repetidos numa sequência regular: tons escuros em terrenos mais elevados, tons claros em vales.

Um bom exemplo de padrão encontra-se no **Parque Nacional do Bicular**, na Huíla (Figura 4.3.4). A fronteira do Bicular encontra-se claramente delimitada ao longo da sua fronteira norte, onde a desflorestação deixou uma faixa sem árvores de areias pálidas, contrastando com as paisagens protegidas no interior do parque, escuras e densamente arborizadas. Um padrão dendrítico, como linhas numa impressão digital, resulta da alternância de faixas lenhosas e de gramíneas. Trata-se de uma sequência de diferentes solos e vegetação, repetida consistentemente em facetas específicas de vales (*mulola*) e elevações (*tunda*). Os prados de gramíneas da linha de drenagem (*mulola*) ocorrem em todas as savanas mésicas da África Central e Austral, conhecidas como *dambos* em muitos países. O padrão resulta da erosão lenta do planalto e das peneplanícies, e do movimento descendente de água, partículas do solo e nutrientes. Os padrões reflectem uma cadeia (**catena**) de sequências topográficas/solo/vegetação. Na sua descrição da vegetação

do Bicular, Teixeira (1968) faculta um mapa e um diagrama de perfil da estrutura da vegetação que ilustra a sequência de solos e vegetação (Figuras 4.3.5 e 4.3.6). É um modelo repetido através do planalto centro-africano, de Malange, em Angola, passando pela Zâmbia e pelo Malawi, à Gorongosa, em Moçambique.

A catena segue uma sequência de condições de humidade e nutrientes do solo.

- O terreno mais elevado é bem drenado, perdendo partículas finas e catiões básicos (cálcio, magnésio, potássio e sódio) através do escoamento superficial e subsuperficial, resultando, assim, numa lixiviação e acidificação destes solos **eluviais** grossos que se formaram por desgase *in situ*.
- Os solos **coluviais** da encosta côncava estão também sujeitos a lixiviação, recebendo material através de deslizamentos. A drenagem transporta o material ainda mais para baixo, e verticalmente, para os solos **iluviais** cinzentos mais profundos na base da encosta, que recebem igualmente catiões de encosta ascendente com um consequente aumento do seu pH.
- Em vales maiores, os solos dos terrenos mais baixos podem ser aumentados pelo fluxo da corrente que transporta sedimentos **aluviais** soltos, não consolidados e siltosos.

As catenas ocorrem normalmente em savanas mésicas, onde o clima sazonal propicia precipitação suficiente para conduzir os processos de translocação sem eliminar os catiões e os sedimentos da paisagem.

A importância da catena é que ela é encontrada em 60% do território angolano, mais propriamente nas matas de miombo e nas savanas do planalto e peneplanícies. A sequência segue um padrão regular. No Bicular, os arenosolos avermelhados e bem drenados são ocupados por matas de *Baikiaea* e balcedos de *Combretum*. Em direcção às margens dos terrenos mais elevados, o bosque de *Brachystegia*, profundamente enraizada, transita para uma franja estreita de bosque de *Burkea*, seguido por uma faixa de savana de *Terminalia* de raízes superficiais. Podem ser encontrados nas pálidas areias brancas da margem de declives convexos (Figura 4.3.6). A dispersão lateral e o enraizamento pouco profundo de *Terminalia* no solo superficial oxigenado explicam provavelmente a sua capacidade de crescer nas areias sazonalmente encharcadas. Durante as chuvas, um lençol freático elevado resulta numa

linha de escoamento de água (*seepline*) sazonal sob a faixa de *Terminalia*, com um fluxo fino de água dessas areias brancas. Seguem-se prados abertos no lençol freático sazonalmente elevado da encosta côncava, que termina nos fluvissois argilosos escuros e pouco drenados do fundo do vale. Tal como os prados, os solos do vale estão sazonalmente alagados, impedindo o crescimento das árvores. O encharcamento sazonal é revelado no subsolo por pequenas manchas azuis e alaranjadas das argilas de gleissolos. Em algumas catenas, o fundo do vale pode incluir um pequeno charco (*tala*) ou uma linha estreita de árvores florestais (*muxito*), onde a erosão criou melhores condições de drenagem, adequadas ao crescimento das árvores florestais.



Figura 4.3.4 Vista do Google Earth (Landsat/Copernicus) do Parque Nacional do Bicular. É de notar as margens desflorestadas (pálidas a brancas) que o rodeiam, bem como as linhas claras das mulolas gramíneas e as faixas escuras de miombo, e o bosque de *Baikiaea/Brachystegia* no terreno mais elevado das *tundas*. O centro da imagem do Google Earth, a 1242 m de altitude, está localizado a 150 17' 23.02" S; 140 44' 15.13" E.

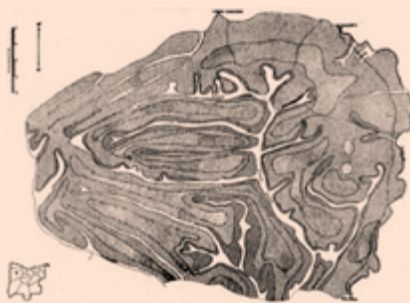


Figura 4.3.5 Mapa da vegetação do Parque Nacional do Bicular. A partir de Teixeira (1968), que espelha as sequências catenais vistas na imagem de satélite de 2018.



Figura 4.3.6 Diagrama de perfil da catena através de uma mulola no Bicular. 1 Prados de *Loudetia* com geoxilas *Parinari* e *Pygmaeothamus* dispersas em solo coluvial e aluvial. 2 Savana aberta de *Burkea*, *Terminalia*, *Tristachya* e *Eragrostis* em solo coluvial e iluvial. 3 Mata de *Brachystegia*, *Julbernardia*, *Hyparrhenia* e *Andropogon* em solo eluvial e coluvial. 4 Balcedo de *Hippocratia*, *Baphia*, *Croton*, *Combretum* e *Baikiaea* em solo eluvial. A partir de Teixeira (1968). Parque Nacional do Bicular. Instituto de Investigação Agronómica de Angola, Nova Lisboa.



Figura 4.3.7 Miombo no Parque Nacional do Bicular, na Huíla. A catena avança do bosque de *Baikiaea* e do balcedo no topo do planalto, através do bosque de *Brachystegia/Julbernardia*, até uma franja da savana de *Burkea*, na margem de terrenos baixos, onde as geoxilas salpicam os prados.

CAIXA 4.3.2 PADRÕES, *HOTSPOTS* DE NUTRIENTES E O PAPEL DAS TÉRMITAS NAS SAVANAS MÉSICAS

“Compreender é apreender os padrões.”

Isaiah Berlin (1997)

A detecção e compreensão de padrões espaciais na natureza é uma das actividades mais fascinantes para o ecologista curioso. Os padrões aparecem numa ampla gama de escalas, do continental ao local. A distribuição dos biomas de savana está centrada nas peneplanícies do planalto africano (mésico/distrófico) e nas superfícies erodidas mais recentes das bacias hidrográficas quentes e áridas (savanas áridas/eutróficas). À escala da paisagem, as sequências solo/vegetação de catenas são uma característica das savanas méticas e áridas. Numa escala mais fina, um dos padrões mais difundidos nas savanas de África são aqueles criados por colónias de térmitas. A sua importância como *hotspots* de nutrientes em savanas méticas/distróficas merece uma menção especial, assim como o seu papel como refúgio para espécies de savanas intolerantes ao fogo (Joseph *et al.*, 2013). A flora das termiteiras nos sistemas de miombo é extraordinariamente rica, com mais de 700 espécies de plantas lenhosas encontradas apenas na termiteira da Zâmbia (Fanshawe, 1969).

As termiteiras são visíveis tanto no solo como a partir de imagens de satélite. As térmitas e as suas colónias apresentam-se sob diversas formas e

densidades (Abe *et al.*, 2000). São insectos **eussociais**, com papéis claramente definidos para operários e soldados, para dispersar adultos alados, e para o rei e para a rainha, responsáveis pela reprodução. Há dois grupos principais de especial interesse: térmitas húmívoras, que ingerem matéria orgânica e solo, e térmitas lenhívoras, que consomem matéria vegetal intacta. Ambos são agentes críticos na mineralização de matéria vegetal morta. Aqui a discussão centrar-se-á nas termiteiras de montículos altos dos *Macrotermes* e na sua cultura de fungos, e nas pequenas termiteiras dos *Cubitermes* e *Trinervitermes*, muitas vezes esféricas ou de ponta afiada. Os *Cubitermes* e os *Trinervitermes* não cultivam jardins de fungos.

As termiteiras de grandes montículos dos *Macrotermes falciger*, que se alimentam de plantas lenhosas e de folhada, são particularmente proeminentes nos solos profundos e bem drenados de miombo húmido. Aqui têm, em média, 3-5 montículos de ha^{-1} , de até 5 m de altura, e com uma área basal de cerca de 30 m^2 (Erens *et al.*, 2015a). Os *Macrotermes* cortam e colhem material lenhoso, transformando-o em serradura e alimentando, com a madeira ou erva mastigada e regurgitada, os fungos em decomposição com os quais mantêm uma relação mutualista (Figura 3.2.12). As térmitas não possuem as enzimas necessárias para digerir a celulose e a lignina da matéria vegetal, mas a biomassa dos fungos, rica em nitrogénio, fornece-lhes a maior parte do seu alimento. Os *Macrotermes* cultivam jardins de micélios fúngicos em câmaras no interior da secção superior dos montículos, onde o microclima húmido é ideal para o crescimento de fungos. No Verão, os esporóforos emergem, gerando deliciosos cogumelos para as comunidades locais (Figura 3.2.11).

A termiteira pode ser ocupada durante séculos a fio (Erens *et al.*, 2015b) por sucessivas gerações de rainhas, que vivem até 20 anos. As térmitas construtoras de montículos seleccionam partículas de argila, em vez de grãos de areia, para construir os seus formigueiros, concentrando desse modo nutrientes no interior da matriz de solos pobres em nutrientes. As térmitas procuram comida numa área vastíssima. Esta actividade concentra azoto, fósforo e cationes permutáveis no material de construção de montículos, acentuada pelo aumento da evaporação da humidade através dos extensos canais de ventilação existentes na termiteira, e libertadas pelas chaminés destas imensas estruturas, muito complexas do ponto de vista arquitectónico. À medida que um montículo vai crescendo, desenvolve uma superfície

externa dura, não permitindo que a chuva penetre em profundidade na colónia e resultando em compostos móveis (saís) concentrados numa zona de acumulação central. Uma vez exposta, torna-se um **depósito de sal** (*salt-lick*) alvo da preferência de muitas espécies animais. Os depósitos de sal do Parque Nacional da Cangandala são os epicentros de nutrientes da vida animal, procurados por todos os mamíferos de grande porte, mais especialmente pela palanca-negra. Descobriu-se que os níveis de sódio nas termiteiras activas são 20 vezes superiores aos dos solos florestais circundantes (Baptista *et al.*, 2012; Figura 4.3.8). A riqueza nutricional destes *hotspots* reflecte-se nas adaptações especializadas (frutos dispersos por aves, espinhos, pequenos ramos resistentes ao pastoreio, folhas duras de vegetação esclerófila) das espécies vegetais que colonizam os montículos dos *Macrotermes*. As térmitas criam, assim, um **hotspot rico** em nutrientes – um ecossistema próprio que contribui para um leque muito diverso de espécies vegetais, que ocupam os solos ricos do montículo, e para as muitas espécies de animais que dependem do sistema (Malaisse, 1978; Figura 4.3.9).



Figura 4.3.8 Palancas-negras num depósito de sal (*salt lick*) no Parque Nacional da Cangandala. Fotografia de Pedro Vaz Pinto.

Muito mais abundantes são as diversas estruturas, tanto acima como abaixo do solo, das *Cubitermes* e *Trinervitermes* que se alimentam de húmus e de solo, construídas muitas vezes em solos sazonalmente alagados (Figuras 4.3.10 e 4.4.11). Estes são especialmente abundantes em miombo húmido. Em Shaba, na RDC, apresentam uma biomassa duas vezes maior do que a dos *Macrotermes* e constroem os formigueiros com a própria matéria fecal, compreendendo partículas de solo e húmus digerido, criando concentrações

loais de nutrientes numa escala espacial mais fina do que a dos montículos dos *Macrotermes*, esgotando a matéria orgânica da zona que rodeia cada formigueiro. Na savana de *Burkea-Ochna*, no norte da África do Sul, as *Cubitermes* têm até 380 formigueiros ha^{-1} , uma densidade muito superior em miombo húmido. Goffinet (1976) encontrou 1460 montículos *Cubitermes* e *Trinervitermes* ha^{-1} na savana de miombo de Shaba, tendo calculado que 10,4 milhões de térmitas ha^{-1} representavam um peso seco de 22,95 kg ha^{-1} , um valor muito superior à biomassa de vertebrados para as savanas de miombo.

Como veremos, as térmitas desempenham também um papel significativo nos padrões de “círculos de fadas” do deserto do Namibe. Em toda a África, das savanas místicas ao deserto hiperárido, são engenheiras ecológicas notáveis.



Figura 4.3.9 A complexa teia trófica de uma termiteira de altura considerável no miombo de Shaba, na RDC, incluindo 25 espécies que representam diferentes níveis tróficos. Os produtores incluem: gramíneas *Setaria* (1), árvores *Balanites* (5), suculentas *Sansevieria* (11), *Commiphora* (15), arbusto *Grewia* (18). Os consumidores incluem: os *Zonabris*, que se alimentam de flores (3), os *Bunaea*, que se alimentam de folhas (6), os *Treron*, que se alimentam de frutas (7), os *Cricetomys* (16). Os carnívoros incluem: a *Naja* (23). Os decompositores incluem: as térmitas *Macrotermes* (12), os cogumelos *Termitomyces* (20). Os parasitas incluem as carraças *Aponomma* (24). A partir de Malaisse (1978). *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. Junk, The Hague.



Figuras 4.3.10 e 4.3.11 Estruturas de chaminés de térmitas humívoras nos solos de chanas de miombo húmido, na Reserva Natural do Luando, Malange.

CAIXA 4.3.3 FLORESTAS SUBTERRÂNEAS DE ANGOLA

Uma característica típica de miombo angolano é um dos seus fenómenos mais intrigantes. A maior parte das espécies de árvores de miombo crescem em espécimes de copas largas, com 10-20 m de altura, formando as típicas matas abertas do planalto. Porém, alguns dos seus parentes próximos vivem vidas separadas como “árvores subterrâneas”, muitas vezes a poucos metros de distância. As *anharas do ongote* do Huambo e do Bié (em solos ferralíticos) e as *chanas da borracha* das Lundas (em arenossolos) fazem parte de comunidades vegetais especializadas descritas por White (1976) como “florestas subterrâneas”, dominadas por **subarbustos geoxílicos** – mais conhecidas actualmente como geoxilas.

Geoxilas são plantas lenhosas que reduziram seus caules e ramos acima do solo a pequenos rebentos que produzem folhas, flores e frutos imediatamente após a passagem das queimadas frequentes que varrem os ecossistemas de miombo (Figura 4.3.12). As geoxilas investem o seu crescimento lenhoso em rizomas (lignotubers ou xilopódios), frequentemente com uma densa rede de rizomas e raízes que chegam a cobrir mais de 50 m² (Figura 4.3.13). Como tal, colocam no subsolo, durante grande parte do ano, os seus órgãos regenerativos para os proteger de danos causados pelo fogo, geada ou herbivoria.



Figura 4.3.12 “Relvado” vividamente colorido, em tons laranja e amarelo, da geoxila *Cryptosepalum maraviense*, nas margens de uma mulola perto do Chitembo, no Bié. As areias brancas expostas na margem da comunidade *Cryptosepalum* indicam, provavelmente, a posição da linha de escoamento de água (seepline) na catena. Fotografia de John Mendelsohn.



Figura 4.3.13 Rizomas subterrâneos expostos de uma geoxila, *Ochna arenaria*. Fotografia de Amândio Gomes.



Figura 4.3.14 Folhas acima do solo de *Ochna arenaria*. Fotografia de Amândio Gomes.



Figura 4.3.15 *Cryptosepalum maraviense* em flor – a geoxila dominante das anharas do ongote. Fotografia de John Mendelsohn.



Figura 4.3.16 *Ficus* sp. a dar fruto – geoxilas nas planícies alagadas do Bulozí. Fotografia de John Mendelsohn.

O primeiro cientista a descrever o hábito da geoxila foi o ecologista dinamarquês Eugen Warming. A trabalhar no **cerrado** do Brasil (o equivalente sul-americano de miombo) em 1865, Warming ilustrou os sistemas radiculares subterrâneos da geoxila brasileira *Andira laurifolia* (Warming, 1908). Descreveu o seu “curioso modo de crescimento, pois trata-se de um exemplo claro de uma árvore que, devido aos fogos, foi obrigada a viver debaixo da terra”. O pioneiro da ecologia vegetal angolana, o suíço John Gossweiler, fez uma descrição detalhada das geoxilas das anharas e das chanas, e observou que: “Com o aparecimento das gramíneas, a comunidade torna-se **pirofílica**, e é precisamente a queimada que, estimulando o desenvolvimento dos dominantes, provoca a sua floração oito dias depois. A maturação do fruto realiza-se em menos de três meses, antes das primeiras chuvas de Setembro, de tal sorte que as sementes estão aptas a germinar precisamente nesta época” (Gossweiler & Mendonça, 1939).

O ciclo de crescimento das gramíneas segue o das geoxilas, crescendo e florescendo a meio do Verão, altura em que cobrem os órgãos aéreos da geoxila. As geoxilas desaparecem efectivamente de vista. Contudo, Gossweiler mostrou-se ambivalente quanto ao fogo ser o principal impulsionador da evolução das geoxilas, sobretudo devido à baixa carga de combustível dos prados esparsos das chanas. Gossweiler chamou igualmente a atenção para os solos muito arenosos e pobres em nutrientes como uma restrição ao crescimento de plantas lenhosas. Esta opinião foi secundada pelo botânico florestal Romero Monteiro (1970a, b), no seu estudo detalhado de miombo do planalto do Bié, já que considerava os factores edáficos mais importantes

do que o fogo. White (1976) colocou também uma certa ênfase no estado nutricional altamente lixiviado e pobre dos solos de miombo, com a estação de Verão a alagar os locais em que abundam, constituindo uma importante restrição à sua passagem a árvores. White, como Gossweiler e Monteiro, não mencionou a geada como constituindo um factor.

Até há poucas décadas, o estudo dos ecossistemas do miombo e do cerrado foi bastante negligenciado pelos ecologistas. Porém, a evolução das geoxilas tornou-o agora um tema muito debatido. Investigadores em Angola (Finckh *et al.*, 2016) apoiaram uma proposta inicial da África do Sul (Burt Davy, 1922) de que a geada é o principal factor causal. No entanto, a geada é rara ou está ausente na maior parte da faixa geográfica de geoxilas no sul de África e no Brasil. Embora a observação directa de campo das geoxilas se tenha mostrado inconclusiva, o estudo filogenético sobre a sua história evolutiva gerou novos conhecimentos.

O ecologista sul-africano William Bond e os seus colegas usaram análises filogenéticas modernas de mais de 1400 espécies lenhosas para testar se o hábito da geoxila evoluiu simultaneamente em África e na América do Sul. Procuraram também datar o primeiro aparecimento de savanas tropicais húmidas (miombo e cerrado), tendo descoberto que a forma de vida da geoxila evoluiu várias vezes, de forma independente, durante o Plioceno (cerca de 5,3 Ma), tanto no miombo como no cerrado, sempre associado ao bioma de savana méstica, em que os fogos são uma característica regular e ecologicamente significativa (Maurin *et al.*, 2014). Em solos pobres em nutrientes e sazonalmente alagados, as taxas de crescimento lento das árvores juvenis reduzem a probabilidade de se elevarem acima da “**armadilha de fogo**” (*fire-trap*) dos fogos. A selecção de plantas com adaptações para proteger órgãos regenerativos do fogo, escondendo-os sob o solo, seria uma vantagem selectiva (Bond, 2019). Um outro factor selectivo revela-se contra a herbivoria dessas plantas de crescimento lento. Muitas geoxilas defendem-se da herbivoria acumulando compostos secundários, incluindo venenos, que retardam a digestão ou que em alguns casos podem mesmo ser letais (Capítulo 3.3.4).

A ecologista alemã Paulina Ziegelski (2019) e o colega angolano Amândio Gomes encontraram a forma de vida da geoxila em 198 espécies, em 40 famílias dentro de miombo – um exemplo perfeito de evolução convergente de uma estratégia adaptativa. Amândio Gomes *et al.* (2019) descobriram que pares relacionados de formas de vida de árvores e geoxilas são encontrados

dentro de subespécies, entre espécies do mesmo género e entre espécies de géneros diferentes. Concluíram que, embora árvores e geoxilas difiram consideravelmente na sua forma de crescimento, são assaz semelhantes noutras características morfológicas. Estudos da ecofisiologia e das características funcionais das plantas começam a explicar algumas particularidades da vida das árvores subterrâneas, mas como observaram Gossweiler & Mendonça (1939) há quase um século: “Não apenas a ecologia mas também o estudo dinamogenético da ‘Chana da Borracha’ oferece um vasto campo de trabalho futuro.”

4.3.3 Clima e sazonalidade

O clima é o principal determinante da distribuição potencial das savanas tropicais, moderadas regionalmente pelos solos, pelo fogo e pela herbivoria. As savanas mésicas de Angola, situando-se maioritariamente entre os 900-1400 m acima do nível do mar, mas também entre os 800-2400 m, têm Verões quentes a tórridos, e Invernos amenos, com uma precipitação de 650-1400 mm por ano (**Tabela 4.3.1**). Ao norte, o mosaico floresta/savana congoleza ocupa áreas de maior precipitação, na ordem dos 1400-1700 mm por ano.

Tabela 4.3.1 Dados climáticos para as estações dentro das savanas mésicas. Precipitação média anual (PMA), temperatura média anual (TMA) e temperaturas médias mensais para os meses mais quentes e frios.

Estação	Província	Altitude (m)	PMA (mm)	TMA (°C)	Mês mais quente (°C)	Mês mais frio (°C)
Malange	Malange	1139	1195	21,8	22,9	19,5
Huambo	Huambo	1700	1210	18,8	20,6	15,7
Cazombo	Moxico	1180	1441	22,2	24,3	18,8
Caconda	Huíla	1650	1055	20	21,6	17,5
Mavinga	Cuando Cubango	1188	877	20,7	24,1	14,8
Mucusso	Cuando Cubango	890	774	23,9	26,6	16

A sazonalidade da temperatura e da precipitação é uma das principais características das savanas tropicais, e é responsável pela disponibilidade

limitada da humidade do solo, para o crescimento das plantas, durante a estação seca. Nas savanas mésicas angolanas, a disponibilidade de humidade nos 30 cm acima do solo desce abaixo do ponto de emurchecimento permanente até seis meses do ano. A disponibilidade de água no solo aumenta com a profundidade, e abaixo dos 90 cm de água está disponível, durante todo o ano, para plantas profundamente enraizadas.

A sazonalidade das chuvas resulta em propriedades caducifólias acentuadas na maior parte das espécies arbóreas e arbustivas, e na seca regular do coberto de gramíneas, com consequentes fogos naturais frequentes. Antes da queda das folhas, as árvores caducifólias translocam cerca de metade do potássio e do fósforo das folhas novamente para os ramos. Este padrão de translocação não ocorre nas árvores das savanas áridas/eutróficas. As gramíneas da savana mésica translocam nutrientes da folhagem para as raízes no final da estação de crescimento, reduzindo ainda mais o seu valor nutricional para os herbívoros. O fogo e a herbivoria resultaram em adaptações à desfoliação sucessiva. Alguns vales das terras altas angolanas têm geadas frequentes no Inverno, mas na maior parte das savanas mésicas, as geadas são uma ocorrência rara.

4.3.4 Composição florística, estrutura fisionómica e fenologia

A principal característica das matas de miombo, a que as distingue de todos os outros ecossistemas africanos, é a forte preponderância de espécies de dois géneros – *Brachystegia* e *Julbernardia*. Estas e várias outras árvores de miombo pertencem à família das leguminosas **Fabaceae**, da subfamília **Detarioideae**. A flora de miombo é uma flora rica e está no coração do centro regional de endemismo da Zambézia, que conta com cerca de 8400 espécies na sua área de distribuição no sul, centro e leste de África (White, 1983). Barbosa (1970) descreve, com algum detalhe, sete tipos de miombo em Angola, dividindo-se em duas ecorregiões: o miombo húmido angolano (Ecorregião 7) e o miombo seco angolano (Ecorregião 8). A sul, estas transitam para as matas zambezianas de *Baikiaea* (Ecorregião 9); a norte das principais matas de miombo, duas outras ecorregiões, os mosaicos floresta/savana do Congo ocidental e meridional (Ecorregiões 2 e 3), formam uma transição do centro de endemismo zambeziano para o centro do endemismo guinéu-congolês, tal como definido por White (1983). Uma

faixa estreita de savana mésica mista segue a escarpa central (Ecorregião 6). Além disso, duas ecorregiões, prados sazonalmente alagados (Ecorregião 11) e florestas secas de *Cryptosepalum* (Ecorregião 10), enquadram-se plenamente no bioma de savana mésica. Todas estas ecorregiões são descritas no Capítulo 1.2. O presente capítulo centra-se nas características dos ecossistemas de miombo das Ecorregiões 7 e 8.

Ao longo da vasta extensão de miombo, prevalece uma notável uniformidade de estrutura, variando nos detalhes, não na repetida estrutura de catena de bosques intercalados com savanas abertas e prados. Podem ocorrer pequenas bolsas de floresta seca perene/semidecídua fechada em solos mais profundos, e como floresta de galeria ou ribeirinha ao longo dos cursos de água.

As copas largas das árvores dominantes atingem até 25 m de altura no miombo húmido maduro em solos profundos, mas a canópia é geralmente mais baixa, até 8 m de altura, no miombo seco. O sub-bosque é composto por arbustos e árvores jovens, e o solo da mata apresenta uma cobertura escassa de gramíneas e herbáceas floríferas. As trepadeiras e as epífitas são raras, excepto nas florestas secas de *Cryptosepalum*/*Marquesia*, onde líquenes e musgos podem cobrir troncos de árvores e solo.

Mais de 90% das espécies dominantes de árvores das matas de miombo são caducifólias, embora, por regra, não larguem as suas folhas todos os anos. A perda anual de folhas é de cerca de 60% nas árvores de miombo, ao passo que nas árvores das savanas áridas é de 90%. Os arbustos das matas de miombo são menos caducifólios do que as árvores. Arbustos de miombo de raízes pouco profundas, como a *Vangueria infausta* e a *Lannea discolor*, largam as folhas no início da estação seca e a nova folhagem só desponta depois das chuvas.

Um fenómeno peculiar das árvores de miombo é o despontar de folhas novas, de cores garridas, imediatamente após a queda das folhas em Agosto/Setembro, semanas antes das primeiras chuvas. A coloração deve-se à presença de pigmentos de **antocianina**, que predominam inicialmente sobre a clorofila, protegendo as folhas jovens e macias dos herbívoros (Figuras 4.3.17 e 4.3.18). O despontar precoce é apenas possível graças à reciclagem interna de nutrientes, especialmente de nitrogénio, antes que as folhas da estação anterior caiam no final do Inverno. Trata-se de uma característica única das árvores de miombo. Além disso, as reservas de água, de hidratos

de carbono e de nutrientes armazenados no tronco, ramos e raízes da época de crescimento anterior, e o acesso à água do solo proveniente dos sistemas radiculares profundos das árvores de miombo, contribuem para esta característica ecofisiológica. O aquecimento da superfície do solo pode ser um gatilho para fazer brotar antecipadamente as folhas de miombo (Malaisse *et al.*, 1975). Ou talvez este despontar precoce possa ser desencadeado pelo fotoperíodo prolongado após o equinócio da Primavera (Frost, 1996; Ryan *et al.*, 2017). Enquanto algumas savanas áridas desaguam antes das primeiras chuvas, poucas exibem a pigmentação ricamente colorida das espécies de miombo.



Figuras 4.3.17 e 4.3.18 Cores primaveris da folhagem das árvores de miombo, típicas da savana mésica, no período que antecede as chuvas.

Para grande parte das árvores da canópia, a floração ocorre imediatamente após o despontar da folhagem, excepto no caso da *Julbernardia paniculata*, que floresce em meados do Verão. Os frutos levam, pelo menos, seis meses para amadurecer, com as vagens secas dos géneros dominantes *Brachystegia*, *Julbernardia* e *Isoberlinia* a dispersarem as sementes por deiscência explosiva. Este mecanismo de dispersão é eficaz somente a uma pequena distância da árvore (5-20 m), colocando limitações ao repovoamento de miombo em locais de abate e convertidos para colheitas.

Não há dormência nas sementes de miombo, que germinam logo após a queda. O estabelecimento de sementes é baixo, a mortalidade é elevada (devido à baixa disponibilidade de humidade do solo e ao *stress* térmico) e o crescimento é lento. A maior parte das plântulas morre antes de atingir a fase de árvore jovem, o que pode demorar oito anos, período em que ficam vulneráveis a danos causados por fogos. A principal estratégia para

a regeneração após a perturbação (como os fogos ou o abate) é através do repovoamento pela poda de caules ou ramos ou de raízes. A este respeito, o miombo é muito resistente à perturbação se os cepos das árvores não estiverem mortos, e a sua recuperação para que adquira novamente a fisionomia da floresta e a composição florística pode ser alcançada em 30-50 anos. Todavia, a taxa de transformação total das matas para a produção de carvão vegetal ou agrícola, actualmente a acelerar sobre a maior parte de miombo angolano, está a resultar na degradação a longo prazo destes ecossistemas.

4.3.5 Composição faunística das savanas mésicas

As savanas mésicas de Angola contam com grande parte dos grupos de vertebrados, embora quando comparadas com as savanas áridas não transformadas (Capítulo 3.2.4) apresentem uma biomassa global de vertebrados mais baixa. A Tabela 4.3.2 apresenta uma lista restrita de espécies de vertebrados de matas e prados de miombo, que são as mais extensas ecorregiões de savana mésica de Angola.

Tabela 4.3.2 Espécies de vertebrados típicos de matas, savanas e prados angolanos.

Anfíbios	rã-de-unhas-de-peter, sapo-de-costas-planas-do-sul, rã-de-borracha-de-duas-riscas, rã-escavadora-de-guiné, rela-de-angola, rela-comprida-de-benguela, kassina-do-senegal, rã-arborícola-escavadora-de-bocage, rã-enfeitada-de-angola, rã-foguete-de-focinho-bicudo
Répteis	tartaruga-de-plastrão-articulado-anã, osga-da-rainha-nzinga, lagartixa-de-água-de-iven, lagartixa-de-bayão, agama-das-árvores-de-angola, cobra-de-anchieta, cobra-de-papo-às-pintas
Avifauna	calau-de-bico-marfim, barbaças-do-miombo, batis-de-erlanger, picanço-de-souza, chapim-do-miombo, rabicorta-de-barrete-vermelho, fuinha-de-asa-curta, felosa-carriça-do-miombo, eremomela-de-colar, hiliota-de-papo-amarelo, estorninho-de-cauda-acuminada, estorninho-de-asa-branca, rouxinol-do-mato-do-miombo, chasco-formigueiro-do-congo, beija-flor-de-anchieta, tecelão-pardal-de-dorso-ruivo, tecelão-de-bocage, tecelão-de-asas-riscadas
Mamíferos	chacal-de-flancos-raiados, geneta-de-angola, tchicolocossi, cabra-do-mato-de-garupa-amarela, boi-cavalo, cacu, palanca-ruana, palanca-negra, palanca-negra-gigante, cobo-de-crescente, quissema, songue, puco, oribi, porco-do-mato, gálgalo-de-monteiro

4.3.6 Mamíferos das savanas mésicas angolanas

As chuvas previsíveis de Verão, e a abundância de rios e riachos perenes que caracterizam as savanas mésicas de Angola, contribuem para que maioria dos herbívoros encontrados nessas matas, savanas e prados sejam pastadores dependentes de água. Estes incluem a palanca-negra-gigante, palanca-ruana, tchicolocossi, quissema, songue, puco, oribi, nunce e gunga. Todas estas espécies são espécies de baixa densidade, e ou se alimentam de plantas com fibras densas ou são muito selectivos no que toca a ervas de elevado teor de nutrição, num ambiente geralmente pobre em nutrientes. Os songues formam grandes manadas nos prados abertos das planícies aluviais dos rios, em tempos mais de 1500 ao longo do rio Luando. Os oribis também preferem *habitats* abertos, de gramíneas rasteiras. As gungas, nómadas, outrora com mais de 1000 indivíduos na Quiçama, e 500 em Bicular, descreviam movimentos sazonais ao longo de várias centenas de km². Todas as outras espécies mencionadas são mais sedentárias, com áreas de distribuição em dezenas de km². Embora o elefante-de-savana, o maior dos animais de África que se alimenta de plantas com fibras densas, se encontre espalhado por grande parte das savanas africanas, a espécie está ausente, ou é muito rara, nas savanas mésicas de Angola, mesmo de acordo com registos históricos. Da mesma forma que não há conhecimento de que o búfalo-cafre ou o búfalo-de-floresta ocorra para além das pequenas populações nas savanas mésicas de Angola. Há registos da existência de búfalos-de-floresta em todo o norte de Angola, da Quiçama ao Luando e à Lunda Norte. Restam poucas ou nenhuma populações viáveis.

Como seria de esperar em ecossistemas com baixa biomassa de espécies de presas, os carnívoros predadores também são escassos nas savanas mésicas. Enquanto o leão-africano e a chita da África Austral ocorreram nas savanas do Cunene ao Cassai em meados do século xx, encontram-se hoje extintos, ou praticamente extintos, nas savanas mésicas. Foram feitos avistamentos raros de leões no Luando, enquanto as chitas permanecem em baixo número na savana árida do Iona. O leopardo-africano já foi omnipresente em todos os biomas de Angola. Os carnívoros de porte médio que ocorrem em pequenas populações nas savanas mésicas de Angola incluem o chacal, o caracal, o serval e o mabeco.

Referências: Capítulo 4.3 O bioma de savana mésica

- Abbadie, L., Gignoux, J., Le Roux, X., *et al.* (2005). *Lamto: Structure, functioning and dynamics of a savanna ecosystem*. Springer-Verlag, Berlin. 408 pp.
- Abe T., Bignell D. E., & Higashi, M. (Eds.) (2000). *Termites: Evolution, Sociability, Symbiosis, Ecology*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.
- Archibald, S., Lehmann, C. E., Gómez-Dans, J. L., *et al.* (2013). Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(16): 6442-7.
- Archibald, S., Beckett, H., Bond, W. J., *et al.* (2017). Interactions between Fire and Ecosystem Processes. In: Cromsigt, J. P. M. G., Archibald, S. & Owen-Smith, N. (Eds.). *Conserving Africa's Mega-Diversity in the Anthropocene*, Cambridge University Press, pp. 234-261.
- Baptista, S. L., Vaz Pinto, P., Freitas, M. C., *et al.* (2012). Geophagy by African ungulates: the case of the critically endangered giant sable antelope of Angola (*Hippotragus niger variati*). *African Journal of Ecology*, 51: 139-146.
- Barbosa, L. A. G. (1970). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda.
- Berlin, I. (1997). *The Proper Study of Mankind: An Anthology of Essays*. Chatto & Windus. 667 pp.
- Bond, W. J. (2019). *Open Ecosystems: Ecology and Evolution Beyond the Forest Edge*. Oxford University Press, Oxford. 191 pp.
- Burgess, N. D., Hales, J. D., Underwood, E., *et al.* (2004). *Terrestrial ecoregions of Africa and Madagascar – a conservation assessment*. Island Press, Washington DC. 499 pp.
- Burt Davy, J. (1922). The suffrutescent habit as an adaptation to environment. *Journal of Ecology* 10: 211-219.
- Chidumayo, E. N., & Frost, P. (1996) Population biology of miombo trees. In: Campbell, B. (Ed.), *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa*. Centre for International Forestry Research, Bogor, pp. 11-57.
- Cowling, R. M., Richardson, D. M., & Pierce, S. M. (1997). *Vegetation of Southern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge. 615 pp.
- Du Toit, J. T., Rogers, K. H., & Biggs, H. C. (Eds.) (2003). *The Kruger Experience: Ecology and Management of Savanna Heterogeneity*. Island Press, Washington DC. 519 pp.
- Erens, H., Mujinya, B. B., Mees, F., *et al.* (2015a). The origin and implications of variations in soil-related properties within Macrotermes mounds. *Geoderma*, 249-250: 40-50.
- Erens H., Boudin M., Mees F., *et al.* (2015b). The age of large termite mounds – radiocarbon dating of Macrotermes falciger mounds of the Miombo woodland of Katanga, DR Congo. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 435: 265-271.
- Fanshawe, D. (1969). The Vegetation of Zambia. *Forestry Research Bulletin* 7: 1-67.
- Figueiredo, E., & Smith G.F. (2012). *Common Names of Angolan Plants*. Inhlamba Books, Pretoria.
- Finckh, M., Revermann, R., & Aidar, M. P. (2016). Climate refugees going underground—a response to Maurin *et al.* (2014). *New Phytologist*, 209(3), 904-909. <https://doi.org/10.1111/nph.13567>.
- Finckh, M., Wendefuer, J., & Meller, P. (2021) Frost-driven lower treelines in Angola and their implications for tropical forest-grassland mosaics. *Journal of Vegetation Science*, 32: e 13084. <https://doi.org/10.1111/jvs.13084>.
- Frost, P., Medina, E., Menaut, J.-C., *et al.* (1986). Responses of Savannas to Stress and Disturbance. *Biology International*. Special Issue 10. IUBS, Paris. 82 pp.
- Frost, P. (1996). The ecology of miombo woodlands. In: Campbell, B. (Ed.). *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa*. Centre for International Forestry Research, Bogor, pp. 11-57.
- Goffinet, G. (1976). Écologie édaphique des écosystèmes naturels du Haut-Shaba (Zaire). III. – Les peuplements en termites épigés au niveau des latosols. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 13 (3).
- Gomes, A. L., Revermann, R., Gonçalves, F. M. P., *et al.* (2019). Tree or not a tree: Differences in plant functional traits among geoxyles and closely related tree species. *South African Journal of Botany*, 127: 176-184.

- Gomes, A. L., Revermann, R., Gonçalves, F. M. P., *et al.* (2021). Suffrutex grasslands in south-central Angola: belowground biomass, root structure, soil characteristics and vegetation dynamics of the 'underground forests of Africa'. *Journal of Tropical Ecology* 37, 136-146. <https://doi.org/10.1017/S0266467421000298>.
- Gossweiler, J., & Mendonca, F. A. (1939). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Ministério das Colónias, Lisboa. 242 pp.
- Huntley, B. J. (1982). Southern African Savannas. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (Eds.), *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin, pp. 101-119.
- Huntley, B. J., & Walker, B. H. (Eds.) (1982). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin. 669 pp.
- Joseph, G. S., Seymour, C. L., Cumming, G. S., *et al.* (2013). Escaping the flames: large termitaria as refugia from fire in miombo woodland. *Landscape Ecology*, 28: 1505-1516.
- Malaisse, F. P. (1978). High termitaria. In: Werger, M. J. A. (Ed.), *Biogeography and ecology of southern Africa*. Junk, The Hague, pp. 1279-1300.
- Malaisse, F. P. (1983). Trophic structure in miombo. *Annales de la Faculte des Ciencias a Lumumbashi* 3: 119-162.
- Malaisse, F. P., Freson, R., Goffinet, G., *et al.* (1975). Litterfall and litter breakage in miombo. In: Golley, F. B., & Medina, E. (Eds.), *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*. Springer, New York.
- Maurin, O., Davies, T. J., Burrows, J. E., *et al.* (2014). Savanna fire and the origins of the 'underground forests' of Africa. *New Phytologist*, 204(1): 201-14.
- Monteiro, R. F. R. (1970a). *Alguns elementos de interesse ecologico da flora lenhosa do Planalto do Bié*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda. 166 pp.
- Monteiro R. F. R. (1970b). *Estudo da Flora e da Vegetação das Florestas Abertas do Planalto do Bié*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda. 352 pp.
- Revermann, R., Finckh, M. (2019). Vegetation survey, classification, and mapping in Angola. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., *et al.* (Eds.), *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 97-108.
- Ryan, C. M., Williams, M., Grace, J., *et al.* (2017). Pre-rain green-up is ubiquitous across southern tropical Africa: implications for temporal niche separation and model representation. *New Phytologist*: 213, 625-633.
- Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J., *et al.* (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, 438: 846-9.
- Scholes, R. J., & Walker, B. H. (1993). *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Teixeira, J. B. (1968). *Parque Nacional do Bicuar. Carta da Vegetação (1.ª aproximação) e Memória Descritiva*. Instituto de Investigação Agronómica de Angola, Nova Lisboa.
- Vaz Pinto, P. (2019). The Giant sable Antelope: Angola's National Icon. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., *et al.* (Eds.), *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 471-494.
- Venter, F. J., Scholes, R. J., & Eckhardt, H. C. (2003). The abiotic template and its associated vegetation pattern. In: Du Toit, J. T., Rogers, K. H. & Biggs, H. C. (Eds.), *The Kruger Experience: Ecology and Management of Savanna Heterogeneity*. Island Press, Washington DC. 519 pp.
- Warming, E. (1908). *Lagoa Santa. Contribuição para a geographia phytobiological*. Imprensa official do Estado de Minas Gerais. Bello Horizonte. 282 pp.
- White, F. (1976). The underground forests of Africa: a preliminary review. *Gardens' Bulletin, Singapore*, 24: 57-71.
- White, F. (1983). *The Vegetation of Africa: A Descriptive Memoir to Accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO Vegetation Map*. UNESCO, Paris.
- Zigelski, P., Gomes, A., Finckh, M. (2019). Suffrutex dominated ecosystems in Angola. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., *et al.* (Eds.), *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 109-122.

CAPÍTULO 4.4

O BIOMA DE SAVANA ÁRIDA

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *Por que razão o estado nutricional do solo, as relações de humidade e a herbivoria são os principais impulsionadores da estrutura e função da savana árida;*
- *Como definir, reconhecer e compreender o conceito de savanas “áridas/eutróficas”;*
- *Quais são os principais tipos de savanas áridas, onde se encontram e o que as caracteriza;*
- *Por que razão uma única espécie de árvore (Colophospermum mopane – mutiati) domina uma área tão vasta da África Austral, e o que determina a sua distribuição;*
- *De que forma os nutrientes do solo, a drenagem e as reacções químico-físicas resultam em comunidades especializadas de vegetais/animais;*
- *Por que razão uma série de ecorregiões áridas de savana se estendem do Cunene ao Congo – ao longo dos 1650 km da costa de Angola.*

Contexto: As savanas áridas/eutróficas

Duas particularidades caracterizam as savanas áridas/eutróficas:

- Chuvas baixas e imprevisíveis, responsáveis por níveis variáveis e normalmente baixos de produção primária e, como tal, de baixas cargas de combustível para combustão pelo fogo;
- Estado nutricional moderado a elevado do solo que suporta gramíneas nutritivas e folhagem de árvores, sustentando densidades elevadas de mamíferos herbívoros.

Dentro do conceito de savanas áridas/eutróficas, encontra-se uma grande diversidade de fisionomias de *habitat*, incluindo prados de gramíneas curtas, bosques, savanas arbóreas abertas, matas, balcedos e florestas secas. A fisionomia geral das savanas áridas (uma mistura variável de gramíneas, herbáceas floríferas, arbustos e árvores) não é muito diferente da das savanas

mésicas. Contudo, os dois biomas de savana diferem significativamente nos ambientes físicos que ocupam e nas adaptações evolutivas responsáveis pelo seu sucesso. As savanas áridas/eutróficas encontram-se geralmente em locais onde a precipitação média anual varia de cerca de 250 a 650 mm, com períodos secos de mais de oito meses. Os Verões podem ser muito quentes; os Invernos podem ter geadas ocasionais a frequentes. Os solos são maioritariamente de textura fina, eutróficos, com um estatuto de base permutável superior a 15 miliequivalentes por 100 g de argila. Os mamíferos herbívoros são dignos de nota pela sua diversidade, elevada biomassa e pelos seus impactos na estrutura da vegetação. Os fogos são pouco frequentes e, regra geral, seguem-se a estações com precipitação fora do comum e crescimento de ervas. As outras características são resumidas na Caixa 1.2.2.

Ao contrário das savanas mésicas, que normalmente ocorrem nas antigas superfícies de aplanção do planalto centro-africano, as savanas áridas ocupam altitudes mais baixas, muitas vezes em paisagens mais jovens e erodidas, ou em bacias e vales tectónicos. Aqui a vegetação é misturada, tanto estrutural como floristicamente, em especial na interface entre savanas áridas e mésicas. O *Adansonia digitata* (imbondeiro) encontra-se em todas as savanas áridas de Angola e é emblemático das planícies quentes e secas do país.

Em Angola, as savanas áridas incluem três ecorregiões de planícies do sudoeste e litoral, desde as encostas mais baixas da escarpa até ao mar. Os mapas da distribuição destas ecorregiões são apresentados nas Figuras 1.3.30-1.3.32, aos quais se faz aqui referência para orientação dos pontos seguintes:

- As matas de mutiati angolanas (Ecorregião 12, Figura 1.3.30) das províncias do Cunene, Namibe e Benguela fundem-se gradualmente para oeste;
- As matas de savana do Namibe (Ecorregião 13, Figura 1.3.31) das províncias do Namibe e Benguela, que, por sua vez, transitam à medida que as chuvas descem abaixo dos 150 mm por ano;
- Continuando para norte a partir da savana do Namibe, do Sumbe, através das províncias do Cuanza Sul e Bengo, como uma língua estreita até à faixa costeira de Cabinda, encontra-se a savana costeira árida (Ecorregião 14, Figura 1.3.32).

A savana árida costeira inclui algo que Burgess *et al.* (2004) inseriram na sua definição de savanas e matas da escarpa angolana, aqui redefinidas para separar as planícies costeiras da escarpa. Algumas áreas da Baixa de Cassange podem muito bem enquadrar-se na categoria de savana árida/eutrófica, mas a falta de informação de campo explica a sua inclusão neste estudo como parte do mosaico floresta/savana do Congo Ocidental (Ecorregião 2).

AS SAVANAS ÁRIDAS/EUTRÓFICAS DE ANGOLA (Ecorregiões 12-14)

4.4.1 As matas de mutiati de Angola (Ecorregião 12)

DISTRIBUIÇÃO E CLIMA

Esta ecorregião (WWF, 34; Barbosa, 20, 21) é única em Angola, e até mesmo em África, por ser dominada e caracterizada por uma única espécie arbórea – a *Colophospermum mopane*. Conhecida como *mutiati* em Angola ou como *mopane* em grande parte da sua área de distribuição, trata-se de uma leguminosa ou arbusto multicaule da família Fabaceae. Os ecossistemas dominados pela *mutiati* ocupam 607 000 km² da África Austral (Burgess *et al.*, 2004), situando-se entre os 9 e 25 graus de latitude, em Angola, Botsuana, Malawi, Moçambique, África do Sul, Zâmbia e Zimbabué (Figura 4.4.1). Não se encontra no planalto centro-africano, estando confinado ao interior quente e seco dos vales e planícies adjacentes dos rios Cunene, Zambeze, Luangwa, Save, Shire e Limpopo. Em toda a sua área de distribuição, a *mutiati* é encontrada em planícies aluviais e basálticas, em calcissolos sobre pavimentos de calcreto e em encostas bem drenadas dos morros rupícolas. Normalmente, a *Colophospermum mopane* é encontrada em solos de textura fina (argilosos), mas penetra em solos arenosos desde que encontre argila ou calcreto. Nos seus limites com outras ecorregiões, a transição dos solos e do tipo de vegetação acontece frequentemente de forma abrupta, ao longo de alguns metros, por exemplo, onde os solos argilosos se encontram com as areias dos Calaári e onde a mata de *Colophospermum* é substituída pela mata de *Baikiaea*.

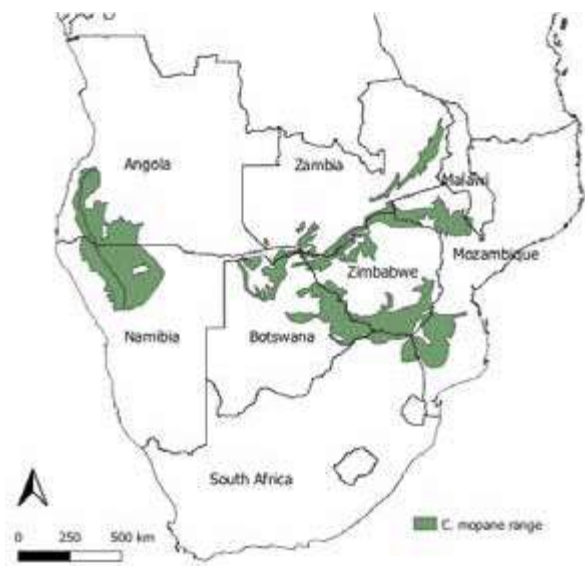


Figura 4.4.1
A distribuição de *Colophospermum mopane* em África. A partir de Stevens (2021). *Ecology and Evolution*, DOI: 10.1002/ece3.7377.

Em Angola, a *Colophospermum mopane* ocorre no extremo sudoeste, desde o Parque Nacional da Mupa, pelo Cunene, pelo sopé da escarpa de Chela até 40 km do mar, perto da foz do rio Coporolo (Figura 1.3.30). Variando em altitude de cerca de 1000 m nas encostas da serra da Chela, a 100 m perto da costa, ocupa regiões áridas com menos de 650 mm de precipitação anual, Verões quentes, e Invernos secos e amenos, com uma geada pouco frequente. Contudo, no baixo vale do Cunene ocorrem geadas fortes ocasionais (Figuras 1.3.33, 4.4.2 e 4.4.3). A mutiati é uma espécie extremamente resiliente e estende-se pelas matas do Namibe, e nas ecorregiões angolanas do deserto do Namibe, como árvores e arbustos dispersos, dentro de zonas de precipitação inferiores a 150 mm por ano.

Tabela 4.4.1 Dados climáticos para as estações nas matas de mutiati angolanas. Precipitação média anual (PMA), temperatura média anual (TMA) e temperaturas médias mensais para os meses mais quentes e frios.

	Província	Altitude (m)	PMA (mm)	TMA (°C)	Mês mais quente (°C)	Mês mais frio (°C)
Chitado	Cunene	1000	405	24	27,4	19,2
Bruco	Namibe	699	466	23,8	25,7	19,5

COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E FISIONOMIA

Ao longo de grande parte da sua área de distribuição, a *Colophospermum* é a espécie arbórea dominante, variando em densidade de arbustos baixos, atrofiados e densos, de 1-4 m de altura, passando por savanas arbóreas abertas de 5-10 m de altura, com várias espécies companheiras, a florestas monoespecíficas altas de 10-20 m de altura em solos aluviais profundos. A profundidade do solo e as relações hídricas parecem ser responsáveis pela grande diversidade da forma de crescimento da *Colophospermum*. Calcissolos superficiais derivados de calcreto, com acesso limitado das raízes a fontes permanentes de água, resultam em comunidades arbustivas densas. Nos locais onde as quebras no substrato calcreto permitem a penetração profunda das raízes para um abastecimento de água mais confiável, estabelecem-se árvores altas, formando muitas vezes bosques de árvores de um ou vários caules até 20 m de altura. Em Angola, a maior parte das florestas altas que ocupavam os solos mais ricos e profundos na base da escarpa de Chela foram abatidas para a produção de carvão vegetal. Grupos de matas de mutiati sobrevivem em zonas do Parque Nacional da Mupa e do oeste do Cuvelai.

A ecorregião angolana das matas de mutiati apresenta uma diversidade muito baixa de espécies vegetais, tanto no interior das comunidades (diversidade alfa), entre comunidades (diversidade beta) e através das paisagens (diversidade gama). Esta característica não foi explicada, e é digna de nota dada a vasta área de distribuição geográfica de mutiati e a diversidade de paisagens, solos e climas regionais que ocupa. A *Colophospermum mopane* tem uma série de espécies companheiras em toda a sua extensa área de distribuição, incluindo a *Acacia nigrescens*, *A. nilotica*, *A. tortilis*, *Adansonia digitata*, *Albizia harveyi*, *Balanites angolensis*, *Boscia foetida*, *B. albitrunca*, *Combretum apiculatum*, *Commiphora* spp., *Dalbergia melanoxylon*, *Kirkia acuminata*, *Sclerocarya birrea*, *Spirostachys africanus*, *Terminalia prunioides* e *Zizyphus mucronata*. As gramináceas dos géneros *Antheophora*, *Aristida*, *Cenchrus*, *Eragrostis*, *Enneapogon*, *Schmidtia*, *Stipagrostis* e *Themeda* dominam a camada herbácea baixa.



Figuras 4.4.2 e 4.4.3 Matas mistas de mutiati e balcedo sob cúpulas de granito, e montes-ilhas na escarpa angolana, entre o Lubango e o Caraculo. Ao fundo, o morro Maluco (*Dente do Dragão*).

A cobertura de gramíneas pode variar de muito escassa, durante os períodos secos, a densa, após as chuvas. As comunidades herbáceas de mutiati são orientadas pelo clima, sendo dependentes de chuvas pouco frequentes, mas, por vezes, de grande intensidade, diferindo fundamentalmente dos estratos herbáceos dos sistemas méxicos do miombo, movidos pelo fogo. As condições de seca são frequentes, interrompidas por inundações raras, ainda que fortes. Os fogos são pouco frequentes, especialmente se a biomassa herbívora for elevada em relação à forragem disponível. Enquanto o componente lenhoso resiste às variações de precipitação de ano para ano, a camada herbácea é muito sensível. Nas secas, gramíneas e ervas perenes podem ser totalmente removidas pelo pastoreio e pisoteio de herbívoros, com rápida substituição por gramíneas e ervas anuais após as primeiras chuvas. As gramíneas sempre-verdes têm geralmente um bom armazenamento de sementes no solo de outro modo estéril, e no espaço de uma ou duas boas estações chuvosas essas gramíneas podem recuperar a sua condição de cobertura pré-seca e biomassa.

Os solos desempenham um papel importante na composição das espécies das comunidades de *Colophospermum mopane*. Quando as argilas transitam para areias, a *Terminalia sericea* substitui a *T. prunioides*. Nas argilas de basalto que expandem/reduzem, como as do Caculovar, abunda a *Acacia kirkii*, juntamente com a *Colophospermum* atrofiada, substituindo a *A. tortilis* e a *A. nigrescens* como espécies companheiras. Nos solos rochosos e superficiais de colinas bem drenadas, a *Combretum apiculatum* ocorre em comunidades mistas com a *Colophospermum mopane*, *Boscia foetida*, *Terminalia prunioides*, *Commiphora angolensis*, e os arbustos *Catophractes alexandri*, *Grewia*

flava, *Rhigozum brevispinosum* e *Sesamothamnus lugardii*. A área de distribuição ocupada pela *Colophospermum* estende-se até às profundezas do Namibe, onde se encontra juntamente com a *Welwitschia mirabilis* em areias grosseiras profundas de leitos secos de rios.

DETERMINANTES DA DISTRIBUIÇÃO E DINÂMICA POPULACIONAL

Talvez devido às características físicas singulares da mutiati e à sua faixa geográfica acentuadamente delimitada, os factores que determinam a sua distribuição atraíram muito interesse por parte dos ecologistas. Recentemente, os investigadores forneceram modelos mecanicistas das principais restrições à distribuição e forma de crescimento da *Colophospermum mopane*, em escalas locais em termos de desempenho fisiológico (February *et al.*, 2020) e em escalas regionais em termos de determinantes ambientais (Makhado *et al.*, 2014) e dinâmica demográfica (Stevens, 2021).

Os primeiros estudos sugeriram que o limite sul da mutiati ocorre em locais com as temperaturas mínimas médias de Julho a cair abaixo dos 5 °C, e onde geadas frequentes e vagas de frio em vales, causadas pela drenagem de ar frio, resultam na mortalidade de árvores. O limite norte foi explicado por precipitação mais elevada, com maiores cargas de combustível e maiores impactos do fogo no recrutamento de plântulas e árvores jovens. O tempo e a quantidade de chuva foram igualmente considerados para influenciar a competição de gramíneas de crescimento mais rápido por recursos como humidade, nutrientes e luz solar. A duração do dia e a latitude também, assim como a herbivoria excessiva e os danos causados pelos elefantes. Localmente, as condições do solo, através de secas fisiológicas em solos argilosos, ou alagamento em locais com drenagem dificultada, foram também propostas como restrições à distribuição de mutiati. Essas explicações sobre os limites acentuados para a distribuição de mutiati foram recentemente abordadas sistematicamente por Stevens (2013, 2021).

Stevens reviu a literatura disponível e realizou estudos de campo e laboratório sobre os factores demográficos que influenciam a produção e germinação de sementes de mutiati, e o crescimento e sobrevivência de plântulas, árvores jovens e adultas até a reprodução. Esta investigadora concluiu que uma série de processos demográficos e de pressões ambientais interagem de forma a moldar a área de distribuição actual da espécie. Cada planta tem assim de passar por vários **limiares de crescimento** para

evitar o *top-kill*. *Top-kill* é o processo através do qual o fogo ou a herbivoria impedem as árvores jovens de se transformarem em árvores maduras. Ao atingirem mais de 2 m de altura, podem escapar de tais danos. Stevens descobriu ainda que essas pressões mantêm muitas vezes a mutiati numa forma arbustiva multicaule, o que é funcionalmente estéril (Figura 4.4.4). Os limiares de crescimento incluem:

- Em primeiro lugar, eventos específicos de precipitação e recursos adequados de sementes devem ser suficientes para impulsionar um recrutamento episódico de plântulas;
- Em segundo lugar, o crescimento das raízes das plântulas tem de ser suficientemente rápido para atingir humidade sob a camada de evaporação da superfície do solo;
- Em terceiro lugar, o crescimento das árvores jovens deve ser suficientemente rápido para atingir mais de 2 m de altura, para poderem escapar aos fogos e à herbivoria;
- Em quarto lugar, as árvores adultas devem ultrapassar um limiar de altura de 4 m, no qual a floração, o vento, a polinização e a produção de sementes são mais bem-sucedidas.

Uma vez estabelecidas, as comunidades de mutiati tanto arbustivas como arbóreas revelam-se resistentes à seca, ao calor, à geada, ao fogo e à herbivoria. Embora o *top-kill* possa resultar em poda, a mortalidade subsequente desse processo é registada muito raramente, exceto em manchas locais durante secas prolongadas ou fogos recorrentes, ou em locais onde os elefantes exercem níveis elevados de danos, transformando matas altas em árvores isoladas no interior de bosques podados. Como tal, assim que a estrutura de uma mata tenha sido reduzida a um bosque, o retorno ao seu estado inicial é impedido, em resposta à perturbação, por um forte hábito de poda. Stevens (2021) observou que as árvores de mutiati não perdem os seus ramos, e que os rebentos podados não se reduzem para desenvolverem mais tarde um único rebento principal que venha a tornar-se uma árvore. Em vez disso, a forma arbustiva multicaule persiste. Na ausência de árvores altas, a fonte de sementes para o recrutamento de plântulas é severamente reduzida.



Figura 4.4.4 Forma de crescimento arbustivo de *Colophospermum mopane* no Parque Nacional Kruger central, com árvores altas isoladas onde o acesso à água ou a protecção contra o fogo resultou num rápido crescimento acima do fogo e herbívoros *top-kill*. Fotografia de Izak Smit.

No Parque Nacional de Luangwa, na Zâmbia, Caughley (1976) reportou grandes áreas de matas de mutiati que tinham sido transformadas por danos causados por elefantes num bosque funcionalmente estéril. Durante a seca de 2015/2017, um impacto semelhante ao dos danos causados por elefantes foi experienciado no Parque Nacional Kruger.

Resumindo, Stevens (2021) propôs que os limites da área de distribuição da *Colophospermum mopane* e o desenvolvimento de arbustos baixos de mutiati sejam determinados pelas interacções de eventos de perturbação (fogo, geada e herbivoria). Estes factores conduzem a uma elevada proporção de arbustos efectivamente estéreis, bem como à falta de recrutamento de árvores maduras e férteis suficientes para manter uma população viável. Stevens plantou mutiati de forma experimental em locais fora da sua área de distribuição natural – em zonas de maiores elevações e mais frias, e de maiores latitudes (mais de 500 km a sul do seu limite sul). Descobriu que as plântulas sobreviveram e cresceram especialmente na ausência de competição de gramíneas, não tendo o clima e o solo limitado directamente a distribuição. Argumentou, portanto, que as previsões de distribuição de mutiati baseadas no clima não refletem as restrições demográficas no que toca à distribuição da espécie determinadas pelo *top-kill*, pelo fogo ou pela herbivoria, e, por conseguinte, pelo clima. Esta hipótese merece ser testada em Angola, especialmente na bacia do Baixo Cunene, onde a geada pode ser um factor limitante.

CAIXA 4.4.1: SOLOS SÓDICOS E DEPÓSITOS DE SAL NAS MATAS DE MUTIATI

Uma característica comum das matas de mutiati e de outras savanas áridas são os **solos sódicos** encontrados, frequentemente, na base de catenas nas colinas graníticas de paisagens ondulantes. Nestes locais, a *Colophospermum mopane* forma um padrão de manchas arborizadas, espalhadas no interior de uma matriz de solos despidos e ricos em sal. O arbusto *Euclea divinorum* e suculentas como a *Sansevieria pearsonii* e a *Aloe zebrina*, e até mesmo a orquídea epífita *Ansellia gigantea* em grandes árvores de mutiati, são típicos de tais comunidades ao longo do rio Cunene, perto do Humbe.

Estas manchas despidas de solos argilosos claros, muitas vezes consideradas como sendo devidas ao excesso de pastagem por herbívoros, são, no entanto, um fenómeno mundial em savanas áridas. São geralmente formadas por processos hidrológicos naturais, impulsionados pela evapotranspiração em paisagens graníticas ricas em sódio (Khomu & Rogers, 2005). O escoamento coluvial de sais pela catena acumula-se na base das encostas. Os sais são ainda mais concentrados pelas taxas elevadas de evapotranspiração do clima quente e seco. Ao filtrar-se no solo, o sódio faz com que as argilas no horizonte A **dispersem** e formem um horizonte B impermeável, cortando o movimento da água que, normalmente, ascenderia por processos hidrológicos. Esta situação provoca a morte de plantas não adaptadas a tais condições. As manchas despidas de vegetação estão normalmente associadas a estes solos sódicos (Figura 4.4.5).



Figura 4.4.5 Um exemplo de uma mancha sódica no Parque Nacional Kruger. Estes locais abertos em paisagens arborizadas ficam muitas vezes no sopé de colinas de granito ou próximos de rios. O seu aspecto esbranquiçado deve-se, em parte, ao elevado teor de sódio. As manchas desempenham um papel crítico na vida dos herbívoros em savanas áridas. Fotografia de Izak Smit.

Embora o sódio não seja um nutriente essencial para as plantas, é essencial para os mamíferos. As manchas despidas revelam-se atraentes para os herbívoros, não só devido ao teor de sal do solo, mas também porque estes solos são favorecidos por gramíneas nutritivas, que contêm níveis de sódio nas folhas mais elevados do que as espécies que crescem em solos adjacentes com baixo teor de sódio. Os herbívoros concentram-se nestas manchas, reduzindo assim a cobertura vegetal, aumentando a nutrição do solo com as suas fezes, compactando a superfície com o pisoteio e reforçando gradualmente a desnudação do *habitat*. As poças formadas durante os períodos de chuva são ricas em argilas e são usadas pelos facocheros para os seus banhos de lama. As manchas sódicas proporcionam locais fascinantes para estudo das interações solo/planta/animal dentro da matriz mais ampla das savanas áridas.

4.4.2 Matas da savana do Namibe (Ecorregião 13)

DISTRIBUIÇÃO

A ecorregião das matas da savana do Namibe (WWF, 104; Barbosa, 27) é uma faixa estreita de zonas arbustivas áridas, matas e savanas que se estende para norte, do rio Cunene ao Sumbe, no Cuanza Sul (Figura 1.3.31). Situa-se entre o deserto angolano do Namibe e as ecorregiões angolanas das matas de mutiati. No sul, ocorre no interior acidentado e montanhoso do Parque Nacional do Iona, seguindo pelo vale do Cunene até ao Chitado. Barbosa (1970) utilizou o termo “estepe” para esta formação vegetal, mas o seu uso revela-se inadequado para África. A vegetação é composta por árvores baixas, arbustos e gramíneas – uma savana árida tropical típica. A precipitação aumenta de sul para norte, e de oeste para leste, e varia de 150 mm a 400 mm por ano. Os picos elevados das serras da Cafema e Tchamalinde, no Parque Nacional do Iona, recebem, provavelmente, um pouco mais de chuva do que as planícies, mas a vegetação é árida a subdesértica.

A topografia varia de peneplanícies costeiras vastas, quase planas, muitas vezes com extensos solos de calcreto, a afloramentos montanhosos dispersos de calcário, arenito, gnaiss, granito e xisto. Os solos são pouco profundos e compreendem calcissolos, lixissolos, leptossolos e arenossolos. Rios e riachos efémeros atravessam a paisagem. Os vales são geralmente

pouco marcados, porém, em alguns casos, rios como o Curoca, Bero, Giraul e Bentiaba recortaram ravinas profundas, com fundos arenosos, sujeitos a inundações ocasionais, embora intensas. O perene Cunene segue um desfiladeiro profundo entre as serras Tchamalinde, de Angola, e as Baynes, da Namíbia, contando ambas com mais de 2000 m.

A serra da Neve, um monte-ilha alcalino-carbonatítico ígneo isolado (Figura 4.4.6), que sobressai das planícies cobertas pelas matas da savana do Namibe, é de particular interesse biogeográfico. Atingindo 2489 m acima do nível do mar, tem uma sucessão de tipos de vegetação semelhantes aos da passagem da Leba, descrita no Capítulo 2.2.7, mas aguarda exploração detalhada. É possível que os picos elevados da serra da Neve, Cafema e Tchamalinde beneficiem também de nuvens orográficas trazidas pela corrente de Benguela, algo que não está ainda documentado.



Figura 4.4.6 Matas mistas de savana do Namibe a sul da serra da Neve, que atinge os 2489 m. A linha verde-escura de árvores altas na distância média marca o rio Bentiaba.



Figura 4.4.7 Matas da savana do Namibe dominadas por espécies de *Acacia* no planalto de Talamajamba, a 40 km para o interior de Benguela. Prados ricos após a chuva de Verão. Fotografia de António Martins.

Tabela 4.4.2 Dados climáticos para estações dentro da ecorregião das matas de savana do Namibe. Precipitação média anual (PMA), temperatura média anual (TMA) e temperaturas médias mensais para os meses mais quentes e frios.

Estação	Província	Altitude (m)	PMA (mm)	TMA (°C)	Mês mais quente (°C)	Mês mais frio (°C)
Sumbe	Cuanza Sul	10	389	24	27	20,1
Baía Farta	Benguela	3	389	22,4	26,3	18
Caraculo	Namibe	440	123	22,9	26,4	17,2

COMPOSIÇÃO FLORAL E FISIONOMIA

Esta ecorregião, talvez mais do que qualquer outra em Angola, tem padrões de vegetação em escala fina onde a topografia, geologia, profundidade e textura do solo oferecem diferentes condições de humidade e nutrientes. Entre o Sumbe e o Iona, ao longo de uma distância de 550 km, as comunidades vegetais apresentam uma rápida rotatividade na composição florística e estrutural. Embora a diversidade de espécies seja baixa, a composição florística e a altura, densidade e arquitectura dos componentes lenhosos e herbáceos estão sempre a alterar.

O padrão geral é uma mistura de um conjunto limitado de espécies lenhosas e herbáceas que formam savanas e matas em colinas e prados de gramíneas curtas nas areias mais profundas das planícies intermontanas. As comunidades de *Acacia mellifera* podem cobrir grandes áreas, seguidas por savanas de *Acacia nilotica*, *A. tortilis* ou *A. reficiens*, ou comunidades mistas, incluindo *Acacia tortilis*, *Balanites angolensis*, *Boscia albitrunca*, *B. foetida*, *Catophractes alexandri*, *Colophospermum mopane*, *Combretum apiculatum*, *Dichrostachys cinerea*, *Maerua angolensis*, *Rhigozum brevispinosum*, *Salvadora persica*, *Spirostachys africana*, *Sterculia setigera*, *Terminalia prunioides* ou várias espécies de *Commiphora* em solos superficiais e rochosos, e em afloramentos de xisto ou granito. Gramíneas nutritivas baixas incluem espécies de *Cenchrus*, *Enneapogon*, *Schmidtia*, *Stipagrostis*, *Themeda*, *Tricholaena* e *Urochloa*. Suculentas como *Aloe littoralis*, *A. catengiana*, *Cyphostemma currorii* e *Sansevieria pearsonii* são comuns, com muitas espécies suculentas arborescentes, incluindo *Adansonia digitata*, *Euphorbia eduardoi*, *Moringa ovalifolia* e *Pachypodium lealii*.

As areias profundas de rios efémeros, como o Curoca, Bero, Giraul e Bentiaba, são intermitentemente ladeadas por bosques altos de **freatófitas** (plantas que recorrem a águas profundas), como a *Acacia erioloba*, *Combretum imberbe*, *Faidherbia albida*, *Ficus sycomorus*, *Sclerocarya birrea* e balceados de *Cadaba benguellensis*, *Cordia ovalis*, *Euclea pseudebenus*, *Salvadora persica* e *Tamarix usneoides*.

Esta ecorregião, típica de savanas áridas/eutróficas, apresenta muitas árvores e arbustos espinacentes (incluindo espécies de *Acacia*, *Balanites*, *Euphorbia*, *Gymnosporia*, *Pachypodium* e *Zizyphus*) e até mesmo as ervas e gramíneas podem estar armadas com espinhos. As gramíneas têm, em geral, um valor nutricional elevado ao longo do ano, alimentando historicamente grandes manadas de pastadores como o órix e a zebra, quer das planícies

quer das montanhas, e animais com uma dieta mista, como a cabra-de-leque. A maior parte dos grandes mamíferos foi erradicada pelos seres humanos ao longo do século passado, e substituída por bovinos e caprinos como os herbívoros principais.

4.4.3 As savanas áridas costeiras (Ecorregião 14)

DISTRIBUIÇÃO, PAISAGENS E CLIMA

A ecorregião da savana árida costeira inclui as planícies costeiras (desde o nível do mar até aos 500 m), onde a precipitação anual varia entre 350 e 650 mm, do Sumbe, a sul, à costa de Cabinda, a norte (Figura 1.3.32). A ecorregião segue, sobretudo, as planícies das bacias sedimentares da costa angolana, uma mistura de sedimentos marinhos do Quaternário e do Terciário. As areias do Pleistoceno de antigas praias formam planaltos rasos de areias vermelhas, amarelas e cinzentas (musseques), que cobrem sedimentos de argilas, calcários, margas, arenitos e conglomerados que vão desde uma época anterior ao Cretácico Inferior ao Mioceno. A ecorregião estende-se por 180 km até ao vale do Cuanza, tendo, no entanto, menos de 50 km de largura.

O impacto do arrefecimento e da secagem da corrente de Benguela tem uma influência marcante na medida em que se desloca para norte, ao longo da costa angolana. Uma faixa estreita de baixa precipitação média anual, mas de elevada humidade relativa, cria um clima em que os elementos áridos da savana se estendem até à foz do rio Congo, onde a precipitação média anual é de 590 mm. As coberturas invulgares e densas do fungo liquenizado *Roccella tinctoria* nos troncos das árvores *Adansonia digitata*, e as tranças de líquenes fruticosos (*Usnea* spp.) penduradas nos galhos das árvores dos balcedos, são, à primeira vista, algo surpreendente neste ambiente árido. A elevada humidade relativa, acompanhada por nevoeiros costeiros e nuvens baixas constantes (*cacimbo*), é explicada pela presença de uma inversão persistente da temperatura sobre a corrente fria de Benguela (Figura 4.5.6).

Tabela 4.4.3 Dados climáticos para as estações em savanas costeiras áridas. Precipitação média anual (PMA), temperatura média anual (TMA) e temperaturas médias mensais para os meses mais quentes e frios.

Estação	Província	Altitude (m)	PMA (mm)	TMA (°C)	Mês mais quente (°C)	Mês mais frio (°C)
Luanda	Luanda	44	405	24,3	27	20,1
Nzete	Zaire	15	381	24,2	26,8	20,1
Dondo	Cuanza Norte	38	614	26,2	28,5	21,4
Soyo	Zaire	10	590	25,9	28,2	21,2

COMPOSIÇÃO FLORAL E FISIONOMIA

Devido à erosão e plantação de sucessivos estratos sedimentares marinhos e terrestres, a vegetação da savana árida costeira apresenta uma sequência repetida e previsível da composição florística e da estrutura fisionômica. Barbosa (1970) reconheceu nove subtipos dentro da sua vegetação tipo 23. De norte a sul, uma espécie arbórea caracteriza os diversos prados, savanas, matas, balcedos e florestas secas desta ecorregião: *Adansonia digitata*. O baobá (*imbondeiro*) possui várias espécies companheiras – *Acacia welwitschii*, *Euphorbia conspicua* e *Sterculia setigera*.

O padrão de escala fina das comunidades é reflectido ao detalhe no mapa de vegetação do Parque Nacional da Quiçama (Huntley, 1972; Figura 4.4.8), que inclui 28 unidades mapeadas ao longo dos seus 9960 km². As comunidades vegetais da Quiçama representam a vegetação da ecorregião, e alguns exemplos ilustrarão a diversidade de *habitats*. Prados, savanas e matas, balcedos e florestas secas são os principais tipos fisionômicos encontrados, mas galerias florestais de canópia fechada, prados palustres (pântanos), mangais e comunidades costeiras aumentam a diversidade de ecossistemas.

As amplas planícies aluviais dos rios perenes (Cuanza e Longa), que formam os limites norte e sul do Parque Nacional da Quiçama, têm zonas húmidas extensas dominadas por *Cyperus papiro*, *Typha capensis* e *Phragmites mauritianus*, com prados marginais de *Echinochloa stagnina*, *E. pyramidalis*, *Oryza stapfii* e *Vetiveria nigriflora* (Figura 4.4.9). A escarpa acima da planície apresenta balcedos xerófitos caducifólios (Figura 4.4.10).

Praticamente exclusiva desta ecorregião, a comunidade sem árvores de prados de gramíneas altas monoespecíficos de *Setaria welwitschii* (Figura 4.4.11) ocupa as argilas (*terras de Catete*) de sedimentos marinhos



Figura 4.4.9 Planície aluvial do rio Cuanza, por baixo do Acampamento da Caua, no Parque Nacional da Quiçama. Em primeiro plano, balcedo caducifólio da estação seca com prados e zonas alagadas na planície. Fotografia de Kostadin Luchansky.



Figura 4.4.10 Planície aluvial do Cuanza, vista do Acampamento da Caua, Parque Nacional da Quiçama. Floresta seca densa e balcedo abaixo da escarpa do planalto de areia, com galeria florestal na margem da planície aluvial, que se apresenta com uma cor verde luxuriante durante a estação chuvosa de Verão.



Figura 4.4.11 Prados monoespecíficos altos de *Setaria welwitschii* nas argilas profundas da Quiçama.

Balcedos densos com 5-10 m de altura são encontrados nas areias vermelhas do planalto com um alto teor de argila (*terras de musseque*) (Figuras 4.4.12-4.4.15). Estes têm uma mistura de arbustos caducifólios (*Clerodendrum myricoides*, *Combretum camporum*, *Grewia welwitschii*, *Pteleopsis myrtifolia*, *Strychnos henningsii* e *S. spinosa*) e sempre-verdes (*Garcinia livingstonii*, *Guibourtia*

carrissoana, *Tessmannia camoneana*), árvores baixas e suculentas emergentes (*Euphorbia conspicua*). Gramíneas (e fogos) são raros nos balcidos, que constituem o *habitat* favorito da seixa e do golungo.

Florestas secas caducifólias de até 15 m de altura são encontradas no relevo irregular da margem interior, ligeiramente menos árida, desta ecorregião, onde confina a ecorregião da escarpa angolana e inclui parte da vegetação tipo 11 de Barbosa (1970). Aqui, em solos calcários alcalinos, as árvores, na sua maior parte caducifólias, incluem *Adansonia digitata*, *Acacia welwitschii*, *Commiphora africana*, *Croton angolensis*, *Ptaeroxylon obliquum* e *Pteleopsis myrtifolia*. Nos locais onde cursos de água sazonais atravessam a paisagem, é possível encontrar galerias florestais de canóia fechada de até 25 m de altura (*Adina microcephala*, *Albizia glaberrima*, *Lonchocarpus sericeus*, *Millettia thonningii* e *Pterocarpus tinctorius*).



Figura 4.4.12 O líquen epífito *Usnea* sp. nos ramos da *Copaifera coleosperma*, em balcedo xerófito.



Figura 4.4.13 Balcedo xerófito de *Acacia welwitschii*, *Euphorbia conspicua*, *Grewia welwitschii* e *Sansevieria cylindrica* nas encostas da escarpa acima da planície aluvial do Cuanza.



Figura 4.4.14 Balcedo perene nas areias brancas e profundas do planalto da Quiçama.



Figura 4.4.15 Mata caducifólia nas areias vermelhas (musseque) do planalto da Quiçama.



Figura 4.4.16 Savana de *Adansonia digitata* nas margens da planície aluvial do Cuanza, no Parque Nacional da Quiçama.

4.4.4 Composição faunística das savanas áridas

As savanas áridas de Angola (Ecorregiões 12-14) têm uma fauna de mamíferos diferente da das savanas mésicas. Muitos dos herbívoros típicos de savanas áridas/eutróficas formam grandes populações gregárias que podem conter várias centenas de indivíduos, ocorrendo em paisagens não transformadas. As maiores manadas nômadas são formadas por cabras-de-leque, órix e bois-cavalos. Enquanto as duas primeiras espécies se limitam à savana árida do sudoeste, os bois-cavalos já foram numerosos no Bicular, Cuando Cubango e nos prados da Cameia. Outras espécies gregárias que ocorrem nas savanas áridas e nos limites mais secos da savana mésica incluem a zebra-de-planície, a zebra-de-montanha-de-hartmann, o búfalo-cafre, a impala-comum, o topi, o olongo e a girafa. A impala-de-face-negra, o rinoceronte-negro e o elefante-africano, outrora comuns no sudoeste, estão agora extintos nessa zona de África.



Figura 4.4.17 Búfalo-de-floresta (*pacassa*) em balcedo xerófito na margem do rio Cuanza, no Parque Nacional da Quiçama. Este animal emblemático, outrora abundante dessa região, está agora extinto no Parque. Fotografia de Merle Huntley.

Três miniungulados, o caxine, a cabra-das-pedras e o punja, bem-adaptados a sobreviverem na ausência de água livre, já foram comuns no sudoeste. O búfalo-de-floresta, o elefante-de-savana, o gunga e a palanca-ruana já foram abundantes ao longo da savana árida costeira a norte da Quiçama, mas foram dizimados durante a guerra civil.

São muitas as espécies carnívoras que ocorrem nas savanas áridas do sudoeste de Angola. Estas incluem o leão-africano, o leopardo, a chita, a hiena-castanha, a hiena-malhada, o protelo, o chacal-de-manto-negro, a raposa-orelhuda, a suricata e os texugos-do-mel. A Tabela 4.4.4 faculta uma lista restrita de espécies típicas de vertebrados do bioma de savana árida.

Tabela 4.4.4 Espécies de vertebrados típicas das savanas áridas de Angola.

Anfíbios	sapo-pigmeu-do-dombe, sapo-pigmeu-de-grandison, rã-de-borracha-marmoreada, mafuma, rã-de-areia-de-pele-rugosa.
Répteis	cágado-leopardo, osga-de-dedos-de-folha-de-ansorge, osga-de-dedos-grossos-de-angola, lagartixa-contorcionista-de-sundevall, víbora-cornuda, cobra-cuspideira-de-bandas.
Avifauna	avestruz, secretário, calau-de-monteiro, picanço-palrador, cotovia-de-bico-comprido do namibe, salta-pedras, estorninho-rabilongo, tordo-das-palmeiras-de-cauda-vermelha, cinzentinho-de-angola.
Mamíferos	chacal-de-manto-negro, raposa-orelhuda, raposa-das-areias, protelo, impala-comum, impala-de-face-negra, cabra-de-leque, caxine, cabra-das-pedras, órix, seixa, punja, olongo, girafa, facochero, zebra-de-planície, zebra-de-montanha-de-hartmann, rinoceronte-negro, elefante-de-savana.

Referências: Capítulo 4.4 O bioma de savana árida

- Barbosa, L. A. G. (1970). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda.
- Burgess, N. D., Hales, J. D., Underwood, E., et al. (2004). *Terrestrial ecoregions of Africa and Madagascar – a conservation assessment*. Island Press, Washington DC. 499 pp.
- Caughley, G. (1976). The elephant problem—an alternative hypothesis. *African Journal of Ecology*, 14(4), 265-283.
- February, E., Coetsee, C., Cook, G. D., et al. (2020). Physiological Traits of Savanna Woody Species. In: Scogings, P. F., & Sankaran, M. (Eds.). *Savanna Woody Plants and Large Herbivores*. John Wiley, pp 311-329.
- Huntley, B. J. (1972). Parque Nacional da Quiçama. Vegetation Map, 1: 100 000. Report No. 8, Serviços de Veterinária, Luanda.
- Khomo, L. M., & Rogers, K. H. (2005). Proposed mechanism for the origin of sodic patches in Kruger National Park, South Africa. *African Journal of Ecology*, 43: 29-34.
- Makhado, R. A., Mapaure, I., Potgieter, M. J., et al. (2014). Factors influencing the adaptation and distribution of *Colophospermum mopane* in southern Africa's mopane savannas – A review. *Bothalia* 44(1), 9 pages. <http://dx.doi.org/10.4102/abc.v44i1.152>.
- Stevens, N., Swemmer, A. M., Ezzy, L., et al. (2013). Investigating potential determinants of the distribution limits of a savanna woody plant: *Colophospermum mopane*. *Journal of Vegetation Science*, 25(2): 363-373.
- Stevens, N. (2021). What shapes the range edge of a dominant African savanna tree, *Colophospermum mopane*? A demographic approach. *Ecology and Evolution*, DOI: 10.1002/ece3.7377

CAPÍTULO 4.5

O BIOMA DO DESERTO DO NAMIBE

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *O que define um deserto;*
- *Quando e como foi formada a paisagem do deserto do Namibe;*
- *De que forma o anticiclone do Atlântico Sul, a corrente de Benguela e os sistemas eólicos associados determinam a natureza do clima e os processos ecológicos ao longo da costa angolana.*

Contexto: O que define um deserto?

Os geógrafos aplicam o termo **deserto** a áreas onde a precipitação média anual é inferior a 250 mm. Neste livro, o termo é usado em sentido mais restrito para o extremamente árido deserto do Namibe de Angola e Namíbia, onde a precipitação anual é em média inferior a 150 mm por ano e onde animais e plantas apresentam adaptações notáveis para poderem sobreviver, crescer e reproduzir-se sob condições ambientais invulgarmente severas. Um **ambiente severo**, como um deserto ou uma tundra ártica, é definido como aquele em que adaptações morfológicas, fisiológicas ou comportamentais especializadas, que não se encontram em espécies relacionadas, evoluíram para sobreviver a essas mesmas condições.

O deserto do Namibe estende-se como uma faixa estreita, com menos de 200 km de largura, ao longo de 2100 km da costa sudoeste africana, do rio Carunjabamba, na província do Namibe, em Angola, ao sul do rio Orange, perto da fronteira da Namíbia com a África do Sul. As condições ambientais nesta longa faixa de clima hiperárido não são uniformes e variam de chuvas de Verão, no norte, a chuvas de Inverno, no sul. Ali, a precipitação diminui de 6 a 10 vezes em relação à da escarpa para o oceano Atlântico. Oásis lineares seguem alguns dos rios efémeros que atravessam o deserto, com grandes mamíferos associados, como o elefante-de-savana, o rinoceronte-negro e a girafa, penetrando bem para o interior de paisagens desérticas.

Em Angola, o deserto do Namibe ocupa uma estreita faixa de 20 a 80 km de largura ao longo da planície costeira, como uma cunha entre o

oceano Atlântico e os primeiros contrafortes da escarpa angolana, zona onde transita para a ecorregião das matas da savana do Namibe. A ecorregião do deserto do Namibe angolano inclui os tipos de vegetação 28 e 29 de Barbosa (1970), fundindo-se com a metade ocidental do tipo 27. Isto define a ecorregião como uma língua estreita, a norte do Cunene, passando por Moçâmedes até ao rio Carunjamba, perto de Lucira (Figura 1.3.37).

O DESERTO DO NAMIBE DE ANGOLA (Ecorregião 15)

4.5.1 A idade e a evolução do deserto do Namibe

O deserto do Namibe, em Angola e na Namíbia, e o deserto do Atacama, no Chile, são tidos como os desertos mais antigos do mundo. Ainda não se sabe exactamente quantos anos têm, e a história do Namibe continua a ser objecto de muito estudo. John Ward, geólogo sul-africano com longa experiência em Angola e na Namíbia, reviu as hipóteses sobre a idade do Namibe em dois artigos importantes (Ward *et al.*, 1983; Ward *et al.*, 1990). Com base na compreensão da estratigrafia (camadas de sedimentos geológicos) do sudoeste de África, Ward descreveu cinco fases para ilustrar a longa história da aridificação do Namibe.

FASE DE EROÇÃO PÓS-GONDWANA (CRETÁCICO: 130-80 MA)

Após a ruptura do Gondwana (130 Ma), a maior parte da Grande Escarpa foi formada entre 120-100 Ma pela elevação da crosta terrestre, com algumas características que remontam a tempos muito anteriores, relictos com 300 milhões de anos. A paisagem em evolução do Namibe foi erodida por forças marinhas e terrestres. Foram retirados da paisagem qualquer coisa como 2 km de profundidade de solo e rocha. Em Angola, alguns dos produtos desta erosão são conhecidos como conglomerados Giraul, expostos ao longo do rio Giraul, no Namibe. Os depósitos ao largo da costa têm vários quilómetros de espessura, em consequência de muitos milhões de anos de erosão da paisagem terrestre. A erosão marinha resultou numa plataforma denominada **Superfície de Discordância do Namibe**. Esta característica paisagística, que atravessa xistos, gnaisses e granitos, data de 85 Ma. Numerosos montes-ilhas erguem-se acima das planícies costeiras.

Por volta de 80 Ma, foi concluída a separação de África da América do Sul, e o estabelecimento do oceano Atlântico Sul. No final do Cretácico (66 Ma), estavam determinados os limites físicos do Namibe (Grande Escarpa, oceano Atlântico e Superfície de Discordância do Namibe).

FASE DO DESERTO PROTO-NAMIBE (PALEOGÉNICO: 55-23 MA)

A mais antiga evidência inequívoca das condições do deserto no Namibe (de 55 Ma – a época do Eoceno) é facultada por extensas dunas fósseis conhecidas como a **Formação de Arenito do Tsondab**. Os ventos de Sul, impulsionados pelo **anticiclone do Atlântico Sul** que se estabeleceu por essa altura, e a posição do Namibe na sombra de chuva do sudoeste do subcontinente africano, foram os principais impulsionadores da aridez e formação das extensas dunas de areia do Proto-Namibe (também conhecido como Paleo-Namibe).

Os arenitos castanho-avermelhados do Tsondab, de até 220 m de profundidade, foram depositados ao longo de um período de 20-30 milhões de anos. Estendem-se do centro da Namíbia ao rio Curoca, em Angola. Vestígios destas antigas dunas encontram-se preservados sobretudo sob depósitos posteriores de cascalho, calcreto e areia, mas pode ver-se um exemplo no Parque Nacional do Iona, no extremo sul do Vale dos Rinos (Figura 4.5.1).

Durante este longo período, as condições ambientais não foram uniformemente estáveis. Evidências fósseis de 47-42 Ma, por exemplo, revelam condições húmidas de chuvas de Verão, com vegetação arborizada na área que agora é o deserto do Namibe. Mas, por volta, de 34 Ma, tinha-se formado o manto de gelo antártico, com consequente aridificação no período conhecido como uma “Terra de gelo”. Climas semiáridos com matas e mamíferos africanos primitivos (Afrotheria), como musaranhos-elefantes, toupeiras-douradas e hiraxes são revelados no registo fóssil. Até mesmo fósseis de primatas foram encontrados nestes leitos fósseis. Porém, como advertem Ward *et al.* (1983), a presença de primatas (e outros mamíferos associados à vegetação arborizada, como elefantes, girafas e rinocerontes) não implica condições métricas generalizadas. Actualmente, estes mamíferos penetram no deserto do Namibe ao longo dos oásis lineares de leitos de rios arborizados, que fornecem faixas estreitas de *habitat* adequado dentro de um ambiente de outro modo hostil.



Figura 4.5.1 Sistemas dunares antigos e modernos do deserto do Namibe. Em primeiro plano, a face erodida de uma duna fóssil vermelha profunda de arenito do Tsondab na base das areias mais brancas do Namibe moderno. Ao fundo, para lá do granito, e a sul do Cunene (não à vista), encontram-se as dunas do mar de areia do Cunene.

FASE PLUVIAL (HÚMIDA) (MIOCENO MÉDIO-INFERIOR: 23-14 MA)

Um período de condições mais húmidas, durante o Mioceno Inferior a Médio, é revelado por depósitos generalizados de cascalho que se sobrepõem à formação de arenito do Tsondab. A erosão e deposição deste cascalho teria exigido um período húmido, reflectindo uma maior precipitação no planalto interior, escarpa e zona desértica. Este período não foi necessariamente sempre húmido. Cascas de ovos de três géneros e oito espécies de avestruz, incluindo a avestruz-gigante (*Diamantornis wardi*), associada a ambientes áridos, foram encontradas nos arenitos do Tsondab, com cerca de 19 Ma.

FASE PEDOGENÉTICA (CALCRETO) (MIOCENO FINAL: 14-11 MA)

Após a fase mais húmida, um período semiárido com queda de precipitação no Verão, na ordem dos 350-450 mm por ano, suportou o desenvolvimento de solos calcários, assinalando o início da aridez com o pleno estabelecimento do sistema de **ressurgência** de Benguela, desde 10-7 Ma. Estes calcaretos, de até 5 m de espessura, cobrem os cascalhos e arenitos mais antigos e antecedem a sua erosão pelos rios que correm para oeste (Cunene, Ugab, Kuiseb), atravessando o Namibe em resposta à elevação ocorrida durante o Plioceno (5,3-2,6 Ma).

FASE DO DESERTO DO NAMIBE (MIOCENO SUPERIOR-HOLOCENO: 10 MA-PRESENTE)

O Namibe atingiu sua aridez extrema no Mioceno Superior (cerca de 10-7 Ma), altura em que o manto de gelo antártico atingiu o pleno desenvolvimento. O estabelecimento da fria corrente de Benguela ocorreu durante este período e acentuou as condições desérticas. Embora não seja considerada uma das principais contribuidoras para a formação do deserto do Namibe, a corrente de Benguela tem desempenhado um papel ecológico fundamental através do nevoeiro costeiro que origina (Capítulo 4.5.3). Adaptações comportamentais como o *fog-basking* (captação de água do nevoeiro) em escaravelhos tenebrionídeos teriam seguido o estabelecimento da corrente de Benguela e a frequência recorrente de nevoeiros costeiros. As forças combinadas da corrente de Benguela, que se desloca para norte, e os ventos alísios de leste, que sopram nas suas águas superficiais, provocam o afloramento de água fria a 300 m de profundidade, trazendo à superfície nutrientes ricos. Estas águas, quando expostas à luz solar, criam condições ideais para a produtividade marinha, baseada em abundante fitoplâncton, e suportando vastas populações de peixes, focas e aves marinhas.

As dunas do mar de areia do Namibe central são consideradas da idade Plio-Pleistoceno, (a partir de 5 Ma), com as do Curoca a serem mais recentes, e o seu desenvolvimento continua até aos dias de hoje.

FONTE DAS DUNAS DE AREIA

Além da idade do Namibe, há uma segunda questão relacionada com a evolução do Namibe que tem despertado muito interesse: a fonte das areias que caracterizam as dunas do deserto. A resposta está nos padrões de evolução da paisagem ao longo de muitos milhões de anos. Os cursos da maior parte dos rios que drenam a África Austral mudaram drasticamente desde a formação do continente. Por volta de 42 Ma, o rio Orange (na fronteira entre a África do Sul e a Namíbia) cortou um curso profundo através da paisagem, erodindo os arenitos jurássicos do Drakensberg sul-africano. Por volta desta época, o rio Orange rompeu a Grande Escarpa, depositando no mar enormes quantidades de sedimentos provenientes do arenito erodido. A história geológica, oceanográfica e climática que se seguiu a estes eventos resultou na formação de sistemas dunares nas costas da Namíbia

e de Angola. Estas dunas acumulam areia através da combinação dos sedimentos transportados pelos rios, pelo mar e pelo vento.

Hoje, como no passado, os sedimentos do interior da África Austral são transportados para o mar pelo rio Orange, e para norte por **ondas** fortes e persistentes, que criam o que é descrito como uma **corrente marinha**. Alguns destes sedimentos são arrastados para terra e levados pelos ventos de sul e sudoeste, gerados pelo anticiclone do Atlântico Sul, para o interior, conforme descrito no Capítulo 4.5.3 abaixo. O sistema de **corrente**, que começa na foz do rio Orange, termina 1750 km mais ao norte nos cânions marinhos na foz dos rios Bero e Giraul. Estes vales encaixados direccionam os sedimentos remanescentes do rio Orange para o fundo do oceano, impedindo a sua migração posterior para a costa. Funcionando como um gigantesco tapete rolante submarino alimentado pelas águas costeiras ao largo da Namíbia e do sul de Angola, é a maior “auto-estrada de areia” da Terra (Garzanti *et al.*, 2014, 2017). Grande parte da areia do rio Orange acaba no mar de areia do Namibe central, porém chegam a Angola quantidades suficientes para fornecer 74% da areia dos campos dunares do Parque Nacional do Iona. O balanço de areia das dunas do Iona provém do rio Cunene (18%) e do rio Hoarusib (8%), na Namíbia.

SINOPSE

Embora os geólogos continuem a debater sobre a idade do deserto do Namibe, concordam sobre os três principais impulsionadores da sua origem e ecologia. São eles as influências combinadas do anticiclone do Atlântico Sul, a sombra de chuva subcontinental e a ressurgência da corrente de Benguela. Colectivamente, estes factores resultaram em hiperaridez, ventos que sopram de terra e do mar, e nevoeiro – forças que levaram à formação do deserto do Namibe ao longo de muitos milhões de anos, e às adaptações únicas desenvolvidas na vida animal e vegetal.

4.5.2 Paisagens e solos

Actualmente, o deserto do Namibe compreende uma grande diversidade de paisagens, sendo as mais icónicas os mares de areia do Namibe central, e as dunas do Cunene-Curoca, a sul de Moçâmedes. A maior parte do deserto do Namibe encontra-se numa extensa peneplanície, uma superfície erodida,

levemente inclinada, e voltada para o mar. A erosão revela um padrão complexo de evolução geológica ao longo de 1800 milhões de anos, das intrusivas rochas anortosíticas ígneas mais antigas do Complexo do Cunene às modernas areias móveis do mar de areia do Namibe.

O Namibe constitui um manual vivo sobre geologia angolana. Ao longo da costa, além das areias do Pleistoceno, os depósitos marinhos profundos das bacias sedimentares de Benguela e do Namibe incluem argilas que vão do Cretácico Inferior ao Mioceno, calcários, arenitos e conglomerados. Muitos deles são ricos em fósseis de vertebrados e invertebrados marinhos (Mateus *et al.*, 2019). Mais para o interior, vastas planícies estendem-se até o horizonte. A paisagem é atravessada por características geológicas como junções, desgaste efeito “casca de cebola”, diques de doleritos e revelações quartzíticas e de mármore. Afloramentos de intrusões metamórficas e ígneas, incluindo granito, calcário, dolorito, xisto e anfibólio, pontuam as planícies. A superfície é uma mistura de cascalho e rochas partidas, formadas a partir da decomposição de *duricrusts*. Estas superfícies de aplanção, incisadas por pequenas ravinas, foram igualmente cortadas por grandes rios, alguns perenes (Cunene), mas sobretudo efêmeros (Curoca, Bero, Giraul, Bentiaba, Carunjamba). As Figuras 4.5.2-4.5.5 ilustram algumas paisagens do deserto do Namibe.



Figura 4.5.2 Paisagens do Namibe angolano. Contraste entre quartzíticas brancas e dolerite preta.



Figura 4.5.3 Solo de cascalho de quartzo com *Commiphora* e *Acacia* dispersas.

Os solos raramente se formam nesta paisagem seca, quente e varrida pelo vento. O que se encontra na maior parte das zonas é uma crosta dura formada pela cimentação de cascalho de quartzo, ou através da evaporação da pouca água recebida das chuvas e do nevoeiro. A evaporação concentra

gesso ou cálcio para formar gipcretes ou calcretos, respectivamente. Porém, alguns solos em bruto acumulam-se em fendas na superfície dura, fornecendo reservas de nutrientes e água suficientes para sustentar a vegetação esparsa que consegue sobreviver neste ambiente hostil.

O gesso (sulfato de cálcio) é formado pela reacção do ácido sulfúrico com carbonato de cálcio, com a humidade fornecida pelo nevoeiro, e o sulfato produzido pelo fitoplâncton marinho, e transportado para o interior pelos ventos de sudoeste. Ao longo de milhões de anos, a influência da corrente de Benguela gerou pavimentos em gipcrete com mais de quatro metros de profundidade. Os gipcretes encontram-se geralmente a menos de 50 km do mar. Estes pavimentos são o *habitat* de exuberantes campos de líquenes no Namibe central da Namíbia. Na costa angolana, estas comunidades são menos desenvolvidas.



Figura 4.5.4 Paisagens do Namibe angolano. Pavimentos calcretos interrompidos por um leito de riacho seco.



Figura 4.5.5 Duna de areia e afloramento de mármore, centro do lona.

As crostas de calcreto são formadas *in situ* pela precipitação atmosférica de carbonato de cálcio em ambiente árido. Os calcretos cobrem grande parte do Namibe angolano, como extensas planícies despidas, com excepção para os esparsos arbustos anões e para as resistentes gramíneas. No entanto, após chuvas episódicas, as planícies de cascalho tornam-se verdejantes, com espécies anuais de gramíneas *Aristida*, *Schmidtia* e *Stipagrostis*. Os eventos de chuva, em que 10-50 mm podem cair em apenas alguns dias, são suficientes para desencadear o crescimento acelerado das gramíneas anuais.

As dunas de areia móveis, o maior símbolo dos desertos, formaram o sistema dunar entre a foz do Cunene e o rio Curoca. As dunas angolanas

do Namibe assumem uma variedade de formas – linear, estrela, *barchan* ou longitudinal – dependendo da direcção do vento e da idade de formação. Muitas dunas preservam evidência de padrões de vento alterados através de fases mais secas e húmidas do Pleistoceno, processos que continuam até hoje.

As dunas de areia não desenvolvem solo orgânico, como é normalmente entendido, com horizontes reconhecíveis e estabilidade generalizada. Mas mesmo estas areias móveis foram colonizadas por gramíneas estabilizadas de areia, como a *Stipagrostis sabulicola*, e arbustos suculentos, como o *Trianthema hereroensis* (na Namíbia), e o espinhoso *Acanthosicyos horridus* (em Angola). Não obstante a aparência inóspita, as dunas do Namibe suportam um espectro diversificado de animais vertebrados e invertebrados endémicos (incluindo o icónico escaravelho *Onymacris bicolor*) (Figura 3.3.7).

4.5.3 Clima: o anticiclone do Atlântico Sul, a corrente de Benguela e o vento

Enquanto factores como os solos, o fogo e a herbivoria moldam as savanas mélicas e áridas de Angola, é a aridez extrema do Namibe, e aspectos subtis de fontes de humidade raras, que dominam a estrutura e funcionamento do seu ecossistema. Serão agora abordados os processos climáticos, desenvolvidos ao longo de muitos milhões de anos, bem como uma questão fulcral: por que razão está o Namibe tão seco? Será igualmente referido porque é o vento (o movimento do ar de zonas de elevada pressão atmosférica para zonas de baixa pressão) um factor tão determinante na evolução e dinâmica do Namibe.

Três grandes processos oceânicos/atmosféricos interagem de diferentes formas e são responsáveis pela manutenção da hiperaridez do Namibe e da sua extraordinária biota. Trata-se do anticiclone, quase estacionário, ao largo do Atlântico Sul, da corrente de afloramento de Benguela, e dos ventos associados a estes fenómenos oceânicos e atmosféricos.

Como descrito no Capítulo 2.2.3, a atmosfera sobre África Austral é dominada por dois sistemas de pressão: a Zona de Convergência Intertropical de baixa pressão (ZCIT), que fica sobre o equador, e uma faixa subtropical de alta pressão (que inclui o anticiclone do Atlântico Sul) que se situa sobre o Trópico de Capricórnio. No Verão, o ar húmido produzido

ao longo da ZCIT move-se para sul, larga a sua humidade e afunda, como ar seco, na faixa de alta pressão. A humidade da ZCIT, responsável pela elevada precipitação do norte de Angola, não chega ao Namibe.

Paradoxalmente, apesar da sua posição na fronteira com o oceano Atlântico, o Namibe recebe a sua escassa chuva não do Atlântico, mas do Índico. No Verão, os ventos alísios do sudeste trazem humidade do oceano Índico para todo o continente. Com raras exceções, a maior parte dissipa-se antes de atingir a costa oeste. Porém, um pouco desta humidade chega ao Namibe em forma de chuvadas imprevisíveis, capazes de trazer uma abundância de vida para o deserto. Essas chuvas episódicas são especialmente evidentes durante os eventos *La Niña*, quando os ventos alísios de leste se tornam mais fortes e levam a humidade do oceano Índico mais para oeste do que é habitual. Em 1976, durante um evento do género, mais de 100 mm de chuva caiu sobre o Namibe central, com os prados a produzir 56 vezes mais do que a colheita normal, atraindo populações de órix e cabras-de-leque com 50 vezes a densidade das áreas circundantes (Seely & Louw, 1980). Um evento semelhante ocorreu em Janeiro de 2021, durante a passagem do ciclone *Eloise* pelo sul de África.

Posicionado sobre o oceano, o anticiclone do Atlântico Sul cria um gradiente de pressão de oeste para leste, entre o mar frio e a terra quente, que, por sua vez, produz **ventos do mar** fortes durante a maior parte do ano. Estes ventos tornam-se de sudoeste devido ao efeito da força de Coriolis, e são mais fortes desde o início a meados do Verão. São responsáveis por manter o movimento para norte das areias, desde a foz do Cunene – provavelmente o local mais ventoso de Angola – até à Curoca, onde a areia do topo das dunas é periodicamente arrastada para o mar por cheias raras.

Para os residentes em Moçâmedes, uma característica meteorológica muito familiar é a dos **ventos de leste** quentes, carregados de poeira, que ocorrem durante o Outono e o Inverno. Estes ventos devem-se ao enfraquecimento periódico do anticiclone do Atlântico Sul. Nestas alturas, a pressão do ar sobre o subcontinente é superior à pressão sobre o Atlântico. Um gradiente de pressão de leste para oeste arrasta os ventos de leste pela superfície quente da terra, com o ar a ser aquecido ainda mais por aquecimento **adiabático**, dado o aumento da pressão sobre a massa de ar à medida que desce pela escarpa. Estes ventos **catabáticos** de Inverno arrastam consigo poeira e detritos vegetais à medida que varrem a paisagem

e descem pela escarpa, aportando nutrientes para os animais do mar de dunas, e depositando a matéria orgânica que transportam do interior.

A prevalência de **nevoeiro (cacimbo)** até 120 dias por ano é uma característica única, e de extrema importância, do Namibe. A estreita faixa costeira de Tômbua a Lucira, em especial, apresenta nevoeiro durante a noite como resultado de uma **inversão de temperatura** criada pela fria corrente de afloramento de Benguela. Geralmente, as temperaturas do ar diminuem com a altitude entre 0,6-0,9 °C por 100 m de elevação (Capítulo 2.2.4). Contudo, sobre a fria corrente de Benguela, a temperatura do ar aumenta com a altitude. O ar quente actua como uma “tampa” para a convecção normal, inibindo a subida do ar frio e húmido que, normalmente, formaria nuvens de chuva. Em vez disso, esse ar húmido desloca-se para o interior como uma camada superficial de neblina, trazendo um grau de humidade muito limitado, embora importante, a uma estreita faixa ao longo da costa do Namibe. A Figura 4.5.6 ilustra os processos atmosféricos ao longo de uma secção transversal latitudinal acima da costa angolana, desde o Congo até ao Cunene.

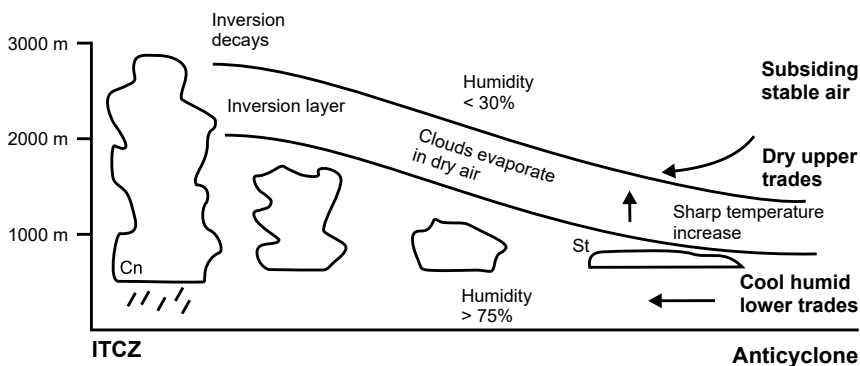


Figura 4.5.6 Secção transversal simplificada da atmosfera acima da costa angolana, desde o rio Congo (esquerda) até ao rio Cunene (direita). É de notar a influência da camada de inversão sobre a costa sul fria, subindo e decompondo-se antes da Zona de Convergência Intertropical no Norte. St = nuvens estratos que transportam nevoeiro; Cn = nuvens cúmulos-nimbos que transportam chuva. Redesenhado com autorização conforme Leal (2004). *The African rain forest during the Last Glacial Maximum*. PhD thesis, Wageningen University, Wageningen.

Dois tipos de nevoeiro ocorrem sobre o Namibe: o primeiro, uma acumulação superficial de ar muito húmido, geralmente até 200 m de altura, é suportado por ventos de sudoeste e transportado para o deserto até uma

distância de 15 km. O nevoeiro é depositado como uma chuva fina ou uma película de humidade no solo, plantas ou animais, como no caso dos escaravelhos *Onymacris*, adaptados comportamentalmente para interceptar nevoeiro nas cristas das dunas do deserto; o segundo, uma névoa alta (mais correctamente, um estrato baixo ou uma **nuvem estrato-cúmulus**) forma-se a 100-600 m de altura na atmosfera, como uma cunha de ar húmido apanhada sob uma camada de inversão de ar mais quente. Este nevoeiro penetra até 100 km para o interior, a partir da costa, especialmente em vales e depressões. Para além do Namibe, é particularmente importante ao longo da escarpa angolana, onde suporta uma rica diversidade de vegetação, incluindo as “florestas de café” do Uíge e Cuanza Sul.

Estudos no Namibe mostraram que o nevoeiro deposita até cinco vezes mais humidade do que a chuva na estreita faixa “hiperárida” da costa. O nevoeiro sustenta uma flora rica de líquenes na costa a norte de Moçamedes, onde líquenes crustosos cobrem a superfície rochosa do deserto, e líquenes foliáceos pendem como borlas dos arbustos e árvores baixas de uma paisagem que de outra forma seria desoladora.

Na criação e manutenção do deserto do Namibe, o **vento** tem sido um contribuidor fundamental para os processos desde o nível macro a micro. Desde os primeiros eventos responsáveis por desencadear a aridificação do Namibe, passando pelo desenvolvimento da corrente marinha de transporte e deposição de areia, os processos de formação e dinâmica de dunas, a transferência de chuvas pouco frequentes e escassas do oceano Índico para o Namibe, e de nevoeiro do Atlântico para a costa do Namibe, o vento impulsionado por forças atmosféricas moldou o deserto. Em microescala, detritos orgânicos transportados para os campos de dunas pelos ventos “catabáticos” sustentam a vida abundante de um ambiente inóspito, sustentado pelo nevoeiro transportado pela brisa fresca do oceano. Poucos sistemas ecológicos demonstram as interações entre oceano, atmosfera e terra mais claramente do que o Namibe.

Existem muito poucas estações meteorológicas no deserto do Namibe angolano, mas as existentes dão uma indicação da extrema aridez da ecorregião (Quadro 4.5.1). A importância do nevoeiro como fonte de humidade não é captada nas estatísticas de precipitação, nem a influência de arrefecimento do factor “vento frio”, dos ventos frios de norte, característica da margem costeira.

Tabela 4.5.1 Dados climáticos para estações na ecorregião do deserto do Namibe angolano. Precipitação média anual (PMA), temperatura média anual (TMA) e temperaturas médias mensais para os meses mais quentes e frios.

Estação	Província	Altitude (m)	PMA (mm)	TMA (°C)	Mês mais quente (°C)	Mês mais frio (°C)
Lucira	Namibe	5	104	21,2	26,2	18,0
Moçâmedes	Namibe	44	37	20,0	24,2	15,5
Tômbua	Namibe	4	12	20,1	24,2	14,5

4.5.4 Composição florística e fisionomia da ecorregião do deserto do Namibe angolano

A fitogeografia de Angola foi brevemente descrita no Capítulo 1.1. Grande parte de Angola é coberta pelas savanas mésicas e áridas do centro regional de endemismo zambeziano. O extremo norte de Angola insere-se no centro regional de endemismo guinéu-congolês. Pequenos elementos do centro afromontano de endemismo ocorrem como florestas-relíquia ao longo das montanhas altas da Huíla e do Huambo. O sudoeste de Angola tem representantes do centro regional de endemismo Karoo-Namibe, uma divisão florística que inclui grande parte da Namíbia e da África do Sul, caracterizada por um clima árido com precipitação inferior a 500 mm por ano.

Dentro do centro regional de endemismo Karoo-Namibe, vários centros locais de endemismo foram reconhecidos por botânicos. A ecorregião do deserto do Namibe angolano, tal como aqui definida, forma a componente ocidental extremamente árida do “Centro de Endemismo do Kaokoveld” (KCE), tal como descrito por Craven (2009). O KCE, definido numa composição puramente florística, inclui mais duas ecorregiões em Angola, as matas da savana da Namíbia e a mata de mutiati angolana, ambas definidas de acordo com as suas características ecológicas. Como sugere Craven (2009), a flora do Namibe angolano está muito mais relacionada com a da Namíbia do que com o resto de Angola.

O KCE abrange toda a gama geográfica da *Welwitschia mirabilis*, o ícone florístico do Namibe. Além desta espécie carismática, o KCE tem mais 1600 espécies de plantas, 20% delas endémicas. A história da flora e da fauna do KCE é complexa. O KCE contém muitas espécies de animais e de plantas com parentes próximos no **Corno de África**, a cerca de 5000 km

de distância. Estas incluem espécies de mamíferos (caxine, órix, raposa-orelhuda); anfíbios, escorpiões do género *Parabuthus* e géneros vegetais como *Kissenia*, *Pterodiscus*, *Thamnosma*, *Tribulocarpus* e *Turnera*. Estas **distribuições disjuntivas** explicam-se pela existência de um **corredor árido** que atravessou África durante as fases secas do Pleistoceno, ao longo dos vales quentes e secos, e das planícies do vale do Rift e dos rios Luangwa, Zambeze e Limpopo (Juergens, 1991). O corredor árido ter-se-ia expandido e fechado durante os sucessivos períodos frios/secos e quentes/húmidos da Idade do Gelo do Pleistoceno, afectando não só ecossistemas áridos, mas também florestas húmidas, como descrito no Capítulo 4.1. A ligação entre a *Welwitschia* e os seus parentes na América do Sul remonta a um período muito anterior, ao Cretácico, talvez.

No seu estudo detalhado da flora do KCE, a botânica namibiana Patricia Craven (2009) definiu três grupos em Angola que formam claramente padrões.

O GRUPO WELWITSCHIA

O Grupo *Welwitschia* é caracterizado por *Arthraerua leubnitziae*, *Adenia pechuelii*, *Welwitschia mirabilis*, *Zygophyllum stapffii*, *Z. orbiculatum* e *Z. simplex*. Está confinado à faixa costeira, em areias costeiras, planícies de cascalho, colinas e afloramentos rochosos. O clima é caracterizado por nevoeiros frequentes que, desde o oceano, atingem o interior até 60 km. A precipitação média anual é inferior a 200 mm, em regra recebida no Verão. A área ocupada por este grupo está sujeita a ventos de leste, fortes, quentes e secos, alternados com ventos de sudoeste, frios e húmidos. Apresenta uma flora registada de mais de 200 espécies, das quais 55 são endémicas de Angola. Os géneros com espécies endémicas incluem *Aloe*, *Commiphora*, *Euphorbia*, *Indigofera*, *Lotononis*, *Merremia* e *Petalidium*. De particular interesse é a diversidade muito elevada de géneros de árvores suculentas. Estes incluem 12 espécies de *Euphorbia*, das quais cinco ocorrem somente em Angola, e 11 espécies de *Commiphora*. As formas de vida incluem arbustos anões não lenhosos, de vida curta, com folhas caducifólias e suculentas (*Zygophyllum orbiculatum*) ou caules semelhantes a canas (*Euphorbia damarana*).

O GRUPO KAOKO

O Grupo Kaoko do KCE é caracterizado por *Sesamothamnus guerichii*. Encontra-se no interior do Grupo *Welwitschia*, e atinge a escarpa até ao contorno dos 1500 m, através de encostas rochosas, cursos de água, montanhas acidentadas e colinas. A precipitação anual é recebida sobretudo no Verão, de até 200 mm a oeste e até 350 mm a leste. Não apanha geada nem recebe humidade do nevoeiro. A flora tem sido deficientemente estudada em Angola, mas foi registado um elevado nível de endemismo com cerca de 60 espécies conhecidas por serem endémicas do Grupo. As espécies endémicas incluem as espécies dos géneros *Bayensia*, *Hibiscus*, *Petalidium*, *Salsola*, *Sesamothamnus* e *Stipagrostis*. Este grupo inclui cinco espécies de *Commiphora*, e sete de *Euphorbia*.

O GRUPO DAS SUCULENTAS DO NORTE

Além destes dois grupos, Craven (2009) descreve um Grupo de Suculentas do Norte do deserto do Namibe, encontrado nas colinas rochosas costeiras e nos vales arenosos, de Moçâmedes ao rio Carunjamba, perto de Lucira. Este grupo inclui uma notável diversidade de suculentas, muitas das quais são **paquicaules** (árvores suculentas com caule grosso, robustas e com poucos ramos), como espécies de *Adenium*, *Cyphostemma*, *Moringa*, *Sesamothamnus* e *Sterculia*. Nesta zona, há outras suculentas que incluem espécies de *Euphorbia*, *Hoodia*, *Huernia*, *Kalanchoe*, *Kleinia*, *Talinum* e *Tavaresia*.

FISIONOMIA DA VEGETAÇÃO

A fisionomia da vegetação escassa destes três grupos é dominada por arbustos anões e árvores baixas, com gramíneas curtas, tanto anuais como perenes. Esta vegetação pode ser verdejante e densa imediatamente após as chuvas, mas não tarda a que sirva de pasto a antílopes ou que se vá decompondo à medida que térmitas, formigas e ventos a reduzem a um restolho cinzento. As árvores e arbustos são frequentemente espinhosos ou suculentas. A vegetação tem muitas vezes a *Welwitschia mirabilis* como uma característica visível, mas esta planta surpreendente (Caixa 4.5.1) é mais robusta nas areias grossas dos leitos secos dos rios (*chanas*). Também pode ser encontrada em afloramentos rochosos, juntamente com espécies suculentas de *Cissus*, *Commiphora*, *Euphorbia*, *Hoodia*, *Sterculia*, e herbáceas floríferas e arbustos resistentes como *Blepharis*, *Dicoma*, *Galenia*, *Helichrysum* e *Pterodiscus*. Perto

da costa, arbustos anões de folhas suculentas de *Mesembryanthemum*, *Salsola* e *Zygophyllum* tornam-se conspícuas.

À medida que se avança para o interior, a fisionomia da vegetação e a composição florística transitam gradualmente para as matas da savana do Namibe. Árvores de géneros como a *Acacia*, *Boscia*, *Colophospermum*, *Combretum*, *Commiphora*, *Sterculia* e *Terminalia* tornam-se mais abundantes, formando pequenas comunidades de matas de savana em afloramentos rochosos, com gramíneas e arbustos nas areias mais profundas. Uma característica marcante no Parque Nacional do Iona são as vastas planícies intermontanas, cobertas por um tapete de gramíneas anuais de *Stipagrostis* e *Schmidtia* após chuvas pouco frequentes (Figura 4.5.7). Nestas planícies destacam-se os “círculos de fadas” (Figura 3.3.16; Caixa 3.3.1), cuja origem e dinâmica continuam a intrigar os cientistas.



Figura 4.5.7 Prados de gramíneas anuais e perenes [*Stipagrostis*, *Schmidtia*] nas planícies intermontanas do Parque Nacional do Iona.



Figura 4.5.8 A margem interior do deserto do Namibe angolano faz interface com as matas de savana do Namibe.

4.5.5 Composição faunística do deserto do Namibe

A aridez extrema do deserto do Namibe impõe limites severos à sobrevivência de grande parte dos vertebrados, especialmente dos anfíbios. No entanto, muitos répteis e aves desenvolveram adaptações bem-sucedidas à vida no deserto (Capítulo 3.3). A maior ave da Terra, a avestruz-africana, já foi comum nas margens do Namibe, e duas grandes abetardas (a abetarda-de-ruppell e a abetarda-de-ludwig) ainda podem ser encontradas nas planícies de cascalho e prados intermontanos do Iona. As espécies de mamíferos incluem manadas nómadas de cabras-de-leque, órix, zebras-de-planície e zebras-de-montanha-de-hartmann, e carnívoros sedentários como a suricata e o protelo. A hiena-castanha e a chita estendem-se extensamente pelas margens do deserto. A Tabela 4.5.2 lista as espécies de vertebrados típicas do bioma do deserto do Namibe.

Tabela 4.5.2 Espécies de vertebrados típicas do deserto do Namibe de Angola.

Répteis	osga-de-cauda-de-pluma, osga-de-dedos-grossos-com-membranas-nos-dedos, osga-diurna-do-namibe-comum, osga-diurna-do-namibe-de-boulton, lagarto-do-deserto-de-focinho-de-pá, lagartixa-da-areia-de-huntley, lagarto-espinhoso-do-kaokoveld, lagarto-de-placas-do-deserto, lagartixa-pintalgada, lagartixa-fossorial-ocidental-sarapintada, camaleão-de-namaqua, agama-das-pedras-do-namibe, pitão-anã-do-namibe, víbora-de-peringuey, cobra-da-areia-ocidental
Avifauna	abutre-real, abetarda-de-ludwig, abetarda-de-ruppell, corredor-de-burchell, cotovia-da-namíbia, chasco-de-herero, chasco-pálido
Mamíferos	raposa-orelhuda, suricata, hiena-castanha, cabra-de-leque, órix, zebra-de-montanha-de-hartmann

CAIXA 4.5.1: *WELWITSCHIA MIRABILIS*: A PLANTA-MILAGRE DO NAMIBE

A *Welwitschia mirabilis*, o ícone botânico do Namibe, tem uma longa e ilustre história e uma biologia notável que deve ser estudada por todos os ecologistas angolanos. Este género e família únicos e monotípicos representam uma ordem primitiva de gimnospermas (Gnetales), presente no Brasil e em Angola, muito antes de a América do Sul e a África se separarem no final do Cretácico (100 Ma). Os seus únicos parentes conhecidos são preservados como fósseis do início do Cretácico (112 Ma), incluindo a *Priscowelwitschia austroamericana* do Crato, a nordeste do Brasil.

Esta planta extraordinária foi uma descoberta para a ciência pelo botânico e médico austríaco Friedrich Martin Joséph Welwitsch a 3 de Setembro de 1859, enquanto recolhia espécimes botânicos ao sul de Moçâmedes. Welwitsch foi, na verdade, o pai da botânica angolana. No seu relativamente curto período no país, de 1853 a 1861, recolheu mais de 8000 espécimes de herbário, representando 5000 espécies (mais de 80% da flora do país), das quais 1000 eram novas para a ciência. É homenageado não só na ordem (Welwitschiales), família (Welwitschiaceae) e nomes de géneros de *Welwitschia*, mas também nos nomes de mais de 300 outras espécies de plantas, que recolheu da bacia do Congo para o Namibe, e da costa para o planalto central. A sua correspondência com os principais botânicos da época colocou a então cientificamente desconhecida colónia portuguesa de Angola no mapa botânico global.

Welwitsch ficou desde logo ciente da importância científica daquela planta tão peculiar que encontrou espalhada pela paisagem desértica, e que possuía características de famílias de plantas muito diferentes: proteas, casuarinas e coníferas. Registou o que sentiu: “Não consegui fazer mais do que ajoelhar-me no solo ardente e contemplá-la, com receio de que um toque provasse que se tratava de uma invenção da imaginação.” Enviou então material para Sir Joseph Hooker, director do famoso Jardim Botânico Real de Kew, em Londres. A resposta de Hooker foi igualmente entusiástica: “Uma descoberta que não hesito em considerar como sendo a descoberta mais maravilhosa, do ponto de vista botânico, trazida à luz no presente século.” Hooker nomeou a planta como um novo género, *Welwitschia*, na classe Gnetales, em homenagem a Welwitsch.

Curiosamente, foi Joachim John Monteiro, engenheiro britânico de minas e naturalista de formação, que enviou material adicional a Hooker, material esse que serviu de base à sua monografia sobre a *Welwitschia* (Hooker, 1863). Monteiro recolheu plantas, aves e borboletas durante as suas extensas explorações geológicas no país, de 1858 a 1876. Um último facto histórico digno de nota é que Harold Pearson, fundador do famoso Jardim Botânico de Kirstenbosch, na Cidade do Cabo, que visitou Angola em 1909 para estudar a espécie, foi o primeiro botânico a observar que a *Welwitschia* é polinizada por insectos, e que tem capacidade, quando duas ou mais plantas crescem juntas, para formar enxertos naturais. Esta observação explica os enormes espécimes que se encontram em Angola, tratando-se muito possivelmente de várias plantas que crescem consecutivamente, na vertical, em vez de se espalharem para os lados (Figura 4.5.9).



Figura 4.5.9 Provavelmente o maior e mais antigo espécime de *Welwitschia mirabilis*.



Figura 4.5.10 Cones femininos de *Welwitschia*, com duas folhas permanentes emergindo do bordo do meristema apical do tronco de cortiça.

A *Welwitschia mirabilis* ocorre em numerosas populações, frequentemente isoladas, do norte de Bentiaba, em Angola, até ao rio Kuiseb, na Namíbia, ao longo de uma distância de 1096 km. Foi encontrada a menos de 5 km da costa e quase a 150 km para o interior. A sua principal distribuição decai no norte do deserto do Namibe, sobretudo a oeste da isoieta de 100 mm, embora estendendo-se através de um gradiente de precipitação anual que vai de 20 mm a mais de 200 mm. No limite leste húmido, a competição por recursos com angiospermas, arbustos e gramíneas pode limitar o estabelecimento bem-sucedido da *Welwitschia*. Em Angola, encontram-se duas populações principais: uma fica a 10 km para o interior da costa, perto da

localidade do tipo da espécie, em Cabo Negro, e estende-se para o interior, em direção ao Virei; a outra, também a cerca de 10 km da costa, está centrada em Espinheira e estende-se para o interior, em direção ao Posto do Iona. A espécie ocorre numa gama extremamente vasta de substratos rochosos – granito, calcário, basalto, arenito, micaxisto, calcreto, gipcrete e cascalho – embora seja mais robusta nos solos aluviais arenosos dos leitos secos dos rios. Num estudo detalhado da filogeografia da *Welwitschia*, Juergens *et al.* (2021) confirmaram a existência de dois genomas distintos, representando duas subespécies. As duas subespécies (*Welwitschia mirabilis* subsp. *mirabilis* e *W. mirabilis* subsp. *namibiana*) estão separadas não por uma barreira física clara, como o rio Cunene, mas por uma mudança mais subtil nos factores ambientais a cerca de 200 km a sul do rio.

Então, o que faz com que a *Welwitschia* mereça o nome *mirabilis* (a planta milagrosa)? O que fascina tanto os cientistas? Há duas linhas de interesse.

As gimnospermas atingiram o seu pico durante os períodos geológicos do Triássico e do Jurássico – de há 250 a 145 milhões de anos – durante a era dos dinossauros. Isto faz da *Welwitschia mirabilis* um “fóssil vivo” – uma sombra ténue de um passado distante. Mas embora apresente as características típicas das gimnospermas de “sementes despidas” e células crivadas condutoras de nutrientes, tem vasos condutores de água (xilemas) e caracteres florais masculinos semelhantes às angiospermas (xilemas). Tem também folhas paralelinérveas, como as monocotiledóneas (por exemplo, gramíneas) e muitas outras características anatómicas intrigantes e contraditórias. Como tal, a *Welwitschia* não segue nenhuma das regras cuidadosamente projectadas pelos biólogos evolucionistas. Proporciona também algumas surpresas para o ecologista, conforme descrito abaixo. Ignora todas as regras de sobrevivência no deserto mais antigo do mundo. A *Welwitschia* cresce muito lentamente e tem uma longa vida, ao contrário das plantas anuais do deserto, de crescimento rápido e vida curta, que assomam abundantemente após eventos raros de chuva para darem flor, largarem semente e ficarem latentes por muitos anos antes de surgirem de novo após as chuvadas seguintes.

Ao germinarem, as sementes da *Welwitschia* produzem duas folhas de vida curta (cotilédones) e, pouco depois, mais duas folhas, opostas – que mantêm por toda a vida. Planta alguma partilha esta característica única. Somente isto – sem rebentos de folhas novas e brilhantes a cada Primavera, sem abrir os ramos para carregar flores e frutas –, apenas um tronco atarracado,

curto e sem cabeça. Basicamente, a planta tem uma raiz profunda modesta, um caule atrofiado e duas folhas longas semelhantes a uma fita. As duas folhas são extrudidas, à laia de correia, a uma taxa de cerca de 13 cm por ano do tecido meristemático que forma as margens da cabeça truncada da planta. As folhas são finamente estriadas e sinuosas. O crescimento contínuo significa que as extremidades das folhas são repetidamente fustigadas pelos ventos do deserto, secando e parecendo pendões esfarrapados, cinzentos ou castanhos. Algumas folhas foram registadas como tendo até 11 m, e a largura da sua base pode mesmo atingir um metro.

A *Welwitschia*, como muitas outras gimnospermas, é dióica, com plantas masculinas e femininas separadas, contendo os órgãos reprodutivos em ramos curtos. Estes produzem secreções visitadas por uma diversidade de insectos polinizadores. As folhas coriáceas não apresentam nenhuma das características que se espera encontrar nas plantas do deserto – como tamanho pequeno, caducidade e aspecto espesso e carnudo. No entanto, um estudo recente levado a cabo por Gert Kruger e colegas da North-West University, na África do Sul, encontrou novas características anatómicas e fisiológicas na *Welwitschia* que podem explicar o seu sucesso. As folhas largas têm estomas abundantes, profundamente submergidos (Figura 4.5.11) nas superfícies superior e inferior, que estão ainda mais protegidas da desidratação por uma cutícula espessa. Apesar da exposição das folhas largas e longas à radiação solar ao longo do dia, fortes características estruturais evitam o ponto de emurchecimento e o colapso das células do mesófilo que contém os cloroplastos fotossinteticamente ativos. As folhas têm “paredes” verticalmente alinhadas de fibras hipodérmicas rígidas, que actuam como estruturas de reforço, apoiando as células do mesófilo contra o colapso, caso a pressão do turgor seja perdida durante a seca prolongada (Figura 4.5.12). Kruger *et al.* (2017) descobriram que a combinação da estrutura anatómica e da resposta fotossintética à disponibilidade de humidade permitiu uma estratégia de sobrevivência oportunista através da mudança rápida e reversível da conservação da água para a assimilação de CO₂, conforme era requerido. São estas características especializadas que garantiram a sobrevivência da *Welwitschia* no deserto do Namibe durante, talvez, 100 milhões de anos.

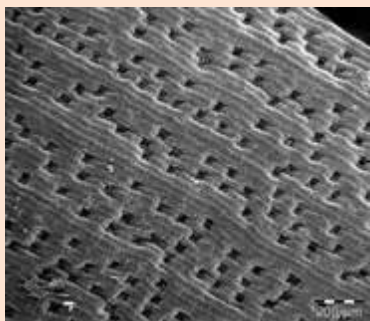


Figura 4.5.11 Adaptações anatómicas à aridez em folhas de *Welwitschia mirabilis*. Epiderme foliar com estomas e células subsidiárias e células-guarda profundamente submergidas. Fotografia de Gert Kruger.

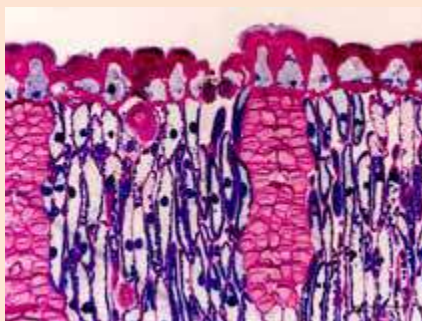


Figura 4.5.12 Micrografia luminosa dos “feixes” de suporte de fibras hipodérmicas (a cor-de-rosa) que previnem o colapso do espaço subestomatal e do mesofilo durante níveis elevados de stress hídrico. Fotografia de Gert Kruger.

Muito se tem especulado sobre a adaptação das folhas da *Welwitschia* para captar água do nevoeiro que predomina sobre parte da sua área de distribuição. Esta sugerida dependência do nevoeiro não pode explicar as muitas *Welwitschia* que crescem nos afloramentos rochosos quentes, e nos vales das colinas orientais do Iona, raramente afectadas pelos ventos frios e pelo nevoeiro ao largo da corrente de Benguela. Estudos de longo prazo na Namíbia (Henschel & Seely, 2000) não encontraram correlação directa entre a deposição de nevoeiro nas folhas e o seu crescimento, nem tal foi registado no estudo de Kruger *et al.* (2017).

O caule da *Welwitschia* é lenhoso, coberto por uma casca de cortiça, e apresenta uma forma escavada, em forma de bacia, assemelhando-se a uma coroa. A maior parte do caule encontra-se sob o solo, subindo raramente mais de meio metro acima da superfície. A raiz, do tipo da raiz de cenoura, não parece, ao contrário das primeiras especulações, penetrar profundamente nas areias do deserto. Henschel *et al.* (2019) escavaram sete plantas maduras e descobriram que lhes faltam raízes com mais de 2 m de profundidade. Henschel mediu raízes laterais que se estendem até 9 m, enquanto raízes laterais de até 15 m foram mencionadas em estudos anteriores. A estratégia de enraizamento é oportunista, com uma densa rede de procura de água pelas camadas superficiais do solo. Uma descoberta notável de Henschel *et al.* (2019) foi as plantas do estudo obterem humidade da água elevada

dentro do substrato de gesso. A **água elevada** é a que é mantida nas camadas superiores do solo por um substrato impenetrável (gipcrete ou calcrete) que se encontra sob elas. Estes investigadores concluíram que a água superficial do solo seria complementada durante a noite a partir do nevoeiro, ou por uma difusão ascendente a partir do horizonte de gesso. O que é evidente é que o sucesso da germinação e do estabelecimento de plântulas requer um bom evento de chuva capaz de fornecer a água necessária para sustentar o crescimento radicular dentro do solo superficial. O recrutamento é episódico, reflectindo-se nos perfis de distribuição etária das populações de *Welwitschia* em diferentes áreas do Iona. Em Janeiro de 2009, no seguimento das boas chuvadas de 2008, houve um enorme incremento de mudas, com 20 cm de altura, à volta da Espinheira. Por volta de Dezembro de 2011, a maior parte delas tinham morrido. Para o sucesso do seu estabelecimento, os exemplares jovens de *Welwitschia* precisam de episódios sucessivos de chuvas acima da média.

Como seria de esperar com um crescimento lento, as plantas de *Welwitschia*, uma vez estabelecidas, apresentam uma grande longevidade. Não há medições precisas, mas uma combinação de evidências de taxas de crescimento de plantas de idade conhecida, contagens de anéis de crescimento e datação por carbono, sugere que as plantas grandes podem ter 500 anos de idade, e as excepcionalmente grandes, mais raras, até 1800 anos de idade. Uma peculiaridade da *Welwitschia* é que, ao contrário da maioria das árvores, que têm seus anéis de crescimento no interior do caule, a *Welwitschia* tem as suas linhas de crescimento no exterior – ao longo do tecido crescente na borda da sua cabeça em forma de bacia.

A aparente má adaptação da forma de crescimento, morfologia e história natural da *Welwitschia* ao seu ambiente inóspito é difícil de explicar. Contudo, conseguiu ser bem-sucedida, ou melhor, prosperar, durante muitos milhões de anos no deserto mais antigo do mundo. Tem igualmente desconcertado, intrigado, confundido e entretido o intelecto dos cientistas desde há 150 anos, e decerto continuará a fazê-lo por muitos mais.

Como uma revisão recente da evolução das plantas com semente sugere: “A colocação das Gnetales e das ramificações para a evolução das angiospermas continua a ser uma das questões mais controversas na filogenia das plantas com sementes” (Ran *et al.*, 2018).

Referências: Capítulo 4.5 O bioma do deserto do Namibe

- Barbosa, L. A. G. (1970). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda.
- Craven, P. (2009). Phytogeographic study of the Kaokoveld Centre of Endemism. PhD Thesis, Stellenbosch University. 233 pp.
- Garzanti, E., Vermeesch, P., Andò, S., *et al.* (2014). Ultra-long distance littoral transport of Orange sand and provenance of the Skeleton Coast Erg (Namibia). *Marine Geology*, 357, 25-36.
- Garzanti, E., Dinis, P., Vermeesch, P., *et al.* (2017). Sedimentary processes controlling ultralong cells of littoral transport: Placer formation and termination of the Orange sand highway in southern Angola. *Sedimentology*, 65:431-460.
- Henschel, J. R., & Seely, M. K. (2000). Long-term growth of *Welwitschia mirabilis*, a long lived plant of the Namib Desert. *Plant Ecology*, 150: 7-18.
- Henschel, J. R., Wassenaar, T. D., Kanandjembo, A., *et al.* (2019). Roots point to water sources of *Welwitschia mirabilis* in a hyperarid desert. *Ecohydrology*, 12(1): e2039.
- Hooker J. D. (1863). On *Welwitschia*, a new genus of Gnetaceae. *Transactions of the Linnean Society of London*, 24: 1-48.
- Juergens, N., Oncken, I., Oldeland, J., *et al.* (2021). *Welwitschia*: Phylogeography of a living fossil, diversified within a desert refuge. *Nature Scientific Reports*, 11: 2385.
- Kruger, G. H. J., Jordaan, A., Tiedt, R. J., *et al.* (2017). Opportunistic survival strategy of *Welwitschia mirabilis*: recent anatomical and ecophysiological studies elucidating stomatal behaviour and photosynthetic potential. *Botany* 95: 1109-1123.
- Leal, M. E. (2004). The African rain forest during the Last Glacial Maximum, an archipelago of forests in a sea of grass. PhD thesis; Wageningen University, Wageningen.
- Mateus, O., Callapez, P., Polcyn, M., *et al.* (2019). Biodiversity in Angola through time: a paleontological perspective. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., *et al.* (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 53-78.
- Ran, J.-H., Shen, T.-T., Wang, M.-M., *et al.* (2018). Phylogenomics resolves the deep phylogeny of seed plants and indicates partial convergent or homoplastic evolution between Gnetales and angiosperms. *Proceedings of the Royal Society B* 285: 20181012. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.1012>.
- Seely, M. K., & Louw, G. N. (1980). First approximation of the effects of rainfall on the ecology and energetics of a Namib Desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 3: 25-54.
- Ward, J. D., & Corbett, I. (1990). Towards an age for the Namib. *Namib ecology: 25 years of Namib research*. Transvaal Museum. Pretoria, pp. 17-26.
- Ward, J. D., Seely, M. K., & Lancaster, N., 1983. On the antiquity of the Namib. *South African Journal of Science*, 79: 175-183.

CAPÍTULO 4.6

O BIOMA DO MANGAL

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *De que modo algumas espécies de plantas floríferas voltaram à vida no mar;*
- *Adaptações das plantas às condições flutuantes de salinidade, oxigénio e luz;*
- *Que animais especializados vivem nos mangais e prados marinhos de Angola.*

Contexto: Um retorno ao mar – mangais e prados marinhos

Os primeiros antepassados das plantas vasculares migraram do mar para a terra no Siluriano (444-419 Ma). Por ocasião do Triássico (252-201 Ma), as plantas terrestres avançadas (as espermatófitas portadoras de sementes) evoluíram, tendo-lhes sucedido as primeiras plantas floríferas (angiospermas), no início do Cretácico (145 Ma). As plantas floríferas disseminavam-se através dos biomas terrestres que passaram desde logo a dominar. Todavia, no final do Cretácico (100-66 Ma), um pequeno grupo de membros das angiospermas recolonizou os ambientes costeiros e marinhos a partir das quais migraram as suas antepassadas, as plantas vasculares. Estas plantas ocupam, actualmente, *habitats* muito especializados, conhecidos como **mangais e prados de ervas marinhas**.

Os desafios enfrentados pelas plantas floríferas na colonização de ambientes marinhos reflectem-se no facto de que, das mais de 350 000 espécies vivas conhecidas pela ciência, apenas 55 espécies foram bem-sucedidas como mangais, e 70 espécies como ervas marinhas.

Existem em Angola representantes destas plantas extraordinárias, e dos ecossistemas que criaram.

OS MANGAIS E OS PRADOS DE ERVAS MARINHAS DE ANGOLA (Ecorregião 16)

4.6.1 Definição e distribuição

Os mangais adquiriram a infeliz imagem de lama, metano e mosquitos (Hogarth, 2007). Floristicamente, são o bioma mais pobre em espécies de África e contam-se entre os ecossistemas menos bem documentados de Angola. No entanto, apesar da sua biodiversidade limitada e do meio ambiente desconfortável para os seres humanos, os mangais fornecem-nos exemplos notáveis da adaptação das plantas angiospermas a ambientes físicos inóspitos. Estão actualmente a ser alvo de um estudo acrescido por parte dos ecologistas angolanos.

Os mangais são reconhecidos como um bioma distinto devido ao extraordinário *habitat* que ocupam, dado que interagem entre ambientes terrestres e marinhos. Estão expostos a inundações pela água do mar e dos rios com concentrações de sal (**salinidade**) muito variáveis, baixas concentrações de oxigénio e, frequentemente, condições anóxicas; estão sujeitos à erosão das ondas e à ocorrência de tempestades ocasionais, a flutuações diárias nos níveis de água devido às marés, e a flutuações sazonais nos níveis de água e salinidade de acordo com os padrões de precipitação e fluxo dos rios; apresentam adaptações consideráveis à vida em zonas de marés, com **raízes aéreas** especializadas a emergir da água para suporte físico, como palafitas (Figura 4.6.1), e raízes respiratórias (**pneumatóforos**) para trocas gasosas.



Figura 4.6.1 Uma densa teia de raízes aéreas sustenta os mangais da foz do rio Longa, no Cuanza Sul.

Globalmente, os mangais ocupam 180 000 km² da foz de rios tropicais, deltas e lodaçais decorrentes das marés. Ocorrem como “ilhas ecológicas” isoladas ao longo das costas tropicais, na foz dos rios e lagoas costeiras, muitas vezes separadas umas das outras por centenas de quilómetros. O efeito estabilizador das densas florestas de mangais é importante para muitos outros organismos e desempenha um papel fundamental como amortecedor natural na redução do impacto de distúrbios mitigados pelo homem, como as inundações, e de desastres naturais, como os *tsunamis*.

A distribuição global dos mangais corresponde às costas tropicais onde a temperatura média mensal do ar do mês mais frio ultrapassa os 20 °C. Em África, encontram-se os mangais ao longo da costa leste africana, da Somália à África do Sul, e na costa oeste africana, da Mauritânia a Angola. A distribuição do oceano Índico a sul vai até East London, na África do Sul, a 32° S, e a distribuição do oceano Atlântico a sul estende-se até ao Lobito, a 12° S. A diferença considerável nos limites sul nas costas leste e oeste resulta da influência sobre os climas locais da corrente quente de Moçambique do oceano Índico, e da corrente fria de Benguela do oceano Atlântico. As comunidades de mangais mais extensas em Angola encontram-se nas províncias de Cabinda e Zaire, na foz dos rios Massabe e Congo (Figuras 1.3.40-1.3.42), e na província do Bengo, na foz do Cuanza. Os mangais do Congo cobrem cerca de 500 km², os do Cuanza aproximadamente 40 km². A salinidade da água em que os mangais crescem na foz dos rios varia de 0,5 a 35 partes por mil, com uma amplitude de marés na ordem dos 0,5 a 1,8 m.

Associado aos mangais encontramos outro ecossistema especializado, o dos prados de ervas marinhas. Em Angola, restringem-se à baía do Mussulo, mesmo a sul de Luanda, e merecem uma menção especial devido às suas adaptações ecológicas e importância de conservação.

4.6.2 Composição florística e fisionomia

A flora global de mangais de 55 espécies (incluindo 35 espécies de árvores e 20 espécies associadas, compreendendo arbustos, trepadeiras, fetos e epífitas) representa 16 famílias e 20 géneros. A diversidade taxonómica da flora dos mangais reflecte uma evolução independente, embora convergente, das suas adaptações fisiológicas especializadas para sobrevivência, crescimento e reprodução em 16 famílias distintas. Duas famílias, a Avicenniaceae e a

Rhizophoraceae, contribuem com 30 espécies para a flora. Em Angola, três espécies de mangais vermelhos – *Rhizophora racemosa*, *R. mangle* e *R. harrisonii* – e duas espécies de mangais brancos – *Avicennia germinans* e *Laguncularia racemosa* – foram registadas de um total de seis espécies conhecidas de mangais da África Ocidental.

A baixa diversidade de espécies nos ecossistemas de mangais e a diversidade topográfica limitada dos seus *habitats* costeiros ribeirinhos e estuarinos resultam em padrões relativamente simples de estrutura comunitária. A maior parte dos mangais possui comunidades monoespecíficas de espécies, distribuídas por zonas de acordo com múltiplos factores de actuação recíproca. Estes incluem a capacidade de os seus propágulos se dispersarem e sobreviverem num local determinado pela morfologia da costa, a influência das marés e do fluxo do rio, bem como as variações na salinidade e sedimentação (Hogarth, 2007).

Devido ao acentuado gradiente da margem costeira angolana, não se encontram em Angola grandes deltas dominados por florestas de mangais, como os que se encontram na foz dos rios Amazona, Níger, Zambeze, Bramaputra e Mekong. Na foz do Cuanza e do Congo, as fortes correntes fluviais correm directamente para o mar, havendo uma estreita faixa de mangais nas suas margens. Os mangais estendem-se das margens dos rios às planícies aluviais adjacentes e florestas pantanosas, prados sazonalmente alagados e lodaçais. A estrutura fisionómica e florística das comunidades varia de acordo com as condições edáficas. Os mangais do Congo estendem-se, rio acima, por 40 km, e os do Cuanza por 15, seguidos por balcados de palmeiras *Raphia matombe* em prados marginais sazonalmente alagados (Figura 4.6.2). Florestas ribeirinhas mistas ocorrem em terrenos mais elevados, onde palmeiras como a *Elaeis guineensis* e a *Phoenix reclinata*, e árvores de folha caduca como a *Albizia glaberrima*, *Pterocarpus tinctorius*, *Lonchocarpus sericeus* e *Hibiscus tiliaceus* são comuns.

Os mangais diferem das outras florestas em Angola na sua extrema escassez de espécies e na potencial ausência de vegetação subterrânea. As excepções ocorrem através de factores de perturbação. As falhas na canópia florestal são ocasionalmente causadas pela queda de árvores, enquanto as florestas da barra do Cuanza foram exploradas durante a era colonial pela sua madeira, para a construção, e os balcados de ráfia continuam a sê-lo. As áreas de perturbação dos mangais do Cuanza apresentam uma

vegetação densa e rasteira de arbustos e trepadeiras, incluindo *Dalbergia ecastaphyllum*, *Machaerium lunatum* e *Sarcocephalus pobeguini*, e o feto dos mangais *Acrostyrium aureum*.



Figura 4.6.2

As palmeiras *Raphia* na margem do rio, a montante do manguezal, no rio Cuanza.

A *Rhizophora mangle* domina os mangais de Cabinda e com a *R. racemosa* atinge os 25 m de altura. A diversidade e altura dos mangais diminui para sul, para os estuários de Longa e Queve. A *Avicennia germinans* raramente ultrapassa os 5 m de altura, a enfezada *R. mangle* e a *Laguncularia racemosa* encontram-se no limite sul dos mangais angolanos no Lobito, onde grande parte foi destruída pelo desenvolvimento urbano.

4.6.3 Adaptações dos mangais aos solos alagados

As raízes da maior parte das plantas terrestres acedem ao oxigénio para respiração através do gás difundido pelos poros no solo. O solo das comunidades de mangais tem os poros repletos de água, e o pouco oxigénio presente esgota-se com a respiração anaeróbia das bactérias do solo, criando condições **anóxicas**. As complexas reacções bioquímicas envolvidas nesses solos alagados estagnados resultam na produção de metano, responsável pelo cheiro desagradável dos ecossistemas de mangais.

Uma adaptação fundamental a estas condições do solo é ilustrada por várias formas de raízes aéreas. Ao contrário das plantas de terra firme, que têm sob o solo as suas raízes ramificadas, a partir da base dos seus troncos, os mangais apresentam raízes que descem de até dois metros acima

do solo, espalhando-se como contrafortes à volta das árvores. Conhecidas como **raízes de palafita**, fornecem suporte físico às árvores que não têm raízes profundas. Na *Rhizophora racemosa*, as raízes primárias emitem raízes horizontais que se propagam para o exterior, atravessando as das árvores adjacentes e formando uma rede impenetrável (Figuras 4.6.1 e 4.6.3).



Figura 4.6.3 Mangais nas margens do rio Cuanza. É de notar as raízes expostas na base das árvores por uma maré vazante.

As raízes aéreas têm poros absorventes especializados – **lenticelos** – que absorvem o ar quando estão à superfície da água, mas que se fecham assim que a maré sobe. As raízes contêm um tecido muito poroso, **aerênquima**, que provê canais para a transferência de oxigénio para as raízes mais profundas que se encontram no solo anóxico, alagado. O aerênquima compreende até 70% do volume radicular. Na *Avicennia germinans*, que reveste os lodaçais à volta da ilha dos Pássaros, no Mussulo, as raízes principais propagam-se para o exterior da base da árvore, mesmo por baixo da superfície de lama, e dão origem a centenas de raízes verticais curtas, chamadas **pneumatóforas**, que servem como canais de oxigénio atmosférico aos tecidos radiculares. Uma única *Avicennia* pode conter mais de 10 000 pneumatóforas (Hogarth, 2007).

4.6.4 Adaptações a alterações na salinidade

Os mangais encontram-se na foz de grandes rios tropicais, nos lodaçais adjacentes aos estuários dos rios, ou em lagoas abrigadas. Estes locais deparam-se com salinidades que vão desde a água doce (zero partes por milhão de

sal), à água do mar (35 partes por milhão de sal), até a concentrações de sal muito mais elevadas, com a evaporação a ocorrer em lodaçais expostos ao sol durante a maré baixa. O elevado potencial osmótico negativo da água do solo é abordado por vários mecanismos, que incluem a exclusão de sal pelas raízes, a tolerância a elevadas concentrações de sal nos tecidos, e a eliminação do excesso de sal por excreção. Algumas espécies de *Avicennia* possuem nas suas folhas glândulas salinas, que expõem cristais de sal visíveis a olho nu. Devido aos impactos variáveis dos fluxos das marés, do curso dos rios e da evaporação, estes mecanismos devem lidar não apenas com níveis elevados de salinidade, mas também com as suas grandes flutuações. Além dos desafios do alagamento e da salinidade, os solos onde os mangais crescem são pobres em nutrientes. Como as árvores das savanas mésicas/distróficas, estes solos retiram uma elevada proporção de nitrogénio e fósforo antes de largarem as suas folhas. Também extraem nutrientes do solo, de raízes em decomposição de outras árvores ou da folhagem decomposta por caranguejos.

4.6.5 Adaptações reprodutivas

A polinização é o primeiro passo necessário para uma reprodução bem-sucedida nas plantas. Além de mecanismos simples de cheiro e flores grandes que atraem morcegos, com flores menores que atraem borboletas, abelhas, moscas e outros pequenos insectos, os mangais não desenvolveram muitas morfologias florais elaboradas para atrair polinizadores. O sucesso da fertilização é baixo, de 3 a 7% nas flores estudadas.

Enquanto as suas flores não são sofisticadas, o mesmo já não se pode dizer dos **propágulos** do mangal. Todos os mangais dispersam os seus frutos, invulgarmente grandes, por intermédio da água. Ao contrário da maioria das plantas terrestres, os mangais não produzem sementes secas e latentes; em vez disso, produzem plântulas grandes, de crescimento activo, onde o embrião permanece na árvore até que a plântula esteja bem desenvolvida. Esta característica reprodutiva, conhecida como **viviparismo**, evoluiu independentemente em 16 famílias de mangais. O propágulo herda as adaptações fisiológicas à salinidade e à água, inicia a fotossíntese ainda ligado à árvore adulta, e desenvolve um eixo embrionário estendido ou **hipocótilo**, que na *Rhizophora mangle* pode atingir os 25 cm

de comprimento. Este comportamento tem um custo para a árvore adulta, e o esforço reprodutivo em espécies típicas de mangais pode chegar a 10 a 40% do investimento da árvore no crescimento (Hogarth, 2007).

O objectivo deste enorme investimento em propágulos grandes, de crescimento activo, parece estar relacionado com a dispersão por flutuação nas correntes de água de riachos, marés e ondas resultantes de tempestades. Os propágulos de *Rhizophora harrisonii* podem permanecer viáveis por um ano ou mais. Uma vez encalhado num banco de lama, o propágulo emanará raízes para ancorarem na lama, e rebentos e folhas para se estabelecerem como plântulas. As vantagens do viviparismo são mal compreendidas, mas proporcionam uma diversidade de mecanismos de dispersão e colonização que variam no espaço e no tempo – ideal para ambientes irregulares e desafiantes.

4.6.6 Prados de ervas marinhas

Ao longo da costa angolana, os sedimentos transportados da foz dos rios Catumbela, Queve, Longa e Cuanza são transportados em direcção a norte pela corrente costeira impulsionada pelos ventos de sudoeste. Alguns destes sedimentos depositam-se na costa e formam longas **restingas**, a norte da foz dos rios. As restingas têm geralmente lagoas nas margens. No caso da restinga das Palmeirinhas, com 30 km de extensão, tanto mangais como **prados de ervas marinhas** foram-se desenvolvendo nos sedimentos arenosos e lamacentos da **baía do Mussulo**. Há já várias décadas que estes ecossistemas estão a ser estudados por biólogos portugueses e angolanos (Costa *et al.*, 1994; Santos, 2007).

As ervas marinhas pertencem a um pequeno grupo de monocotilédones que, como os mangais, estão adaptados a ambientes desafiantes na interface terrestre/marinha. Embora possam ter a aparência de gramíneas, não são membros das Poaceae. Cerca de 70 espécies de ervas marinhas foram descritas a nível global, de regiões tropicais a temperadas, das quais seis ocorrem ao longo da costa ocidental de África, sendo que apenas duas, *Halodule wrightii* e *Cymodocea nodosa* (ambas da família Cymodoceaceae), são conhecidas de Angola.

Na lagoa do Mussulo, os prados de ervas marinhas são encontrados em bacias de águas pouco profundas, contíguas a lodaçais. Os desafios para o

estabelecimento, crescimento e reprodução são enormes. Os sedimentos arenosos e lamacentos em que as ervas marinhas crescem não são apenas instáveis. Como acontece com os mangais, as ervas marinhas têm de transferir gases de órgãos submersos – folhas e caules – para raízes subterrâneas, exigindo adaptações fisiológicas complexas. As suas folhas fotossintéticas não possuem estomas, mas uma fina camada de cutículas que permite que gases e nutrientes sejam trocados directamente com a água circundante. Para uma fotossíntese eficaz, as folhas permanentemente submersas das ervas marinhas devem absorver luz adequada. A maioria das ervas marinhas encontram-se em águas pouco profundas de 1-3 m de profundidade com elevado nível de luminosidade. Tal como os mangais, têm igualmente de tolerar níveis elevados e variáveis de salinidade igual ou superior à da água do mar. Finalmente, para a reprodução, têm de superar os desafios de uma polinização bem-sucedida, e de dispersão de sementes, enquanto as suas flores estão submersas. Dada a complexidade destas adaptações, não é de estranhar que apenas 70 espécies de ervas marinhas tenham evoluído nos 100 milhões de anos de evolução do grupo.

Os prados e lodaçais de ervas marinhas estão expostos à subida e descida das marés, com níveis de salinidade extremamente flutuantes. Os lodaçais estão em constante fluxo, devido à acção das marés e das ondas. À medida que a aluvião é gradualmente depositada, desenvolvendo novas áreas de lodaçais, vão sendo colonizados por mangais, e nas salinas mais secas, como o saco dos Flamingos, na parte superior da baía do Mussulo, plantas tolerantes ao sal (**halófitas**), como *Sesuvium crithmoides*, *S. portulacastrum*, *Salicornia* sp. e *Arthrocnemum* sp., formam um tapete de suculentas, com gramíneas como a *Sporobolus virginicus* em terrenos mais elevados, acima das águas das marés.

4.6.7 Composição faunística dos ecossistemas de mangais e dos prados de ervas marinhas

O mosaico de *habitats* criados por rios, estuários, restingas, mangais, lodaçais, prados de ervas marinhas e sapais suporta uma grande diversidade de vida animal, embora a diversidade de plantas que vivem nesses ambientes físicos seja bastante limitada, quando comparada com as comunidades terrestres. As espécies de vertebrados que se reproduzem

nos mangais, prados de ervas marinhas, rios e costas costeiras são indicadas no Tabela 4.6.1.

Tabela 4.6.1 Reprodução de espécies de vertebrados em mangais, rios e orlas costeiras

Répteis	tartaruga-cabeçuda, tartaruga-verde, tartaruga-oliva, tartaruga-de-pente, tartaruga-de-couro, crocodilo-do-nilo, crocodilo-de-focinho-fino, crocodilo-anão-africano
Avifauna	abutres-das-palmeiras, pica-peixe-pigmeu, papagaio-cinzento, picanço-dos-pântanos, beija-flor-dos-mangais, tecelão-do-loango
Mamíferos	cercopiteco-azul, macaco-de-cara-preta, talapoim-do-norte, manatim

A foz dos rios Massabe e Congo têm populações de crocodilo-de-focinho-fino da África Ocidental, crocodilo-anão-africano e crocodilo-do-nilo. O Cuanza tem apenas esta última espécie. O manatim da África Ocidental ocorre nos rios Cuanza, Congo e Massabe, a tartaruga-de-casco-mole africana ocorre na maioria dos rios, de Cabinda ao Cunene, enquanto cinco espécies de tartarugas marinhas (tartaruga-cabeçuda, tartaruga-verde, tartaruga-oliva, tartaruga-de-pente e tartaruga-de-couro) são conhecidas por se reproduzirem nas praias arenosas e nas restingas de Angola, especialmente a norte da restinga das Palmeirinhas. Também há relatos da tartaruga-verde e da tartaruga-oliva na lagoa Mussulo, provavelmente a pastarem nos prados de ervas marinhas.

As matrizes densas das raízes dos mangais, em particular as pneumatóforas da *Avicennia germinans*, criam armadilhas à areia e à lama, estabilizando assim os sedimentos à medida que vão sendo transportados, com o fluxo e refluxo das marés, através dos tapetes de raízes. Estes repetidos alagamentos dos lodaçais e as interações com as ervas marinhas *Halodule wrightii*, com a alga castanha epífita *Acanthophora spicifera*, e com os ciclos de nutrientes, água e oxigénio criam diversos *habitats* para muitos animais especializados, especialmente caranguejos, perceves, ostras, mexilhões e perioftalmos. A bióloga marinha angolana Carmen Santos fez um estudo detalhado dos macroinvertebrados e peixes associados aos prados de ervas marinhas da lagoa do Mussulo, tendo registado 163 táxones pertencentes a 10 filos deste *habitat* (Santos, 2007). A fauna piscícola dos prados de ervas marinhas incluiu 17 espécies, enquanto um levantamento do *habitat* mais diversificado dos mangais (Costa *et al.*, 1994) registou 36 espécies.

Os lodaçais são também áreas de alimentação importantes de aves migratórias limícolas, o que originou propostas para que a ilha dos Pássaros seja declarada como um local Ramsar (Morais, 2004).

A fauna dos mangais de Angola na foz dos rios Cuanza e Congo inclui três populações de macacos (macaco-de-cara-preta, talapoin-do-norte e cercopitéco-azul), enquanto as aves características do *habitat* incluem o abutre-da-palmeira, o pica-peixe-pigmeu, o papagaio-cinzento, o picanço-dos-pântanos, o beija-flor-dos-mangais e o tecelão-do-loango. A fauna dessas florestas aguarda um estudo detalhado.

Referências: Capítulo 4.6 O bioma do mangal

- Costa, M. J., Guerra Marques, A. L., Lopes, M. T. (1994). Um ecossistema frágil – Baía do Mussulo, Angola. Estudo preliminar e identificação dos impactes sobre os recursos naturais. In: *Actas da 4.ª Conferência Nacional Sobre Qualidade do Ambiente*. Vol. I. McCann Erickson. Lisboa.
- Hogarth, P. J. (2007). *The biology of mangroves and seagrasses*. Oxford University Press.
- Morais, M. (2004). Informação para a selecção de zonas húmidas e sua classificação como sítios RAMSAR em Angola. Ministério do Urbanismo e Ambiente, Direcção Nacional dos Recursos Naturais. Luanda.
- Santos, C. I. Van-Dunem (2007). Comunidades de macroinvertebrados e peixes associadas à pradaria marinha de *Halodule wrightii* (Ascherson, 1868) na Laguna do Mussulo, Angola. PhD Thesis, University of Lisbon. 209 pp.

CAPÍTULO 4.7

ZONA DE ESCARPA DE ANGOLA

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *Por que razão é a Zona de Escarpa considerada um conceito fisiográfico e não uma ecorregião única;*
- *De que modo se reflecte a diversidade de ambientes nos habitats e na biota da Escarpa;*
- *De que modo se relacionam as florestas da Zona de Escarpa e do planalto angolano com os biomas guinéu-congolês e afromontano;*
- *Por que razão a avifauna da Zona de Escarpa e dos planaltos adjacentes fornece informações tão importantes sobre a evolução das florestas africanas.*

Contexto: Uma Zona de Escarpa que se estende da floresta húmida ao deserto

Nos capítulos anteriores da Parte IV, foram descritas as características ecológicas dos seis biomas angolanos. Cada um desses biomas possui atributos estruturais e funcionais específicos que os distinguem uns dos outros e que justificam o seu reconhecimento como representantes dos biomas globais. A atravessar estes biomas, de norte a sul, encontra-se a escarpa angolana, uma espinha dorsal geográfica que separa as planícies costeiras dos planaltos interiores. A vegetação que cobre as paisagens da escarpa vai da floresta húmida ao deserto, e inclui cinco ecorregiões. Por esta razão, a descrição da Zona de Escarpa angolana é apresentada como capítulo final da Parte IV, dada a sua complexidade e necessidade de um formato específico.

A Zona de Escarpa angolana faz parte da **Grande Escarpa da África Austral**, com 5000 km de comprimento, situando-se entre 50-200 km para o interior das costas de Moçambique, África do Sul, Namíbia e Angola. A Grande Escarpa ergue-se de 500 a 2000 m na maior parte da sua área de distribuição, com os picos mais altos das montanhas a atingirem 2620 m em Angola, e 3450 m no Lesoto. Ao longo dos seus 5000 km de comprimento, o clima varia entre chuvas tropicais de Verão e chuvas amenas de Inverno,

com uma precipitação de 250-1600 mm por ano. Estima-se que a imensa Grande Escarpa da África Austral e as terras altas associadas alberguem mais de 8500 espécies de plantas, das quais 1460 espécies são endémicas. Conta ainda, pelo menos, com 126 espécies endémicas de vertebrados (Clark *et al.*, 2011).

A Zona de Escarpa angolana (Figuras 2.1.9 e 4.7.1) estende-se por 1400 km desde o norte de Cabinda ao rio Cunene. O forte gradiente latitudinal na precipitação, e o gradiente longitudinal na altitude, com a respectiva diversidade de *habitats*, fauna e flora, são responsáveis pela inclusão de parte ou da totalidade das oito ecorregiões dentro da zona. A Zona de Escarpa angolana é delimitada a oeste (abaixo aproximadamente dos 500 m) pelas planícies costeiras, e a leste pelos limites mais elevados da Cadeia Marginal de Montanhas e do Planalto Antigo (senso Diniz, 1991). Os **planaltos** centrais de Angola elevam-se acima da Escarpa, de 1700 a 2620 m, e descem para leste através do planalto interior. A Zona de Escarpa inclui várias **escarpas** proeminentes, onde a paisagem é quebrada por aumentos abruptos de altitude ao longo de alguns quilómetros (Figura 2.1.2). Caracteriza-se também pela presença de muitos **montes-ilhas** (*inselbergs*) – características geomorfológicas isoladas que se erguem como colinas íngremes ou montanhas formadas por substratos rochosos resistentes, rodeadas por planícies de baixa altitude, como a serra da Neve. Erguendo-se até aos 2489 m, a serra da Neve encontra-se física e geologicamente isolada da escarpa principal, mantendo, no entanto, espécies endémicas e diversidade de *habitats* igualmente interessantes (Figura 4.4.6). Uma variante de um monte-ilha, particularmente comum na Zona de Escarpa, é conhecido como **bornhardt**, uma colina em forma de abóbada, muitas vezes de granito do complexo basal (Figura 2.1.1).

O clima da Zona de Escarpa angolana varia muito, de húmido, a norte, com até 1600 mm de precipitação por ano, a árido, a sul, onde forma a margem interior do deserto do Namibe, recebendo menos de 250 mm. A precipitação restringe-se aos meses de Verão, com nuvens baixas e nevoeiro a complementar a precipitação nas florestas das encostas íngremes, voltadas para o mar, da escarpa.

A geologia é bastante mista, mas inclui sobretudo rochas cristalinas pré-cambrianas – gnaisses, quartzitos, xistos, granitos, gabros, anfíbolitos e migmatitos. Os solos incluem ferralsolos ferralíticos e paraferalíticos,

e nitossolos ferralíticos bem drenados e, em algumas áreas, lixissolos e cambissolos mais férteis.

A escarpa angolana não pode ser considerada como uma única ecorregião (como em Burgess *et al.*, 2004), mas sim como uma série de ecorregiões dentro de uma Zona de Escarpa. O Capítulo 1.2 mapeia e descreve as ecorregiões que ocorrem ao longo da escarpa: (1. Florestas húmidas guinéu-congolesas, 2. Mosaicos da floresta congolesa ocidental/mosaicos de savana, 6. Savanas da escarpa angolana, 12. Matas de mutiati angolanas, e 13. Matas da savana do Namibe), e o complexo de savanas áridas, savanas mésicas e ecorregiões afromontanas que se encontram a oeste e leste.

4.7.1 Sectores da Zona de Escarpa de Angola

A escassez de dados georreferenciados sobre espécies vegetais e animais angolanas impede uma classificação objectiva e de base estatística dos sectores biogeográficos da Zona de Escarpa angolana. Contudo, com base em características fisiográficas e climáticas gerais, a zona pode ser dividida em quatro sectores. As linhas gerais que se seguem precisam de serem desenvolvidas através da recolha activa de dados no terreno, especialmente para testar os padrões faunísticos e florais relativos aos sectores fisiográficos.

ESCARPA DE CABINDA

- Do Gabão para o sul, e para o interior da costa, colinas baixas dão lugar a cumes íngremes de uma faixa estreita de escarpas que termina a norte do rio Congo;
- Em Cabinda, estas colinas formam a extensão sul do maciço do Mayombe, conhecido em Cabinda como Alto Maiombe, e que atinge 780 m no seu ponto mais alto (Ecorregião 1);
- As florestas fechadas compreendem espécies guinéu-congolesas e estão rodeadas pelas savanas de capim alto das comunidades da floresta congolesa ocidental/mosaico de savana (Ecorregião 2).

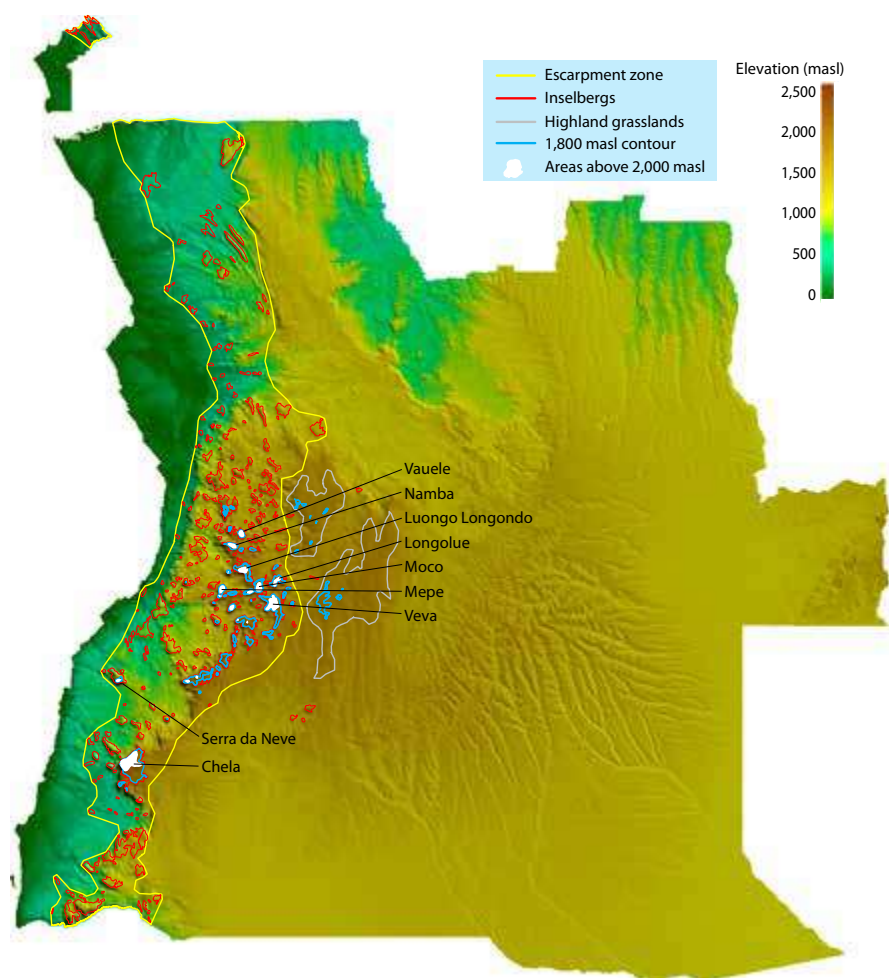


Figura 4.7.1 Terras altas e Zona de Escarpa de Angola. A Zona de Escarpa angolana é amplamente delineada pela linha amarela e inclui as terras altas e montes-ilhas (pontos vermelhos) que caracterizam a topografia acidentada da Zona de Escarpa. São também indicadas as áreas de terra que se elevam acima de 1800 (a azul) e acima de 2000 m (a branco), onde podem ser encontrados remanescentes isolados de floresta afremontana. Os nomes dos principais picos são fornecidos. A leste da Zona de Escarpa, os prados montanos dos planaltos altos são indicados pela linha cinzenta. Mapa de John Mendelsohn.

ESCARPA DO NORTE, DO RIO CONGO AO RIO CUANZA

- A sul do rio Congo, a paisagem compreende um relevo altamente dissecado com colinas e montanhas baixas que se elevam para leste até aos 1300 m;

- A largura deste sector diminui de 200 km a norte para 100 km a sul;
- A precipitação média anual aumenta de 500-1600 mm, do litoral para o interior;
- Vários grandes blocos florestais e numerosos fragmentos menores de floresta semidecídua guinéu-congolesa ocorrem abaixo e ao longo das escarpas, e em galerias florestais ribeirinhas (Ecorregião 1);
- As florestas encontram-se dispersas no interior de uma matriz de mosaicos de floresta congolesa ocidental/savana de prados de gramíneas altas, com espécies lenhosas tolerantes ao fogo, e manchas florestais húmidas em colinas e vales (Ecorregião 2);
- A flora é predominantemente guinéu-congolesa e zambeziana, com ausência ou baixa frequência de elementos afromontanos;
- Tanto a flora como a fauna possuem uma riqueza de espécies de todos os táxones, com predominância de espécies guinéu-congolesas nas florestas, e espécies zambezianas nas savanas (Ecorregião 6).

ESCARPA CENTRAL, DO RIO CUANZA AO RIO COPOROLO

- A escarpa central forma uma paisagem baixa, estreita, embora íngreme, com cerca de 200-400 m ao longo da base, erguendo-se a 50 km da costa até aos 1000 m (e até 1690 m nos pontos mais altos da serra Njelo);
- Uma segunda escarpa, quebrada, situa-se entre 100-150 km da costa, erguendo-se acima de 1600 m ao longo da Cadeia Marginal de Montanhas, e até 2620 m no morro do Moco, descendo para leste através do Planalto;
- A precipitação média anual aumenta de 500-1000 mm da costa para as terras altas;
- Savanas áridas, matas, balcedos e florestas secas ocorrem como um mosaico ao longo da sua base, transitando para savanas méxicas mistas acima de 500-800 m; nas savanas até 800 m encontramos *Acacia*, *Annona*, *Cochlospermum*, *Erythrina*, *Piliostigma* e ao longo da escarpa superior (Ecorregião 6) temos *Brachystegia*, *Julbernardia*, *Combretum* e *Terminalia*;
- Elementos guinéu-congoleses misturam-se com elementos zambezianos nos fragmentos de floresta húmida em Amboim-Gabela e Seles-Cumbira, a altitudes de 500-800 m. Estes elementos representam discrepâncias da Ecorregião 1 e são pobres em espécies;

- Acima dos 800 m, temos uma transição para prados de gramíneas de altura média e, pontualmente, florestas de ravinas com elementos afromontanos;
- As florestas húmidas e os balcedos secos adjacentes são importantes, a nível biológico e de conservação, pela sua elevada riqueza de espécies de aves endémicas numa área de distribuição restrita, e sete espécies de primatas.

ESCARPA SUL, DO RIO COPOROLO AO RIO CUNENE

- A escarpa vai-se tornando progressivamente estreita, muito íngreme e muito alta a 100 km para o interior da costa, em Moçâmedes. A face da escarpa eleva-se de 500 m a 2000 m numa distância de 10-40 km, a oeste da Humpata, onde é bem definida pelos quartzitos da Chela (Figura 2.3.1);
- A sul da serra da Chela, a escarpa torna-se mais difusa e quebrada à medida que segue as montanhas áridas a leste do Virei e se aproxima do rio Cunene;
- A precipitação média anual aumenta de 150-850 mm, da base da escarpa até ao planalto da Humpata;
- A escarpa sul inclui uma diversidade altitudinal de *habitats* excepcional, conforme descrito no Capítulo 2.2.7;
- Florestas áridas e matas, incluindo *Acacia*, *Adansonia*, *Colophospermum* ocorrem ao longo dos contrafortes, com matas e balcedos de *Albizia*, *Brachylaena*, *Combretum*, *Commiphora*, *Tarchonanthus* nos locais mais elevados. Com o aumento da aridez, a composição e estrutura das espécies muda a sul para semidesértica em direcção ao rio Cunene (componentes das Ecorregiões 6, 12,13);
- Manchas/galerias florestais caducifólias muito restritas, em áreas mais baixas e com alguns elementos florais guinéu-congoleses, incluindo *Piptadeniastrum* e *Newtonia*;
- A crista superior, a 1800-2000 m, conduz a prados de planalto e florestas de ravinas de elementos afromontanos, incluindo *Protea*, *Faurea*, *Nuxia* e *Podocarpus* nos planaltos da Humpata e da Huíla (Ecorregião 4);

- Os planaltos da Humpata e da Huíla, que compreendem o miombo húmido (Ecorregião 7), caracterizam-se por diversos elementos endémicos de “planaltos” nos prados de vegetação baixa (Ecorregião 5);
- As aves endémicas incluem espécies que têm nos afloramentos rochosos, prados e balcedos os seus *habitats*.

A combinação de precipitação elevada e de solos de boa qualidade nas escarpas de Cabinda, norte e centro permitiu uma boa produtividade agrícola durante o período colonial, mais propriamente na produção de café robusta, *Coffea canephora*, e no cultivo de bananeiras e de outras culturas que foram posteriormente comercializáveis. Como consequência, a desflorestação reduziu drasticamente a cobertura das florestas húmidas da Zona de Escarpa, enquanto as espécies vegetais invasoras (*Inga vera* e *Chromolaena odorata*) infestavam locais de perturbação. Ao longo da escarpa sul, em zonas mais áridas, o cacto *Opuntia stricta* invadiu grandes áreas (Rejmánek *et al.*, 2016). Em toda a extensão da escarpa angolana, a corrida à carne de caça selvagem e o abate de árvores para a produção de madeira, lenha ou carvão vegetal tiveram um grave impacto na biodiversidade.

Na ausência de áreas de conservação formalmente designadas e geridas de forma eficaz, a excepcionalmente rica biota e ecossistemas da Zona de Escarpa angolana estão actualmente vulneráveis a uma degradação irreversível.

4.7.2 Fauna de vertebrados da Zona de Escarpa

Como já foi referido, a Zona de Escarpa angolana e as terras altas montanas adjacentes necessitam de levantamentos intensivos para poderem fornecer uma caracterização detalhada da sua fauna e flora. Porém, é possível facultar uma lista indicativa das espécies de vertebrados com área de distribuição centrada nas escarpas setentrionais e centrais (Tabela 4.7.1). À semelhança da Grande Escarpa da África Austral, a Zona de Escarpa angolana e os planaltos adjacentes são de considerável interesse biogeográfico e evolutivo, conforme descrito na Caixa 4.7.1.

Tabela 4.7.1 Espécies de vertebrados típicas das escarpas do norte e centro de Angola (excluindo Cabinda)

Anfíbios	rã-de-labios-brancos-de-parker, rã-arborícola-da-floresta-do-congulo
Répteis	osga-das-casas-de-cabeça-comprida
Avifauna	francolim-de-estrias-cinzentas, turaco-de-angola, cucal-do-gabão, rabo-de-junco-de-angola, barbaças-careca, barbaças-de-anchieta, barbaças-de-cabeça-branca, batis-de-angola, olho-de-carúncula-de-angola, atacador-preto-da-gabela, picanço-de-monteiro, picanço-de-braun, picanço-do-amboim, tuta-picanço-de-garganta-amarela, tuta-de-falkenstein, tuta-de-angola, bico-longo-de-angola, fuinha-fervilhante, Camaroptera-de-angola, pisco-de-bocage, pisco-da-gabela, cossifa-de-cabeça-branca, chasco-das-furnas, rouxinol-do-mato-de-sobrancelha, cardeal-tecelão-de-angola, asa-vermelha-de-mascarilha, peito-de-fogo-de-landana
Mamíferos	manguço-de-ansorge, civeta-das-palmeiras, cercopiteco-azul, talapoim-de-angola, gálago-da-kumbira

CAIXA 4.7.1: A IMPORTÂNCIA EVOLUTIVA DA ESCARPA E DAS TERRAS ALTAS DE ANGOLA

Compreender os padrões de distribuição e abundância das espécies é um tema recorrente da investigação ecológica. Os biomas e as ecorregiões fornecem um esboço grosseiro da estrutura da biodiversidade de Angola. Numa escala geográfica mais fina, as aves de Angola estão mais bem documentadas do que as plantas, ou até mesmo a vegetação, e facultam informações valiosas sobre as relações evolutivas da biota dos planaltos. As aves são frequentemente o gatilho do interesse pela história natural entre os estudantes, e um ponto de entrada acessível para o espectro mais alargado do conhecimento da biodiversidade. Michael Mills, ornitólogo sul-africano, tem contribuído muito para documentar e popularizar a avifauna – espécies comuns e raras – de Angola. No seu guia para as aves “especiais” do país, Mills (2018) enumera 70 espécies que se destacam pela sua raridade ou endemismo. A lista indica que a maior parte das espécies de distribuição restrita são provenientes de florestas, ou de balcedos, savanas áridas e prados associados a florestas das ecorregiões da escarpa angolana e afromontana. Das 29 espécies de aves endémicas do país, 12 estão confinadas à escarpa, e mais 8 são espécies endémicas de distribuição restrita que ocorrem ao longo da escarpa, embora não se restrinjam a ela. Entre grupos de répteis, anfíbios, borboletas e libélulas

(Huntley *et al.*, 2019) encontram-se distribuições restritas semelhantes, limitadas à Zona de Escarpa.

Estes padrões de endemismo e raridade há muito que atraem a atenção dos biólogos, primeiro para coligir, descrever e documentar a diversidade e, mais recentemente, para explicar as relações evolutivas. Em 1957, Patricia Hall, do Museu Britânico, em Londres, recolheu 250 espécies de aves passeriformes ao longo da escarpa angolana e paisagens adjacentes. Com base no seu conhecimento de campo e em espécimes museológicos, publicou um artigo intitulado *The Faunistic Importance of the Scarp of Angola* (Hall, 1960), no qual propôs uma série de hipóteses sobre a evolução dos padrões de distribuição das aves que tinha estudado. Definiu a “Zona de Escarpa” como:

“Uma cunha de vegetação mais rica situada entre as áreas mais secas de vegetação espinhosa ou prados e bosques de *Brachystegia*. No norte, é larga com manchas de floresta consideráveis; a sul, afunila numa faixa muito estreita ao longo da escarpa, com manchas florestais mais raras e menos extensas.”

Esta caracterização está de acordo com a definição das ecorregiões da Zona de Escarpa angolana, da savana árida costeira e do miombo húmido utilizadas neste livro. Hall excluiu as ecorregiões de florestas e prados afro-montanos da sua “Zona de Escarpa”. Esta distinção é sustentada pela composição das comunidades vegetais e animais (apesar da semelhança fisionómica geral) das florestas da escarpa e afro-montanas.

Hall (1960) propôs que a importância faunística da escarpa se relacione com três processos de especiação:

- Primeiro, o papel da escarpa como centro de especiação. Hall ilustrou-o através de uma série de exemplos em que as aves encontradas na Zona de Escarpa diferem de todas as outras da mesma espécie, em toda a África, por alguma característica que seja flagrante, não se cruzando, aparentemente, com os seus parentes em outras zonas;
- Segundo, a Zona de Escarpa é importante por proporcionar uma barreira com uma certa distância entre os membros de uma espécie presente nas duas zonas mais secas (*Acacia* e *Brachystegia*), mas com as espécies ausentes da Zona de Escarpa, permitindo que as subespécies se desenvolvam em cada uma das duas zonas geograficamente separadas e mais secas;

- Terceiro, a Zona de Escarpa é importante por conter uma série de espécies endêmicas “antigas” e quase endêmicas.

Hall conseguiu demonstrar inúmeros casos que apoiavam estas suas três hipóteses. A grande maioria das 250 espécies que examinou foi encontrada em apenas um dos três *habitats* – costa árida, florestas de escarpas húmidas ou miombo méxico. Apenas cinco espécies foram encontradas nas três zonas. A sua explicação acerca dos processos de especiação propôs sucessivos episódios climáticos mais húmidos e secos, com as florestas a retraírem-se e a expandirem-se, e com a especiação alopátrica a ter lugar nas três zonas distintas, onde a Zona de Escarpa servia tanto de barreira como de refúgio. A persistência de condições húmidas e de *habitats* e corredores estáveis ao longo da escarpa foi possível devido ao nevoeiro orográfico e à maior precipitação sustentada sob a influência da corrente de Benguela, mesmo durante episódios de aridez.

Decorridos mais de 60 anos da publicação do artigo de Hall, a escarpa angolana e as florestas afromontanas continuam a atrair biólogos profissionais e amadores. As hipóteses de Hall (1960), baseadas puramente nos caracteres morfológicos e de plumagem dos seus espécimes de estudo, e em especulações sobre as mudanças climáticas, precederam a extensa literatura sobre a evolução das florestas húmidas africanas e a biogeografia das espécies afromontanas. Hall focou-se na relação entre as espécies da escarpa e as das planícies costeiras adjacentes e planaltos, com referência limitada à fauna de aves das “ilhas do céu” do Arquipélago Afromontano.

Desde o artigo de Hall, as florestas da escarpa e afromontana têm sido identificadas como áreas críticas para a conservação – a Área de Aves Endêmicas do Oeste de Angola. Esta área inclui 14 aves de área de distribuição restrita consideradas “aves endêmicas de preocupação de conservação global” (Stattersfield *et al.*, 1998). Nove deles encontram-se em apenas uma das florestas de escarpas – Cumbira. A Cumbira detém também o maior número de espécies endêmicas angolanas (11 de 17). Estes resultados (Mills, 2019) demonstram a importância científica e de conservação desta floresta seriamente ameaçada. As espécies de aves endêmicas incluem: pisco-da-gabela, bico-longo-de-angola, picanço-do-amboim, atacador-preto-da-gabela, picanço-de-monteiro, francolim-de-estrias-cinzentas e olho-de-carúncula-de-angola.

Um estudo detalhado da distribuição das espécies de aves das florestas da escarpa angolana (Mills, 2010) revelou três comunidades distintas de aves que ocupam diferentes *habitats* florestais. Das 91 espécies estudadas, 47 foram identificadas como estando limitadas ou tendo populações isoladas na escarpa. Os tipos de floresta húmida da escarpa setentrional (Cazengo, Dembos, Uíge) são mais ricos em espécies congolesas, mas têm apenas uma endémica – o picanço-de-braun. As florestas da escarpa central (Amboim/Cumbira), entre 500-1000 m, são mais secas, mais fragmentadas e estão rodeadas por matas e savanas áridas, em especial a altitudes inferiores a 300 m. Curiosamente, as florestas secas de baixa altitude têm mais espécies endémicas ameaçadas do que as florestas húmidas que ficam a meio da escarpa, mais ricas em espécies congolesas. Mills (2010) sugere que as espécies endémicas e de distribuição restrita da escarpa evoluíram durante as fases de aridez no máximo glacial, quando as florestas húmidas se contraíram e ficaram isoladas da bacia do Congo, numa altura em que as florestas teriam sido semelhantes aos actuais *habitats* marginais mais secos. Este investigador infere que os táxones endémicos podem ter-se deslocado para a periferia da escarpa quando as principais florestas se tornaram húmidas, com melhores conexões à bacia do Congo. Propôs assim que os estudos filogenéticos moleculares facultassem maior clareza aos processos de especiação ao longo da escarpa.

Estão agora disponíveis rápidos avanços nas abordagens de investigação para estudar a evolução das aves raras de Angola, tais como bases de dados electrónicas e georreferenciadas, filogenética molecular, modelação de alterações climáticas e modelos de nicho ecológico. Estas ferramentas foram utilizadas pelo estudante português Bruno Vaz da Silva para estudar a história evolutiva das aves das terras altas angolanas, focando-se nas florestas do morro do Moco e da serra da Namba. Vaz da Silva (2015) utilizou cinco espécies no seu estudo: felosa-de-lobos, canário-cinzento-das-montanhas, pisco-de-bocage, asa-vermelha-de-mascarilha e felosa-das-montanhas. Estas cinco espécies têm parentes nos ecossistemas afromontanos dos Camarões, Ruwenzori e nas montanhas do Arco Oriental da Tanzânia. Estes locais situam-se a mais de 2000 km de distância das florestas montanas de Angola (Figura 4.7.2).

O estudo de Vaz Silva teve como objectivo estabelecer uma filogeografia comparativa das espécies e descrever os nichos actualmente ocupados. Tal

ajudaria a entender a dinâmica de disjunção e reconexão – onde ocorreu a fragmentação e onde existiam corredores entre *habitats* isolados. Os resultados do estudo forneceram fortes indícios da existência de *habitats* ecologicamente adequados como corredores entre Angola e a África Oriental, através da Zâmbia, durante os últimos 120 000 anos do Pleistoceno, com ligações ecológicas mais fracas aos Camarões (Figura 4.7.3). Ainda existem trampolins para estas espécies florestais em Angola, nas galerias florestais das bacias do Congo e do Zambeze, e nas florestas de escarpa acima da Baixa de Cassange, em Quela, e Tala Mungungo, nas cascatas de Dala, na Lunda Sul, e nas terras altas da Zâmbia.

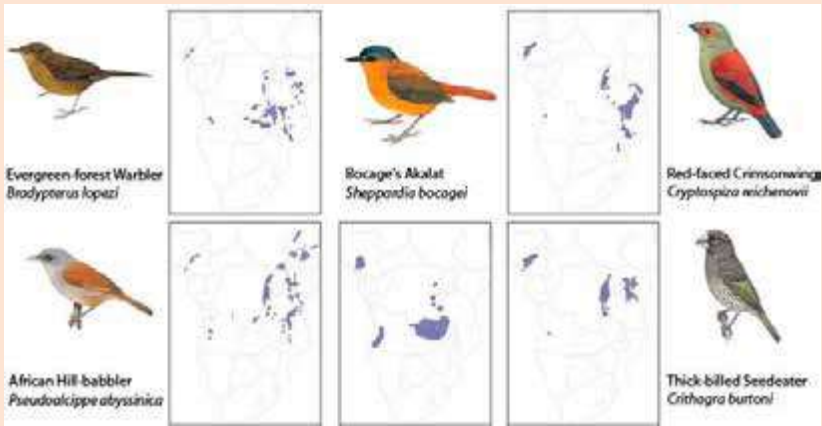


Figura 4.7.2 Distribuição actual de cinco espécies de aves afromontanas. De Vaz da Silva (2015). Imagens de aves da Lynx Edicions e mapas da BirdLife International e Handbook of the Birds of the World (2021), devidamente autorizadas.

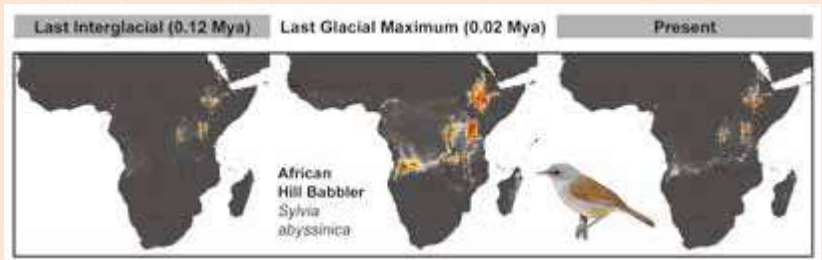


Figura 4.7.3 Resultados da Modelação da Distribuição de Espécies para a felosa-das-montanhas: Esquerda – início do último período glacial (há 120 mil anos), Centro – o Último Máximo Glacial (há 21 mil anos), comparado com a Direita – a projecção para o presente. A existência de um corredor através de Angola via Zâmbia, durante o Último Máximo Glacial, foi sugerida para todas as cinco espécies estudadas. De Vaz da Silva (2015).

As filogenias indicam que a especiação foi impulsionada por períodos áridos com fragmentação do *habitat*, seguida de reconexão, remontando ao Plioceno (3,1 Ma), com eventos recorrentes no Pleistoceno. O momento e a frequência da divergência genética nas espécies estudadas, em 3,1, 2,7 e 1,7 Ma, coincidem com episódios de aridez. As evidências sugerem que tanto os processos de dispersão como de **vicariância** (separação geográfica que impede a troca de genes) podem ter desempenhado um papel importante na formação de comunidades de aves montanas (Fjeldsã & Bowie, 2008). O mais interessante é que os resultados indicam que Angola pode ser um centro afromontano antigo e estável, a partir do qual outros centros podem ter sido recolonizados após extinções (Vaz da Silva, 2015). O estudo confirma a importância crítica da conservação da escarpa e das florestas afromontanas de Angola, como relatado há 50 anos (Huntley, 1974).

Referências: Capítulo 4.7 Zona de Escarpa de Angola

- BirdLife International (2021). *Handbook of the Birds of the World*. Lynx Edicions. Barcelona.
- Burgess, N. D., Hales, J. D., Underwood, E., et al. (2004). *Terrestrial ecoregions of Africa and Madagascar – a conservation assessment*. Island Press, Washington DC. 499 pp.
- Clark, V. R., Barker, N. P., & Mucina, L. (2011). The Great Escarpment of southern Africa: a new frontier for biodiversity exploration. *Biodiversity Conservation*, 20: 2543-2561.
- Diniz, A. C. (1991). *Angola, o meio físico e potencialidades agrárias*. Instituto para a Cooperação Económica, Lisboa. 189 pp.
- Fjeldsã, J., Bowie, R. C. K., & Rahbek, C. (2012). The role of mountain ranges in the diversification of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 43: 249-265.
- Hall, B. P. (1960). The faunistic importance of the scarp of Angola. *Ibis*, 102: 420-442.
- Huntley, B. J. (1974). Outlines of Wildlife Conservation in Angola. *Journal of the Southern African Wildlife Management Association*, 4: 157-166.
- Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.) (2019). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature. 549 pp.
- Mills, M. S. L. (2010). Angola's central scarp forests: patterns of bird diversity and conservation threats. *Biodiversity Conservation*, 19: 1883-1903.
- Mills, M. S. L. (2018). *The special birds of Angola: as Aves Especiais de Angola*. Go-away Birding, Cape Town. 144 pp.
- Mills, M. S. L. (2019). The avifauna of Kumbira Forest and surroundings, western Angola. *Malimbus*, 41: 12.31.
- Rejmánek, M., Huntley, B. J., le Roux, J. J., et al. (2016). A rapid survey of the invasive plant species in western Angola. *African Journal of Ecology*, 55: 56-69.
- Stattersfield, A. J., Crosby, M. J., Long, A. J., et al. (1998). *Endemic bird areas of the world*. Cambridge, UK: BirdLife International (BirdLife Conservation Series No. 7).

Vaz da Silva, B. A. D. N. (2015). *Evolutionary history of the birds of the Angolan highlands – the missing piece to understand the biogeography of the Afromontane forests*. M.Sc. thesis. Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, Universidade do Porto.

PARTE V
SINOPSE E CONCLUSÃO

CAPÍTULO 5.1

ELEMENTOS-CHAVE DA ECOLOGIA TERRESTRE ANGOLANA

Principais conceitos e perguntas – este capítulo explica:

- *De que modo as paisagens de Angola se desenvolveram ao longo de 550 milhões de anos, i.e., desde a formação do Gondwana;*
- *Que mudanças climáticas drásticas, e inovações evolutivas, levaram ao desenvolvimento das savanas africanas e da sua abundante vida selvagem;*
- *De que modo o clima, os solos, o fogo e a herbivoria moldam os biomas e as ecorregiões de Angola;*
- *Que conceitos ecológicos unificadores explicam o modo como os ecossistemas são estruturados e como funcionam;*
- *Por que razão é a ecologia uma profissão importante e emocionante.*

Contexto: Angola como um microcosmo da diversidade ecológica de África

O objectivo deste livro é proporcionar aos estudantes angolanos uma introdução à ecologia terrestre, expondo perspectivas profundamente africanas, e especificamente angolanas. Ao ler os capítulos, desde logo se percebe que Angola é um microcosmo de África, com uma diversidade inigualável de biomas e ecorregiões que vão da floresta húmida ao deserto num só país. Esta riqueza obriga o estudante angolano a familiarizar-se com um conjunto muito mais amplo e complexo de conceitos, fenómenos e termos técnicos do que estudantes de países menos biodiversos.

Este capítulo final faculta uma sinopse de elementos-chave da estrutura e funcionamento ecológico de Angola, destacando características e conceitos que surgem em capítulos individuais. Estes elementos fornecem ao aluno um conjunto de conceitos e processos fundamentais que irão orientar a compreensão dos ecossistemas terrestres de Angola.

Quatro temas ou *leitmotifs* repetem-se ao longo deste livro e sustentam os seus objectivos didácticos:

- **Ecologia consiste em reconhecer padrões e processos que operam** em escalas muito diferentes de tempo e espaço;
- **A ecologia diz respeito aos mecanismos únicos de sobrevivência, crescimento e produção reprodutiva** dos organismos em relação ao seu ambiente;
- **A ecologia não faz sentido senão à luz da evolução.** De igual modo, muito pouco na evolução faz sentido senão à luz da ecologia;
- **O todo é maior do que a soma das partes.** As interações e teias de interdependências entre indivíduos, espécies e populações, e os seus ambientes, criam propriedades colectivas emergentes que moldam a estrutura e a função dos ecossistemas.

5.1.1 Panorama geral: as forças tectónicas e climáticas globais que moldaram os biomas e a biota de Angola

Uma perspectiva de longo prazo da dinâmica geológica e climática global fornece um pano de fundo essencial para a compreensão das paisagens e biota africanas e angolanas. Estas desenvolveram-se ao longo de centenas de milhões ou até mesmo de milhares de milhões de anos, através de processos de mudança que continuam até aos dias de hoje. A apresentação do “quadro geral” da história de Angola deve, como tal, referir-se às forças drásticas (tectónicas, oceânicas, atmosféricas) que moldaram a vida na Terra.

AS ORIGENS GONDWANAS DE ANGOLA

Desde a origem da Terra, há 4,5 mil milhões de anos, eventos tectónicos na crosta terrestre resultaram na criação de supercontinentes, como a Laurásia e Gondwana. O Gondwana formou-se há 550 Ma e começou a separar-se há 180 Ma, dividindo por fim os continentes do Sul (América do Sul, Antárctida, África, Austrália) há cerca de 130 Ma. Com a separação dos continentes meridionais, formaram-se os vastos oceanos do hemisfério sul. Por terra e mar, grandes massas de ar atmosférico circularam entre zonas de baixa pressão (como a Zona de Convergência Intertropical) e alta pressão (o anticiclone do Atlântico Sul). A circulação das massas de ar produziu os ventos que criaram correntes oceânicas (como a circum-Antárctica, a de Benguela e a de Moçambique). Estas dinâmicas atmosféricas e oceânicas

têm sido as impulsionadoras dos padrões climáticos em África ao longo da Era Cenozóica (os últimos 66 milhões de anos). Através do Cenozóico, o clima incluiu períodos mais quentes e húmidos (conhecidos como “Terra Quente”), e períodos mais frios e secos (“Terra de Gelo”) devido a mudanças na órbita planetária da Terra em torno do Sol, e na posição dos continentes em relação aos pólos e ao equador. As mais recentes grandes oscilações no clima, conhecidas como Eras do Gelo do Pleistoceno, começaram há 2,6 Ma e continuam até hoje.

A MOLDAGEM DAS PAISAGENS DE ANGOLA

Durante a criação do Gondwana, e após a separação dos continentes, novos eventos tectónicos causaram elevação e erosão, depressão e sedimentação de vastas áreas da superfície continental. Em Angola, as áreas de elevação são hoje representadas pelo Maiombe e Bié, pela escarpa angolana e pela Cadeia Marginal de Montanhas, e as zonas de depressão incluem as bacias do Congo e Calaári. No entanto, durante a maior parte do Cenozóico, África foi relativamente estável, com uma lenta erosão descendente da superfície terrestre para formar o vasto planalto centro-africano, incluindo o planalto de Angola e as extensas peneplanícies das bacias hidrográficas superiores do Congo e do Zambeze. Os solos destas paisagens foram lixiviados pela abundante precipitação, e pelo clima relativamente fresco e húmido do interior. As margens destas paisagens “antigas” foram remodeladas por ciclos erosivos posteriores, recortando os vales profundos do Cuanza, Cunene e outros sistemas fluviais que correm para oeste e que drenam as terras altas. As paisagens mais “jovens” formadas pelos novos processos erosivos, desencadeados por períodos de elevação costeira, caracterizam-se por solos que não foram fortemente lixiviados, sendo, por isso, geralmente mais ricos em nutrientes. Tratando-se de zonas baixa altitude, têm climas mais quentes e secos do que as terras altas e as peneplanícies.

INOVAÇÕES EVOLUTIVAS REVOLUCIONÁRIAS

As grandes alterações climáticas e paisagísticas acima descritas levaram à evolução da fauna e flora modernas de África. A diferenciação genética, o isolamento, a especiação e a extinção são responsáveis por vagas contínuas de famílias e espécies de plantas e animais terrestres. No entanto, são várias as inovações evolutivas revolucionárias que se destacam e que

merecem ser mencionadas. Estas inovações – fotossíntese C_4 , dentes hipsodonte, digestão dos ruminantes – tiveram consequências drásticas na estrutura e funcionamento dos ecossistemas africanos.

O arrefecimento e a aridez de África durante o Cenozóico médio e tardio levaram ao aumento na frequência dos fogos, à fragmentação das florestas, e, com o aumento da sazonalidade das chuvas, à formação de ecossistemas de savana aberta. O cenário foi preparado pelos novos ecossistemas movidos pelo fogo para adaptações fisiológicas e morfológicas, em grande escala, em plantas e animais. Estas novas pressões e oportunidades ecológicas resultaram na evolução da via fotossintética C_4 em gramíneas de savana amantes do sol e tolerantes ao fogo. Por sua vez, estas adaptações fisiológicas resultaram na alta eficiência no uso da água, uma vantagem fundamental em ambientes sazonalmente secos. Estas gramíneas adaptadas à aridez foram gradualmente superando as gramíneas C_3 que evoluíram em comunidades florestais sombrias e húmidas. Como os tecidos vegetais das gramíneas C_4 possuíam um elevado teor de sílica, e as suas folhas ficavam frequentemente cobertas de poeira arenosa vinda das savanas abertas, representavam um desafio para os mamíferos que as pastavam. Além disso, as folhas destas gramíneas C_4 robustas têm níveis elevados de celulose e de outros carboidratos estruturais, difíceis de digerir. Duas outras adaptações funcionais ocorridas durante o Mioceno (23-5 Ma) resolveram estes desafios das gramíneas arenosas e indigestas, e levaram à rápida radiação de herbívoros mamíferos, adaptados às paisagens abertas das savanas tropicais de África. Através do desenvolvimento da dentição de coroas altas (hipsodonte), os ungulados foram capazes de fazer um uso eficaz das gramíneas arenosas, sem sofrerem o desgaste dos dentes. Em segundo lugar, foi igualmente importante para os herbívoros nas savanas tropicais o desenvolvimento do intestino dos ruminantes. Aqui, uma relação simbiótica com microrganismos resultou no uso eficiente das gramíneas de savana. Os microrganismos do estômago dos ruminantes possuem uma enzima especial, a celulase, capaz de decompor a celulose indigesta, levando assim ao sucesso dos ruminantes africanos. No final do Mioceno, África, tal como a conhecemos, com as suas savanas tropicais, famílias e géneros modernos de plantas, aves e mamíferos, estava estabelecida.

Muitas outras adaptações ocorridas através da selecção natural proporcionaram a capacidade de ocupar as novas paisagens criadas pelas mudanças

geológicas e climáticas em grande escala. Os resultados reflectem-se nas características funcionais que as espécies exibem – como a casca grossa das árvores nas savanas mésicas, os espinhos nas savanas áridas e nos arbustos, e os processos fisiológicos complexos, como a regulação da temperatura da rede carotídea em antílopes do deserto. Em escalas temporais e espaciais mais finas, o estudo sobre especiação em aves da floresta fornece informações sobre a expansão e contracção das florestas através dos períodos húmidos e secos do Pleistoceno. Com o intuito de salvar as florestas de escarpa e afromontanas de Angola, criticamente ameaçadas, bem como a sua fauna e flora endémicas, o conhecimento sobre a dinâmica florestal e a especiação faunística é de importância crescente para o planeamento estratégico e sistemático da conservação.

Em todas as escalas, os processos de especiação por selecção natural em resposta à dinâmica climática e geofísica, e a competição por recursos por plantas e animais, sustentam um conhecimento dos fenómenos ecológicos. Os estudos sobre a evolução da rica biodiversidade de Angola não são apenas de interesse académico, mas também directamente aplicáveis no planeamento e gestão da conservação.

5.1.2 Determinantes contemporâneos da estrutura e função dos ecossistemas em Angola

Os determinantes da distribuição das espécies e ecossistemas em Angola incluem:

- Condições (temperatura e humidade) que influenciam a vida dos organismos, mas que não podem ser consumidas;
- Recursos (luz, água e nutrientes) que podem ser consumidos e pelos quais os organismos competem;
- Perturbações (fogos, inundações, secas, herbivoria) que operam ao nível do ecossistema e não ao nível individual.

Serão aqui ilustrados exemplos de recursos-chave e pressões de perturbação.

RECURSOS: RADIAÇÃO SOLAR E ENERGIA

A vida na Terra é possível graças à energia que recebe do Sol. A inclinação do eixo da Terra à medida que se move em torno do Sol cria a sazonalidade anual do clima, da duração do dia, da temperatura e dos padrões de precipitação. Aliás, a energia solar recebida na superfície da Terra é aproveitada através da fotossíntese – as reacções bioquímicas que transformam o dióxido de carbono atmosférico e a água em hidratos de carbono e libertam oxigénio. O processo de captação e transformação de energia em açúcares simples, e em celulose, nos cloroplastos das células vegetais (produção primária), está na base de todas as cadeias alimentares e da transferência de energia de um nível trófico para o seguinte. Os tecidos vegetais são consumidos por herbívoros, que, por sua vez, são consumidos por predadores, acabando por ser decompostos e mineralizados por microrganismos ou fogo. Todo o ciclo energético é regido pelas leis da termodinâmica.

A primeira lei da termodinâmica afirma que a energia não pode ser criada ou destruída, mas pode ser transformada de um estado para outro. Quando a madeira queima, a energia química armazenada é transformada em calor e luz. Nas cadeias alimentares, a energia é utilizada para realizar trabalho – como no crescimento, movimento, reprodução e produção de moléculas complexas. Parte da energia é transformada em calor e deixa de estar disponível para funcionar. A quantidade total de energia no sistema não muda; porém, a energia disponível para fazer o trabalho diminui de um nível trófico (produtor primário, consumidor, predador, decompositor) para o seguinte.

A segunda lei da termodinâmica afirma que esta transferência de energia através da transformação chega a um ponto em que não há energia utilizável restante para o trabalho. O défice é continuamente preenchido, através da fotossíntese, pela energia derivada do Sol. Em cada etapa do processo – de transferência de energia dos produtores primários para os consumidores, para os predadores e para os decompositores –, cerca de 90% da energia é consumida como calor. As cadeias alimentares são, como tal, curtas, apresentando em geral apenas três ou quatro níveis, dada a energia requerida para o trabalho ser dissipada sob a forma de calor em cada transferência.

RECURSOS: SISTEMAS ATMOSFÉRICOS E PRECIPITAÇÃO

Os macroclimas de Angola são impulsionados pela dinâmica atmosférica e oceânica global, em particular os movimentos de massas de ar em relação a regiões de baixa e alta pressão. A atmosfera terrestre exerce pressão sobre a superfície. Áreas de alta e baixa pressão são causadas por ar ascendente e descendente. À medida que o ar aquece, sobe, levando a uma baixa pressão na superfície da Terra; à medida que arrefece, desce, elevando a pressão. As massas de ar deslocam-se de áreas de alta pressão para áreas de baixa pressão, resultando em ventos e correntes oceânicas.

Uma faixa de baixa pressão sobre o equador (Zona de Convergência Intertropical) atrai massas de ar quentes, húmidas e convergentes que se elevam acima do equador, condensam e resultam na elevada precipitação recebida em todo o norte de Angola. Uma região de alta pressão sobre o Trópico de Capricórnio (os anticiclones do Atlântico Sul e do Botsuana) cria ar descendente e seco sobre o sudoeste de África, e é responsável pela aridez do deserto do Namibe. A escassa precipitação que atinge o Namibe não vem do oceano Atlântico adjacente, mas do oceano Índico. A maior parte da precipitação do oceano Índico, transportada através da África Central por ventos de leste, ocorre antes de atingir o Namibe, que se situa na sombra de chuva dos planaltos da África Oriental e Central. Para as áreas costeiras hiperáridas do Namibe, mais humidade traduz-se em neblina e nuvens baixas, e não tanto em chuva. Nuvens de nevoeiro e estratos são empurrados sobre a costa por ventos de sudoeste. A humidade fica retida sob uma inversão térmica criada pelas águas frias da corrente de Benguela. Os ventos de sudoeste, e a corrente de Benguela, são impulsionados pelas massas de ar do anticiclone do Atlântico Sul.

RECURSOS: SOLOS E NUTRIENTES

O solo é um recurso primário essencial para o crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas. A disponibilidade para as plantas de humidade e nutrientes mantidos nos solos determina a composição, estrutura e distribuição da vegetação. Os tipos de solo, tal como os tipos de vegetação, variam muito na sua estrutura e composição, e a distribuição dos tipos de solo e vegetação está muitas vezes altamente correlacionada. Em termos simples, os solos são constituídos por argila, margas e areia. As argilas são geralmente mais escuras, menos permeáveis à água e têm geralmente um

teor de nutrientes mais elevado do que as areias. As areias são geralmente esmaecidas, de drenagem rápida e de baixo valor nutritivo. As margas são uma mistura de componentes de argila e areia. Quando são referidos os tipos de solo angolanos, há dois termos, eutrófico (pH neutro a básico, moderado a elevado valor nutricional) e distrófico (ácido, baixo valor nutricional), que são usados com frequência. Com base nestes critérios, os solos angolanos podem ser divididos, ainda que de forma algo simplista, em quatro grupos, reflectindo os seus amplos padrões de distribuição e características ecológicas:

- Mais de metade de Angola é coberta pelos arenossolos, pobres em nutrientes, das areias do Calaári das peneplanícies interiores, situando-se a leste, aproximadamente a 18° longitude. As areias foram depositadas pelo vento e pela água ao longo dos últimos cinco milhões de anos. Estas peneplanícies antigas recebem de 800-1400 mm de chuva por ano, e são altamente lixiviadas. Apesar de serem ácidas e pobres em nutrientes, suportam uma cobertura robusta de prados e florestas.
- Atravessando, longitudinalmente, o planalto ocidental e o planalto de Angola, encontra-se uma coluna de rochas cristalinas, incluindo granitos, gabros, quartzitos e xistos. Estas rochas produziram ferralsolos altamente lixiviados, pobres em nutrientes e ricos em alumínio, que recebem de 650-1200 mm de chuva por ano. Os ferralsolos cobrem 23% do país.
- Mais a oeste, ao longo da escarpa angolana, ocorre uma mistura de solos moderadamente férteis, em paisagens jovens e de rápida erosão, que recebe 500-1600 mm por ano. Estas paisagens, que outrora albergavam extensas florestas húmidas, têm um elevado potencial agrícola.
- As planícies costeiras áridas, desde a base da escarpa até ao oceano Atlântico, compreendem sedimentos marinhos e terrestres, com estado nutricional do solo moderado a elevado. A precipitação varia entre 500 mm na base da escarpa e até 20 mm por ano na costa, onde os mares de areia do deserto do Namibe dominam a paisagem.

PERTURBAÇÃO: FOGO E HERBIVORIA, EQUILÍBRIO E FEEDBACKS

Nos manuais clássicos de ecologia não se tem dado a devida ênfase à importância dos factores de perturbação, como o fogo e a herbivoria. No entanto,

o fogo, o grande consumidor de África, é o determinante-chave da estrutura nas savanas místicas e a pressão ambiental que mantém um equilíbrio dinâmico entre florestas e savanas no norte de Angola. O fogo tem um papel antigo nos ecossistemas globais, operando ao longo de centenas de milhões de anos, principalmente como a força ambiental que desencadeou a evolução das gramíneas C_4 durante o Cenozóico médio (ca. 35 Ma), e a rápida expansão das savanas tropicais durante os últimos 10 milhões de anos. Como resposta a fogos frequentes, múltiplas características adaptativas evoluíram em árvores de savanas místicas e arbustos, incluindo a casca grossa, os rebentos epicórmicos, o autodesbaste e as geoxilas. Essas características adaptativas evoluíram de forma independente em várias famílias, tanto no miombo africano como nos ecossistemas do cerrado sul-americano.

Nas savanas áridas, o fogo é menos importante do que nas savanas místicas, embora fogos raros, intensos e quentes, após períodos excepcionalmente húmidos, possam ter impactos significativos. Os mamíferos pastadores e ramejadores são mais ricos em espécies e apresentam maior biomassa nas savanas áridas, ricas em nutrientes, do que nas savanas místicas. A herbivoria tem, assim, mais importância na formação da estrutura da savana árida do que na da savana mística, e é responsável pela evolução dos mecanismos de defesa contra ramejadores, como picos e espinhos, encontrados em muitas espécies de árvores e arbustos.

Ligados aos processos de perturbação ecológica estão os conceitos de equilíbrio, resiliência e mecanismos de *feedback*. O equilíbrio ecológico acontece quando um ecossistema sujeito a ligeiras flutuações, na sua estrutura e composição, regressa ao seu estado original assim que o processo de perturbação cessa. A capacidade de retornar ao estado original, e não mudar para um novo estado, é chamada resiliência. Os ciclos de *feedback* desempenham um papel fundamental na manutenção do equilíbrio. Mesmo havendo chuvas suficientes para suportar florestas húmidas fechadas, os fogos frequentes mantêm uma paisagem aberta em savanas místicas de capins altos. *Feedbacks* negativos (como fogos em savanas que matam mudas de árvores florestais) neutralizam a mudança e mantêm o *statu quo*. *Feedbacks* positivos (como a exclusão do fogo) amplificam a mudança de um estado estável (savana aberta) para um novo estado estável alternativo (floresta de canópia fechada).

DETERMINANTES, PADRÃO, ESTRUTURA E TERMINOLOGIA ECOLÓGICA

As interações entre recursos e factores de perturbação resultam nos diversos ecossistemas, ecorregiões e biomas encontrados nas paisagens angolanas. Enquanto as florestas guinéu-congolesas e o deserto do Namibe são claramente inconfundíveis em estrutura fisionómica e composição florística e faunística, os biomas mais extensos, os biomas de savanas mésicas/distróficas e áridas/eutróficas, são funcionalmente distintos, porém estruturalmente bastante semelhantes. Ambos os biomas compreendem uma mistura de prados, savanas, matas e balcedos. Por isso, é importante abordar um desafio considerável para os estudantes angolanos – o uso inconsistente pelos ecologistas de termos para padrões, estrutura, processos e fenómenos ecológicos.

A literatura inicial sobre vegetação angolana adoptava termos directamente da Europa. No entanto, Barbosa (1970) seguiu muitos dos termos utilizados de forma mais ampla em África, e grande parte da sua terminologia é seguida neste livro. Mais recentemente, cientistas visitantes, predominantemente da Europa, aplicaram o termo floresta a matas de miombo tolerantes ao fogo (a ecorregião dominante do bioma de savana mésica/distrófica), estrutural e funcionalmente distintas das florestas do bioma de floresta húmida guinéu-congolesa. Neste livro, o termo floresta é reservado para as comunidades de canópia fechada, estratificadas e intolerantes ao fogo, e que não possuem uma camada de solo constituído por gramíneas – florestas húmidas, galerias florestais e florestas pantanosas.

A definição moderna de savanas tropicais inclui a co-dominância de árvores tolerantes ao fogo, e gramíneas C_4 num contínuo de prados, savanas e bosques. Esta definição é seguida neste livro para os biomas de savana mésica/distrófica e árida/eutrófica. O uso de alguns termos colectivos para diferentes níveis de estrutura vegetal pode ser, no entanto, confuso. Este livro usa também o termo savana para descrever prados com árvores dispersas. Até muito recentemente, as distinções ecológicas e evolutivas entre savanas áridas/eutróficas e mésicas/distróficas eram ignoradas por muitos ecologistas, que colocavam todos os ecossistemas de savana num único bioma de savana. Por estas razões, é fornecido um extenso glossário de termos ecológicos.

5.1.3 Padrões ecológicos à escala africana e angolana

DESENVOLVIMENTO DOS BIOMAS DE ANGOLA

O fim da Era Mesozóica (a Era dos Dinossauros) há cerca de 66 milhões de anos viu a extinção dos dinossauros e o início da Era Cenozóica (a Era dos Mamíferos). As gimnospermas foram sendo substituídas pelas angiospermas (plantas floríferas) como a flora dominante do mundo. Na África tropical, o coberto vegetal mudou de florestas escuras, fechadas, para paisagens de savana, soalheiras e mais abertas. As florestas de terras baixas de folhas largas são hoje representadas por extensas florestas húmidas, enquanto os planaltos exibem fragmentos remanescentes das florestas montanhosas. À medida que o clima africano arrefeceu, uma savana árida e uma flora semidesértica evoluíram e ocuparam as terras baixas, quentes e secas, enquanto nos planaltos, mais frescos e húmidos, se estabeleceram savanas mélicas.

Angola inclui actualmente representantes de seis dos nove biomas africanos: floresta húmida guinéu-congolesa; floresta afromontana e prados; savana mélica/distrófica; savana árida/eutrófica; deserto do Namibe; e biomas de mangais. Os biomas podem ser caracterizados por características estruturais e funcionais, que podem ser observadas por meio de imagens de satélite. Os principais tipos estruturais incluem florestas, balcedos, matas, savanas, prados, mangais e deserto. Um estudo mais aprofundado revela centros regionais de endemismo florístico. Estes incluem os centros regionais de endemismo guinéu-congoleses, afromontano, zambeziano e Karoo-Namibe. Enquanto os centros de endemismo são definidos pela composição da sua flora, e explicados através de relações evolutivas, os biomas são definidos pela estrutura e função ecológicas, determinadas pelas condições em que crescem, pelos recursos de que dispõem, e pelos impactos dos factores de perturbação.

Embora esta classificação grosseira dos biomas africanos e angolanos, e dos centros regionais de endemismo, proporcione uma introdução útil à diversidade ecológica e biológica do continente, há que reconhecer que nas interfaces dos biomas e dos centros de endemismo ocorrem amplas zonas de transição e mosaicos. É precisamente este o caso do bioma de floresta húmida guinéu-congolesa de canópia fechada, que forma um mosaico com as matas abertas e savanas de capins altos do bioma de savana mélica.

Ao longo deste livro, coloca-se mais ênfase nos padrões e processos predominantes, do que nas suas frequentes exceções.

RECONHECIMENTO NO TERRENO DE BIOMAS E ECORREGIÕES

Um ponto de partida útil para aprender a reconhecer padrões na natureza, e a divisão dos biomas em ecorregiões, é a observação à escala da paisagem. Este exercício pode ser facilitado pelo uso de imagens de satélite e fotografia aérea, abrangendo baixas altitudes, onde características topográficas e a estrutura da vegetação podem revelar padrões de uma escala continental a local. Contudo, o trabalho no terreno deve ser sempre a principal fonte de informação ecológica. É essencial um conhecimento prático das principais paisagens, formações geológicas e tipos de solo, bem como das espécies de plantas e vertebrados da área de estudo. Por esta razão, na descrição dos biomas e ecorregiões é feita referência às principais características, abióticas e bióticas, que caracterizam as unidades. O desafio de aprender a identificar espécies vegetais e animais não é intransponível. Para todos os biomas e ecorregiões, pode ser estabelecida uma lista sumária de plantas, aves e mamíferos.

A título de exemplo, os principais biomas de Angola podem ser identificados pela presença ou ausência de algumas espécies arbóreas: o vasto miombo (típico do bioma de savana mésica/distrófica) é identificável pela presença de *mupanda* (*Brachystegia spiciformis*); o bioma de savana árida/eutrófica é reconhecido pela presença de *imbondeiros* (*Adansonia digitata*); o bioma de floresta húmida guinéu-congolesa por *moreira* (*Milicia excelsa*); e o bioma de floresta afromontana por *pinho-de-muxito* (*Podocarpus milanjiana*). Com a adição de mais algumas espécies arbóreas, a ecorregião pode ser identificada e confirmada tendo por referência algumas espécies de aves, mamíferos ou répteis. Algumas ecorregiões caracterizam-se por espécies arbóreas únicas, como as florestas áridas perenifólias zambezianas (*Cryptosepalum exfoliatum*), as matas angolanas de mutiati (*Colophospermum mopane*) e as matas de *Baikiaea* zambezianas (*Baikiaea plurijuga*). Estudos ecológicos que ignorem a identidade das espécies em questão, especialmente as indicativas, têm utilidade limitada.

5.1.4 Padrões à escala da paisagem em Angola

O reconhecimento de padrões em escalas espaciais e temporais é fundamental para a compreensão dos fenómenos ecológicos. As interações entre térmitas e gramíneas no interior de um “círculo de fadas” com 5 m de diâmetro, do deserto do Namibe, são tão intrigantes como as interações entre os regimes de precipitação, nutrientes do solo, herbivoria e fogo das savanas áridas/eutróficas e mésicas/distróficas que cobrem mais de 90% da área terrestre de Angola. As escalas temporais variam de centenas de milhões de anos, como no desenvolvimento das fundações geológicas de Angola, aos milissegundos de actividade molecular na fotossíntese. Os seguintes conceitos, fenómenos e inter-relações são mencionados para ilustrar que a escala é um conceito fundamental em ecologia, e uma razão para os alunos contemplarem as paisagens e olharem para os microscópios.

O CONCEITO DE CATENA

As paisagens do planalto e peneplanícies angolanas caracterizam-se por um denso padrão de sequências de solo e vegetação. Uma catena (cadeia) é uma série repetida de formas de solo ao longo de paisagens suavemente onduladas, com comunidades lenhosas nas elevações e prados sem árvores nos vales. O padrão reflecte os processos de formação do solo de lixiviação, transporte e deposição de água e nutrientes através dos perfis de solo de terras altas, encostas e terrenos baixos. O fogo e a geada, em alguns locais, são também factores que mantêm o padrão de vegetação.

DURICRUSTS: LATERITOS E SILCRETOS

Uma característica edáfica importante de muitos ferralsolos e arenossolos é a presença de *duricrusts* impermeáveis (lateritos ou silcretos) a um metro ou mais abaixo da superfície. Estes estratos cimentados resultam numa barreira ao crescimento das árvores, devido à obstrução que constituem à sua drenagem (causando solos sazonalmente anaeróbicos e alagados), mas também porque impedem a penetração das raízes e limitam o seu acesso à humidade durante a prolongada estação seca.

TERMITEIRA COMO HOTSPOT DE NUTRIENTES

O estado de baixa disponibilidade de nutrientes (distrófico) das savanas mélicas explica a importância dos *hotspots* de nutrientes num coberto uniforme de árvores e gramíneas de miombo. A concentração de nutrientes deve-se à actividade das térmitas, que reúnem as partículas argilosas limitadas dos solos arenosos, mais material orgânico, para a construção dos seus formigueiros coloniais (termiteira), que totalizam entre 100 e 1000 por hectare. A concentração de sais na termiteira foi registada como sendo 20 vezes maior do que nos solos circundantes do miombo. Como resultado, muitas espécies de mamíferos usam as antigas termiteiras como depósitos de sal, enquanto uma grande diversidade de plantas, vertebrados e invertebrados formam *habitats* distintos à volta das termiteiras maiores – ilhas biodiversas num mar de matas de baixa diversidade. Nas florestas de miombo da Zâmbia, por exemplo, mais de 700 espécies de árvores estão associadas à termiteira.

MICORRIZAS, TÉRMITAS E MIOMBO

Existem associações mutualistas (micorrizas) entre raízes de árvores e fungos em savanas mélicas pobres em nutrientes, sobretudo nas árvores de miombo dominantes – *Brachystegia* e *Julbernardia*. Estas interações micorrízicas são complexas. Os micélios (rede de filamentos – hifas – que constituem a parte vegetativa dos fungos) circundam ou penetram nos pêlos radiculares das árvores, e transferem nutrientes provenientes da matéria orgânica. Algumas espécies de térmitas criam jardins fúngicos dentro dos formigueiros, alimentando os fungos com material orgânico que colectam da folhagem vegetal morta que encontram nas redondezas. Estas associações térmitas/fungos/árvores mantêm uma mata robusta numa savana de outro modo distrófica. Os órgãos reprodutivos dos fungos (mais conhecidos como cogumelos) fornecem uma fonte sazonal de abundância alimentar para as populações humanas locais.

GEOXILAS: FLORESTAS SUBTERRÂNEAS

Outro fenómeno exclusivo das savanas mélicas/distróficas de África e do Brasil é o das “florestas subterrâneas”. Trata-se de comunidades de geoxilas – arbustos anões que formam extensos tapetes de folhas e flores coloridas que assomam após os fogos e antes da estação das chuvas. As geoxilas

ocorrem desde as terras altas de Benguela às planícies aluviais do Moxico – e através de África até Moçambique, e para norte até ao Sudão – onde quer que se encontrem savanas místicas/distróficas. Os arbustos anões estão muitas vezes intimamente relacionados com as árvores da mata adjacente. As geoxilas protegem os seus pontos de crescimento mantendo-os, e aos seus ramos e órgãos de reserva lenhosos, abaixo da superfície do solo. O miombo angolano tem, provavelmente, para cima de 200 espécies de geoxilas pertencentes a mais de 40 famílias de plantas. Tal como as suas homólogas brasileiras, evoluíram nos últimos cinco milhões de anos. A sua morfologia invulgar intriga os ecologistas há 150 anos e, apesar dos fortes argumentos de que o hábito geoxílico é uma adaptação ao fogo, à pobreza de nutrientes, ao lençol freático elevado, à herbivoria ou à geada, ou à combinação destes factores, as explicações até agora propostas continuam a ser contestadas.

IDADE E DIVERSIDADE DAS FLORESTAS HÚMIDAS GUINÉU-CONGOLESAS

No que diz respeito às florestas húmidas guinéu-congolesas, as percepções de idade, estabilidade e diversidade florística dos extensos blocos florestais do Congo foram sendo esclarecidas, durante as últimas duas décadas, por estudos paleoecológicos, arqueológicos e filogenéticos. A crença de que estas florestas representam ecossistemas antigos, excepcionalmente ricos em espécies, e estáveis, foi contrariada por evidências de que as florestas sofreram grandes contracções e expansões através do Pleistoceno. Além disso, durante o Holoceno, as actividades humanas de agricultura, caça e fundição de ferro acarretaram mudanças significativas na composição e estrutura da floresta. Grandes áreas de comunidades de árvores monoespecíficas apontam para o desmatamento, seguido de sucessão secundária, com espécies de árvores únicas a dominarem, ao longo de centenas de anos, a comunidade. A percepção de que grande parte da floresta representa um clímax climático estável da vegetação provou estar incorrecta. Além disso, a riqueza da flora da floresta húmida africana é menos de um quarto da dos Neotrópicos, dentro de uma área de terra semelhante. A relativa escassez de espécies arbóreas das florestas húmidas africanas continua a ser tema de debate. No entanto, estas florestas são mais ricas em diversidade de espécies de aves, mamíferos e anfíbios do que as de qualquer outro bioma africano.

COMPARAÇÃO ENTRE SAVANAS MÉSICAS/DISTRÓFICAS E ÁRIDAS/EUTRÓFICAS

Neste livro foi dado especial destaque às savanas mélicas/distróficas, que cobrem mais de 80% do território angolano, em comparação com as savanas áridas/eutróficas, que cobrem apenas 13% do país. Todavia, a ecologia das savanas áridas/eutróficas de África é mais conhecida pelos cientistas do que o miombo e ecossistemas semelhantes, talvez devido à concentração, nas últimas décadas, de investigações ecológicas em grandes áreas de conservação, como os Parques Nacionais do Serengeti e Kruger, onde as savanas áridas/eutróficas dominam as paisagens.

O que é evidente é que estudos a comparar os padrões e processos ecológicos nos dois biomas de savana destacam a importância das chuvas, da textura do solo, do estado nutricional, dos fogos e da herbivoria na sua estrutura e funcionamento. O fogo é um determinante-chave da estrutura do *habitat* em savanas mélicas, mas menos importante em savanas áridas. Já a herbivoria por pastadores e ramejadores é impulsionadora da estrutura da vegetação em savanas áridas, embora tenha comparativamente pouca influência nas savanas mélicas. O ciclo de nutrientes em savanas áridas é feito através de organismos decompositores, principalmente invertebrados; em savanas mélicas é, em grande parte, impulsionada por fogos e micorrizas. São estas dicotomias nos processos e respostas ecológicas que tornam as savanas tropicais de Angola campos tão atractivos para a investigação.

5.1.5 Teorias e conceitos ecológicos relevantes para a conservação das espécies angolanas

Dois séculos se passaram desde que Alexander von Humboldt publicou pela primeira vez ideias sobre as relações entre os padrões globais de vegetação e o clima, e desde que o estudante Charles Darwin começou a colectar plantas e animais e a fazer perguntas sobre as origens das espécies. Ao longo deste tempo, um corpo substancial de conceitos, teorias e leis ecológicas foram propostos e testados, aceites ou rejeitados. Dezenas de excelentes livros didácticos estão agora disponíveis sobre a história, o escopo e a aplicação dos fundamentos da ecologia. Neste livro, apenas foi descrita uma selecção dos elementos-chave da ecologia. Ainda menos podem ser mencionados nesta sinopse, onde se destaca aqueles com relevância imediata para o estudo, documentação e conservação das espécies e ecossistemas angolanos.

RIQUEZA DE ESPÉCIES E ENDEMISMO

A medição da riqueza de espécies e a explicação do porquê de algumas comunidades terem mais espécies do que outras são actividades básicas no estudo ecológico. Relacionadas com as medições da riqueza de espécies estão as medidas da sua abundância, densidade, uniformidade e distribuição. Espécies com áreas de distribuição muito limitadas, e restritas a um único país ou bioma – endemias –, despertam desde há muito o interesse dos biólogos conservacionistas. Foram muito poucas as análises de riqueza de espécies e endemismo realizadas em Angola. A base de conhecimento encontra-se manifestamente fragmentada, e vastas áreas das províncias do Moxico e do Cuando Cubango precisam de mais do que levantamentos preliminares. Mesmo para a planta icónica do país, *Welwitschia mirabilis*, continuam a ser feitas extensões à sua área de ocorrência, pois têm sido encontradas populações por registar. O bioma mais rico de Angola, a floresta húmida do Maiombe, em Cabinda, não é estudado desde a década de 1970. Não estão disponíveis inventários exaustivos para nenhum parque nacional, para além de listas de verificação preliminares de alguns grupos de vertebrados. Os esforços recentes para sintetizar o conhecimento sobre a diversidade biológica de Angola (Huntley *et al.*, 2019) constituem um testemunho da riqueza natural do país e da necessidade urgente para que o seu levantamento seja feito, documentado e eficazmente protegido.

ESPÉCIES AMEAÇADAS E HOTSPOTS

Os cientistas da conservação deram ênfase à identificação de espécies cuja sobrevivência está ameaçada pela sobreexploração, transformação da terra, espécies invasoras ou outras causas. Foram elaboradas listas vermelhas preliminares de espécies de plantas e vertebrados angolanos, mas faltam dados para que o grau e o ritmo de ameaça possam ser determinados para a maioria das espécies. O que é evidente é que muitos mamíferos angolanos estão em perigo de extinção, se ainda não estiverem extintos. Nas últimas décadas, não foram avistados espécimes de gorila-ocidental, tchicolocossi, puco, girafa-de-angola e rinoceronte-negro. Outras espécies (búfalo-de-floresta, elefante-de-floresta) são conhecidas apenas a partir de populações muito pequenas e isoladas. No entanto, registaram-se recuperações notáveis. O mamífero mais ameaçado do país, a palanca-negra-gigante,

foi resgatado da extinção iminente através de programas meticulosamente planeados, dedicados e de longo prazo (Vaz Pinto, 2019).

As concentrações locais de espécies endémicas e ameaçadas são designadas como *hotspots* de biodiversidade globais (ou nacionais). Desde o início da década de 1970 que têm sido envidados esforços para identificar os *hotspots* angolanos e impulsionar o seu levantamento detalhado e respectiva designação como áreas de conservação. Vários deles (lagoa do Carumbo, serra do Pingano, morro do Moco, Namba, Cumbira) atraíram a atenção do governo, mas estão ainda em falta medidas de conservação eficazes. Urgem acções que implementem os planos de gestão propostos para estes *hotspots*.

TEORIAS DA BIOGEOGRAFIA INSULAR E DAS METAPOPULAÇÕES

Duas teorias ecológicas – a da biogeografia insular e a das metapopulações – merecem uma aplicação mais vigorosa na investigação da conservação em Angola. A teoria da biogeografia insular é relevante para o planeamento e gestão de áreas de conservação das “ilhas” relíquias das florestas afro-montanas dos planaltos angolanos. A teoria baseia-se no equilíbrio entre imigração para, e extinção em, ilhas, sejam elas ilhas oceânicas ou florestas isoladas em savanas propensas ao fogo. À medida que os fragmentos remanescentes dessas florestas diminuem em área e estrutura, aumentam também as hipóteses de manter viáveis populações reprodutoras de espécies ameaçadas. O isolamento limita ainda mais a imigração de recrutas para as manchas florestais e, juntamente com a transformação do *habitat*, resultou em extinções locais, como registado para espécies de aves e mamíferos no monte Soqui e do morro do Moco.

O conceito de metapopulações está intimamente relacionado com o da biogeografia insular. É aplicado a todas as populações locais de uma determinada espécie, separadas de outras populações da mesma espécie por alguma forma de perturbação ou barreira. Para cada população existe um tamanho mínimo viável necessário para manter a diversidade genética. A conectividade entre as populações é essencial para manter o património genético da espécie. Angola tem muitas espécies fragmentadas, apesar de sobreviverem em populações muito pequenas, e em declínio, em extensas áreas de distribuição por todo o território. Estas incluem o leão, a chita, o búfalo-cafre e a pacaça, e o elefante-de-floresta e o elefante-de-savana.

As populações de todas estas espécies estão ameaçadas por eventos locais, seja dentro da estrutura populacional (demográfica) ou devido a dinâmicas ambientais aleatórias (estocásticas). A conservação destas espécies no interior da sua área de distribuição natural em Angola exigirá iniciativas como as implementadas para resgatar a população da palanca-negra-gigante do Parque Nacional da Cangandala.

5.1.6 Conclusão: porquê a ecologia? Uma oportunidade para os jovens estudantes angolanos

Duas das perguntas levantadas na introdução deste livro devem desafiar e motivar o aluno: por que razão a compreensão da ecologia é fundamental para o desenvolvimento sustentável de Angola? Porquê a ecologia? Aqui é feita uma observação final e pessoal. Tendo estado envolvido em projectos de investigação ecológica e de conservação da biodiversidade nos últimos 55 anos, tenho muitas vezes parado para considerar se o conhecimento ecológico da fauna e flora de África, bem como das suas paisagens e biomas, se reveste de alguma importância para os ecossistemas, a economia ou a sociedade. Como muitos ecologistas em todo o mundo, testemunhei o aumento e a queda das populações e *habitats* de vida selvagem, que, em todos os casos, foram o resultado de decisões políticas e não baseadas na ciência. Sofri com momentos ocasionais de frustração, até de desespero. Mas os repetidos exemplos de sucesso superaram o histórico triste de fracasso do continente. O resgate e a conservação da população da palanca-negra-gigante, e a restauração do Parque Nacional da Gorongosa, em Moçambique, são apenas dois exemplos de boa ciência, de liderança visionária e de incansável perseverança a dar fruto (Huntley, 2023).

O sucesso é possível. Porém, é necessária investigação sólida e inovadora e, acima de tudo, boa governação, para apoiar qualquer esforço de conservação e inverter os impactos negativos dos processos de erosão da biodiversidade em África. As tendências continentais – de desmatamento de florestas e matas para agricultura, madeira, lenha, carvão vegetal e curiosidades; da sobrepopulação da pecuária doméstica e da degradação da capacidade produtiva dos prados; do comércio de carne de animais selvagens que está a criar “florestas vazias”; de plantas invasoras que infestam florestas e terras agrícolas; e do problema global das alterações climáticas

– exigem uma resposta convincente por parte dos profissionais da conservação baseada na ciência e não na paixão.

A diversidade e riqueza dos recursos naturais vivos e biomas de Angola têm pouco paralelo em África. O que falta ao país é um corpo forte de ecologistas activos – jovens profissionais dedicados a trabalhar no campo e não num escritório –, a recorrerem à vasta literatura sobre ecossistemas africanos de forma a estimular e guiar a sua curiosidade e energia. Este livro pretende, assim, ser uma humilde tentativa de apoiar o processo de formação ecológica e de implementação de esforços eficazes de conservação em Angola.

Referências: Capítulo 5.1: Elementos-chave da ecologia terrestre angolana

- Barbosa, L. A. G. (1970). *Carta Fitogeográfica de Angola*. Instituto de Investigação Científica de Angola, Luanda.
- Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.) (2019). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature. 549 pp.
- Huntley, B. J. (2023). *Strategic Opportunism: What Works in Africa. Twelve Fundamentals for Conservation Success*. SpringerBriefs in Environmental Science. Springer Nature, Switzerland.
- Vaz Pinto, P. (2019). The Giant sable Antelope: Angola's National Icon. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., et al. (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 471-494.

ANEXO

NOMES DAS ESPÉCIES DE VERTEBRADOS MENCIONADAS NESTE LIVRO

Os arranjos taxonómicos de ordens, famílias e géneros seguem Marques *et al.* (2018) para anfíbios e répteis, Mills & Melo (2013) para aves, e Beja *et al.* (2019) para mamíferos. Os nomes em inglês seguem estes investigadores, e os nomes em português e vernacular seguem Beja *et al.* (2019) para mamíferos, Batista *et al.* (2019) para anfíbios, Branch *et al.* (2019) para répteis, e Mills & Melo (2013) para aves. O bioma em que uma espécie é mais comumente (ou historicamente) registada, mas não necessariamente encontrada de forma exclusiva, é indicado por abreviaturas: AM (florestas afromontanas e prados), AS (savanas áridas), EZ (Zona de Escarpa), GC (florestas guinéu-congolianas), MM (mangais ou marinhos), MS (savanas mési-cas), ND (deserto do Namibe). As espécies que ocorrem em mais do que um bioma são indicadas por NS (distribuição inespecífica). Quando uma espécie de mamífero ocorre em dois biomas, são ambos indicados. Os detalhes da distribuição e ecologia da maior parte das espécies angolanas de anfíbios e répteis ainda estão pouco documentados, como tal, a atribuição de espécies a biomas específicos é provisória.

Referências:

- Baptista, N., Conradie, W., Vaz Pinto, P., *et al.* (2019). The amphibians of Angola: early studies and the current state of knowledge. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., Ferrand, N. (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 243-282.
- Beja, P., Vaz Pinto, P., Verissimo, L., *et al.* (2019). The Mammals of Angola. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., *et al.* (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & Conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 357-444.
- Branch, W. R., Vaz Pinto, P., Baptista, N., *et al.* (2019). The reptiles of Angola: history, diversity, endemism and hotspots. In: Huntley, B. J., Russo, V., Lages, F., Ferrand, N. (Eds.). *Biodiversity of Angola. Science & conservation: A Modern Synthesis*. Springer Nature, pp. 283-334.
- Marques, M. P., Ceriaco, L. M. P., Blackburn, D. C., *et al.* (2018). *Diversity and Distribution of the Amphibians and Reptiles of Angola*. California Academy of Sciences. San Francisco. 501 pp.
- Mills, M. S. L., & Melo, M. (2013). *The Checklist of the Birds of Angola*. Associação Angolana para Aves e Natureza (AvesAngola), Luanda. 75 pp.

Bioma	Nome científico	Nome inglês	Nome português ou vernacular
AMPHIBIA			
GC	<i>Xenopus epitropicalis</i>	Congolese Clawed Frog	Rã-de-unhas-congolesa
MS	<i>Xenopus petersii</i>	Peter's Clawed Frog	Rã-de-unhas-de-peter
AS	<i>Poyntonophrynus dombensis</i>	Dombe Toad	Sapo-pigmeu-do-dombe
AS	<i>Poyntonophrynus grandisonae</i>	Grandison's Pygmy Toad	Sapo-pigmeu-de-grandison
MS	<i>Sclerophrys pusilla</i>	Merten's Striped Toad	Sapo-de-costas-planas-do-sul
AS	<i>Phrynomantis annectens</i>	Marbled Rubber Frog	Rã-de-borracha-marmoreada
MS	<i>Phrynomantis bifasciatus</i>	Banded Rubber Frog	Rã-de-borracha-de-duas-riscas
MS	<i>Hemisus guineensis</i>	Guinea Snouted Burrower	Rã-escavadora-de-guiné
EZ	<i>Arixalus osorioi</i>	Osorio's Spiny Reed Frog	Rela-espinhosa-de-osório
MS	<i>Hyperolius angolensis</i>	Angolan Reed Frog	Rela-de-angola
MS	<i>Hyperolius benguellensis</i>	Benguela Long Reed Frog	Rela-comprida-de-benguela
AM	<i>Hyperolius chelaensis</i>	Chela Mountain Reed Frog	Rela-da-chela
GC	<i>Hyperolius ocellatus</i>	Large-spotted Reed Frog	Rela-pintalgada
GC	<i>Hyperolius platyceps</i>	Benito River Reed Frog	Rela-do-rio-luinha
GC	<i>Hyperolius vilhenai</i>	Vilhena's Reed Frog	Rela-de-luita
MS	<i>Kassina senegalensis</i>	Senegal Kassina	Kassina-do-senegal
GC	<i>Arthroleptis carquejai</i>	Carqueja's Squeaker	Rã-guinchadora-de-carqueja
GC	<i>Arthroleptis lameerei</i>	Lameer's Squeaker	Rã-guinchadora-de-lameer
AM	<i>Leptopelis anchietae</i>	Anchieta's Tree Frog	Rã-arborícola-de-anchieta
GC	<i>Leptopelis aubryi</i>	Gabon Forest Tree Frog	Rã-arborícola-da-floresta-do-gabão
MS	<i>Leptopelis bocagii</i>	Bocage's Burrowing Tree Frog	Rã-arborícola-escavadora-de-bocage
EZ	<i>Amnirana parkeriana</i>	Parker's White-lipped Frog	Rã-de-labios-brancos-de-parker
EZ	<i>Leptopelis jordani</i>	Congulo Forest Tree Frog	Rã-arborícola-da-floresta-do-congulo
MS	<i>Hildebrandtia ornatissima</i>	Angola Ornate Frog	Rã-enfeitada-da-angola
MS	<i>Ptychadena oxyrhynchus</i>	Sharp-nosed Grass Frog	Rã-foguete-de-focinho-bicudo
AM	<i>Ptychadena uzungwensis</i>	Udzungwa Ridged Frog	Rã-foguete-de-udzungwa
AS	<i>Pyxicephalus adspersus</i>	African Bullfrog	Mafuma
AS	<i>Tomopterna tuberculosa</i>	Rough Sand Frog	Rã-da-areia-de-pele-rugosa
REPTILIA			
MM	<i>Caretta caretta</i>	Loggerhead Sea Turtle	Tartaruga-cabeçuda
MM	<i>Chelonia mydas</i>	Green Sea Turtle	Tartaruga-verde
MM	<i>Lepidochelys olivacea</i>	Olive Ridley Sea Turtle	Tartaruga-oliva
MM	<i>Eretmochelys imbricata</i>	Hawksbill Sea Turtle	Tartaruga-de-pente
MM	<i>Dermochelys coriacea</i>	Leatherback Sea Turtle	Tartaruga-de-couro
MS	<i>Pelusios nanus</i>	African Dwarf Mud Turtle	Tartaruga-de-plastrão-articulado-anã

Bioma	Nome científico	Nome inglês	Nome português ou vernacular
GC	<i>Kinixys erosa</i>	Forest Hinged-Back Tortoise	Cágado-de-carapaça-articulada-da-floresta
AS	<i>Stigmochelys pardalis</i>	Leopard Tortoise	Cágado-leopardo
NS	<i>Crocodylus niloticus</i>	Nile Crocodile	Crocodilo-do-nilo
GC/MM	<i>Mecistops cataphractus</i>	West African Slender-Snouted Crocodile	Crocodilo-de-focinho-fino
GC/MM	<i>Osteolaemus tetraspis</i>	African Dwarf Crocodile	Crocodilo-anão-africano
AS	<i>Afrogecko ansorgii</i>	Ansorge's Leaf-toed Gecko	Osga-de-dedos-de-folha-de-ansorge
AM	<i>Hemidactylus benguelensis</i>	Benguela Gecko	Osga-das-casas-de-benguela
EZ	<i>Hemidactylus longicephalus</i>	Long-Headed Tropical Gecko	Osga-das-casas-de-cabeça-comprida
MS	<i>Hemidactylus nzingae</i>	Queen Nzinga's Gecko	Osga-da-rainha-nzinga
ND	<i>Kolekanos plumicaudus</i>	Feathered-Tailed Gecko	Osga-de-cauda-de-pluma
AS	<i>Pachydactylus angolensis</i>	Angola Banded Thick-Toed Gecko	Osga-de-dedos-grossos-de-angola
ND	<i>Pachydactylus rangei</i>	Namib Web-Footed Gecko	Osga-de-dedos-grossos-com-membranas-nos-dedos
ND	<i>Rhoptropus afer</i>	Common Namib Day Gecko	Osga-diurna-do-namibe-comum
ND	<i>Rhoptropus boultoni</i>	Boulton's Namib Day Gecko	Osga-diurna-do-namibe-de-boulton
AM	<i>Rhoptropus montanus</i>	Namib Mountain Day Gecko	Osga-diurna-do-namibe-montana
AM	<i>Ichnotropis bivittata</i>	Angolan Rough-scaled Lizard	Lagarto-de-escamas-aspersas-de-angola
AM	<i>Ichnotropis microlepidota</i>	Marx's Rough-scaled Lizard	Lagarto-de-escamas-ásperas-pequeno
ND	<i>Meroles anchietae</i>	Anchieta's Dune Lizard	Lagarto-do-deserto-de-focinho-de-pá
ND	<i>Pedioplanis huntleyi</i>	Huntley's Sand Lizard	Lagartixa-da-areia-de-huntley
AM	<i>Cordylus angolensis</i>	Angolan Girdled Lizard	Lagarto-espinhoso-de-angola
ND	<i>Cordylus namakuiyus</i>	Kaokoveld Girdled Lizard	Lagarto-espinhoso-do-kaokoveld
ND	<i>Gerrhosaurus skoogi</i>	Desert Plated Lizard	Lagarto-de-placas-do-deserto
GC	<i>Feylinia currori</i>	Western Forest Feylinia	Lagartixa-do-subsolo-gigante-de-curror
MS	<i>Lubuya ivensii</i>	Iven's Skink	Lagartixa-de-água-de-iven
AS	<i>Mochlus sundavalii</i>	Sundeval's Writhing Skink	Lagartixa-contorcionista-de-sundeval
MS	<i>Trachylepis bayoni</i>	Bayão's Skink	Lagartixa-de-bayão
ND	<i>Trachylepis punctulata</i>	Speckled Sand Skink	Lagartixa-pintalgada
ND	<i>Typhlacontias punctatissimus</i>	Dotted Blind Dart Skink	Lagartixa-fossorial-ocidental-sarapintada
AM	<i>Chamaeleo anchietae</i>	Anchieta's Chameleon	Camaleão-de-angola

Bioma	Nome científico	Nome inglês	Nome português ou vernacular
ND	<i>Chamaeleo namaquensis</i>	Namaqua Chameleon	Camaleão-de-namaqua
GC	<i>Trioceros oweni</i>	Owen's Chameleon	Camaleão-de-três-cornos-de-owen
MS	<i>Acanthocercus cyanocephalus</i>	Angola Tree Agama	Agama-das-árvores-de-angola
ND	<i>Agama planiceps</i>	Namib Rock Agama	Agama-das-pedras-do-namibe
ND	<i>Python anchietae</i>	Anchieta's Dwarf Python	Pitão-anã-do-namibe
GC	<i>Atheris squamigera</i>	Variable Bush Viper	Víbora-das-árvores-variável
AS	<i>Bitis caudalis</i>	Horned Adder	Víbora-cornuda
GC/EZ	<i>Bitis gabonica</i>	Gabon Adder	Víbora-do-gabão
AM	<i>Bitis heraldica</i>	Angolan Adder	Víbora-de-angola
ND	<i>Bitis peringueyi</i>	Peringuey's Adder	Víbora-de-peringuey
GC	<i>Causus lichtensteinii</i>	Forest Night Adder	Víbora-nocturna-de-lichtenstein
AM	<i>Psammophis ansorgii</i>	Link-Marked Sand Racer	Cobra-da-areia-de-ansorge
ND	<i>Psammophis trigrammus</i>	Western Sand Snake	Cobra-da-areia-ocidental
GC	<i>Dendroaspis jamesoni</i>	Jameson's Mamba	Mamba-de-jameson
MS	<i>Naja anchietae</i>	Anchieta's Cobra	Cobra-de-anchieta
GC	<i>Naja annulata</i>	Ringed Water Cobra	Cobra-de-água-de-bandas
AS	<i>Naja nigricincta</i>	Western Banded Spitting-Cobra	Cobra-cuspideira-de-bandas
MS	<i>Dispholidus typus punctatus</i>	Spotted Boomslang	Cobra-de-papo-às-pintas
GC	<i>Hapsidophrys smaragdinus</i>	Emerald Snake	Cobra-esmeralda
GC	<i>Thrasops flavigularis</i>	Yellow-Throated Bold-Eyed Tree Snake	Cobra-arborícola-de-garganta-amarela
GC	<i>Thelotornis kirtlandii</i>	Forest Twig Snake	Cobra-dos-ramos-da-floresta
AVES			
AS	<i>Struthio camelus</i>	Ostrich	Avestruz
GC	<i>Agelastes niger</i>	Black Guineafowl	Pintada-preta
AM	<i>Scleroptila finschi</i>	Finsch's Francolin	Francolim-de-finsch
EZ	<i>Pternistis griseostriatus</i>	Grey-striped Francolin	Francolim-de-estrias-cinzentas
AM	<i>Pternistis swierstrai</i>	Swierstra's Francolin	Francolim-da-montanha
AS	<i>Sagittarius serpentarius</i>	Secretary Bird	Secretário
MM	<i>Gypohierax angolensis</i>	Palm-nut Vulture	Abutres-das-palmeiras
ND	<i>Torgos tracheliotus</i>	Lappet-faced Vulture	Abutre-real
ND	<i>Neotis ludwigii</i>	Ludwig's Bustard	Abetarda-de-ludwig
ND	<i>Eupodotis rueppellii</i>	Ruppell's Korhaan	Abetarda-de-ruppell
ND	<i>Cursorius rufus</i>	Burchell's Courser	Corredor-de-burchell
GC	<i>Columba unicincta</i>	Afep Pigeon	Pombo-pálido
GC	<i>Psittacus erithacus</i>	Grey Parrot	Papagaio-cinzentos
GC	<i>Poicephalus gulielmi</i>	Red-fronted Parrot	Papagaio-de-coroa-vermelha
GC	<i>Corythaeola cristata</i>	Great Blue Turaco	Turaco-gigante
GC	<i>Turaco persa</i>	Guinea Turaco	Turaco-da-guiné

Bioma	Nome científico	Nome inglês	Nome português ou vernacular
EZ	<i>Tauraco erythrophus</i>	Red-crested Turaco	Turaco-de-angola
EZ	<i>Centropus anelli</i>	Gabon Coucal	Cucal-do-gabão
AM	<i>Caprimulgus ruwenzorii</i>	Ruwenzori Nightjar	Noitibó-da-montanha
AM	<i>Apus sladeniae</i>	Fernando Po Swift	Andorinhão-de-bioko
MM	<i>Ispidina picta</i>	African Pygmy Kingfisher	Pica-peixe-pigmeu
GC	<i>Merops gularis</i>	Black Bee-eater	Abelharuco-preto
EZ	<i>Colius castanotus</i>	Red-backed Mousebird	Rabo-de-junco-de-angola
GC	<i>Tockus fasciatus</i>	African Pied Hornbill	Calau-pretibranco
MS	<i>Tockus pallidirostris</i>	Pale-billed Hornbill	Calau-de-bico-marfim
AS	<i>Tockus monteiri</i>	Monteiro's Hornbill	Calau-de-monteiro
GC	<i>Bycanistes subcylindricus</i>	Black-and-white-casqued Hornbill	Calau-de-casquete-preto-e-branco
GC	<i>Bycanistes fistulator</i>	Piping Hornbill	Calau-galhofeiro
EZ/AM	<i>Gymnobucco calvus</i>	Naked-faced Barbet	Barbaças-careca
EZ	<i>Stactolaema anchietae</i>	Anchieta's Barbet	Barbaças-de-anchieta
GC	<i>Pogoniulus atroflavus</i>	Red-rumped Tinkerbird	Barbabadinho-d'uropígio-vermelho
MS	<i>Tricholaema frontata</i>	Miombo Barbet	Barbaças-do-miombo
EZ	<i>Lybius leucocephalus</i>	White-headed Barbet	Barbaças-de-cabeça-branca
GC	<i>Dendropicos xantholophus</i>	Yellow-crested Woodpecker	Pica-pau-de-testa-dourada
AM	<i>Batis margaritae</i>	Margaret's Batis	Batis-da-margarida
MS	<i>Batis erlangeri</i>	Western Black-headed Batis	Batis-de-erlanger
AS	<i>Lanioturdus torquatus</i>	White-tailed Shrike	Picanço-palrador
EZ	<i>Batis minulla</i>	Angola Batis	Batis-de-angola
EZ	<i>Platysteira albibrons</i>	White-fronted Wattle-eye	Olho-de-carúncula-de-angola
EZ	<i>Prionops gabela</i>	Gabela Helmet-shrike	Atacador-preto-da-gabela
MM	<i>Lanius bicolor</i>	Swamp Boubou	Picanço-dos-pântanos
EZ	<i>Malaconotus monteiri</i>	Monteiro's Bushshrike	Picanço-de-monteiro
GC	<i>Chlorophoneus bocagei</i> (647)	Grey-green Bushshrike	Picanço-de-bocage
AM	<i>Telophorus viridis</i>	Perrin's Bushshrike	Picanço-de-perrin
EZ	<i>Laniarius brauni</i>	Braun's Bushshrike	Picanço-de-braun
EZ	<i>Laniarius amboimensis</i>	Gabela Bushshrike	Picanço-do-amboim
MS	<i>Lanius souzae</i>	Souza's Shrike	Picanço-de-souza
MS	<i>Parus griseiventris</i>	Miombo Tit	Chapim-do-miombo
EZ	<i>Nicator vireo</i>	Yellow-throated Nicator	Tuta-picanço-de-garganta-amarela
AM	<i>Mirafra angolensis</i>	Angola Lark	Cotovia-de-angola
AS	<i>Certhilauda benguelensis</i>	Benguela Long-billed Lark	Cotovia-de-bico-comprido-do-namibe
ND	<i>Ammomanopsis grayi</i>	Gray's Lark	Cotovia-da-namíbia

Bioma	Nome científico	Nome inglês	Nome português ou vernacular
GC	<i>Phyllastrephus albigularis</i>	Angola White-throated Greenbul	Tuta-de-garganta-branca
AM	<i>Neolestes torquatus</i>	Black-collared Bulbul	Bulbul-picanço
EZ	<i>Chlorocichla falkenstein</i>	Yellow-necked Greenbul	Tuta-de-falkenstein
GC	<i>Phyllastrephus scandens</i>	Red-tailed Loveleaf	Tuta-das-folhas
EZ	<i>Phyllastrephus fulviventris</i>	Pale-olive Greenbul	Tuta-de-angola
AM	<i>Phedina brazzae</i>	Brazza's Martin	Andorinha-das-barreiras-de-brazza
AM	<i>Hirundo nigrorufa</i>	Black-and-rufous Swallow	Andorinha-preta-e-ruiva
AS	<i>Achaetops pycnopygius</i>	Rockrunner	Salta-pedras
EZ	<i>Macrosphenus pulitzeri</i>	Pulitzer's Longbill	Bico-longo-de-angola
MS	<i>Sylvietta ruficapilla</i>	Red-capped Crombec	Rabicurta-de-barrete-vermelho
AM	<i>Phylloscopus laurae</i>	Laura's Woodland Warbler	Felosa-de-laura
AM	<i>Bradyterus lopesi</i>	Evergreen Forest Warbler	Felosa-de-lopes
EZ	<i>Cisticola bulliens</i>	Bubbling Cisticola	Fuinha-fervilhante
MS	<i>Cisticola brachypterus</i>	Short-winged Cisticola	Fuinha-d'asa-curta
GC	<i>Prinia bairdii</i>	Banded Prinia	Prínia-riscada
AM	<i>Cisticola lepe</i>	Huambo Cisticola	Fuinha-de-angola
EZ	<i>Camaroptera harterti</i>	Hartert's Camaroptera	Camaroptera-de-angola
MS	<i>Calamonastes undosus</i>	Miombo Wren Warbler	Felosa-carriça-do-miombo
AM	<i>Eremomela salvadorii</i>	Salvadori's Eremomela	Eremomela-de-salvadori
MS	<i>Eremomela atricollis</i>	Black-necked Eremomela	Eremomela-de-colar
AM	<i>Sylvia abyssinica</i>	African Hill Babbler	Felosa-das-montanhas
MS	<i>Hylia flavigaster</i>	Yellow-bellied Hylia	Hiliota-de-papo-amarelo
MS	<i>Lamprolornis acuticaudus</i>	Sharp-tailed Starling	Estorninho-de-cauda-acuminada
GC	<i>Onychognathus fulgidus</i>	Forest Chestnut-winged Starling	Estorninho-de-asa-canela
MS	<i>Neocichla gutturalis</i>	White-winged Babbling Starling	Estorninho-de-asa-branca
AS	<i>Lamprolornis benguelensis</i>	Benguela Long-tailed Starling	Estorninho-rabilongo
AM	<i>Geokichla gurneyi</i>	Orange Ground Thrush	Tordo-da-terra-laranja
EZ	<i>Sheppardia bocagei</i>	Bocage's Akalat	Pisco-de-bocage
EZ	<i>Sheppardia gabela</i>	Gabela Akalat	Pisco-da-gabela
EZ	<i>Cossypha heinrichi</i>	White-capped Robin-chat	Cossifa-de-cabeça-branca
EZ	<i>Xenopsychus ansorgei</i>	Angola Cave Chat	Chasco-das-furnas
ND	<i>Namibornis herero</i>	Herero Chat	Chasco-de-herero
AS	<i>Cichladusa rufo-cauda</i>	Rufous-tailed Palm Thrush	Tordo-das-palmeiras-de-cauda-vermelha
EZ	<i>Erythropgia leucosticta</i>	Forest Scrub Robin	Rouxinol-do-mato-de-sobrancelha
MS	<i>Erythropgia barbata</i>	Miombo Scrub Robin	Rouxinol-do-mato-do-miombo
ND	<i>Emarginata tractrac</i>	Tractrac Chat	Chasco-pálido
MS	<i>Myrmecocichla tholloni</i>	Congo Moor Chat	Chasco-formigueiro-do-congo

Bioma	Nome científico	Nome inglês	Nome português ou vernacular
AM	<i>Dioptrornis brunneus</i>	Angola Slaty Flycatcher	Papa-moscas-de-angola
GC	<i>Muscicapa comitata</i>	Dusky-blue Flycatcher	Papa-moscas-ardósia
MS	<i>Anthreptes anchietae</i>	Anchieta's Sunbird	Beija-flor-de-anchieta
MM	<i>Anthreptes gabonicus</i>	Mangrove Sunbird	Beija-flor-dos-mangais
AM	<i>Nectarinia bocagii</i>	Bocage's Sunbird	Beija-flor-de-bocage
GC	<i>Cyanomitra bannermani</i>	Bannerman's Sunbird	Beija-flor-de-bannerman
AM	<i>Cinnyris ludovicensis</i>	Ludwig's Double-collared Sunbird	Beija-flor-das-montanhas
AM	<i>Cinnyris oustaleti</i>	Oustalet's Sunbird	Beija-flor-de-oustalet
AM	<i>Nectarinia kilimensis</i>	Bronzy Sunbird	Beija-flor-bronzado
MS	<i>Plocepasser rufoscapulatus</i>	Chestnut-backed Sparrow-weaver	Tecelão-pardal-de-dorso-arruivado
AM	<i>Ploceus nigrimentus</i>	Black-chinned Weaver	Tecelão-de-mento-preto
MM	<i>Ploceus superpersonatus</i>	Loango Weaver	Tecelão-do-loango
MS	<i>Ploceus temporalis</i>	Bocage's Weaver	Tecelão-de-bocage
MS	<i>Ploceus angolensis</i>	Bar-winged Weaver	Tecelão-de-asas-riscadas
EZ	<i>Euplectes aureus</i>	Golden-backed Bishop	Cardeal-tecelão-de-angola
EZ	<i>Cryptospiza reichenovii</i>	Red-faced Crimsonwing	Asa-vermelha-de-mascarilha
AM	<i>Euschistospiza cinereovinacea</i>	Dusky Twinspot	Pintadinho-cinza
EZ	<i>Lagonosticta landanae</i>	Landana Firefinch	Peito-de-fogo-de-landana
AM	<i>Coccyzygia bocagei</i>	Angola Sweet Waxbill	Bico-de-lacre-de-angola
AS	<i>Estrilda thomensis</i>	Cinderella Waxbill	Cinzentinh-de-angola
AM	<i>Macronyx fülleborni</i>	Fülleborn's Longclaw	Sentinela-de-fülleborn
AM	<i>Crithagra capistrata</i>	Black-faced Canary	Canário-de-faces-pretas
AM	<i>Crithagra burtoni</i>	Thick-billed Seedeater	Canário-cinza-das-montanhas
MAMMALIA			
MS	<i>Canis adustus</i>	Side-striped Jackal	Chacal-de-flancos-raiados
AS	<i>Canis mesomelas</i>	Black-backed Jackal	Chacal-de-manto-negro
MS/AS	<i>Lycaon pictus</i>	African Hunting Dog	Mabeco
AS/ND	<i>Otocyon megalotis</i>	Bat-eared Fox	Raposa-orelhuda
AS	<i>Vulpes chama</i>	Cape Fox	Raposa-das-areias
AS	<i>Acinonyx jubatus</i>	Cheetah	Chita
GC	<i>Caracal aurata</i>	African Golden Cat	Gato-dourado
MS/AS	<i>Caracal caracal</i>	Caracal	Caracal
AS/MS	<i>Panthera leo</i>	Lion	Leão
AS/MS	<i>Panthera pardus</i>	Leopard	Leopardo
GC/EZ	<i>Crossarchus ansorgei</i>	Ansorge's Cusimanse	Manguço-de-ansorge
ND	<i>Suricata suricatta</i>	Meercat	Suricata
AS/MS	<i>Crocuta crocuta</i>	Spotted Hyena	Hiena-malhada

Bioma	Nome científico	Nome inglês	Nome português ou vernacular
ND/AS	<i>Parahyaena brunnea</i>	Brown Hyaena	Hiena-castanha
AS/ND	<i>Proteles cristata</i>	Aardwolf	Protelo
GC/EZ	<i>Nandinia binotata</i>	African Palm Civet	Civeta-das-palmeiras
NS	<i>Civettictis civetta</i>	African Civet	Civeta-africana
MS	<i>Genetta angolensis</i>	Miombo Genet	Geneta-de-angola
AS	<i>Aepyceros m. melampus</i>	Common Impala	Impala-comum
AS	<i>Aepyceros m. petersi</i>	Black-faced Impala	Impala-de-face-negra
AS	<i>Alcelaphus buselaphus</i>	Red Hartebeest	Vaca-do-mato
MS	<i>Alcelaphus b. lichtensteini</i>	Lichtenstein's Hartebeest	Tchicolocossi
AS/ND	<i>Antidorcas marsupialis</i>	Springbok	Cabra-de-leque
GC	<i>Cephalophus dorsalsi</i>	Bay Duiker	Cabra-do-mato-de-banda-dorsal-negra
GC	<i>Cephalophus leucogaster</i>	White-bellied Duiker	Cabra-do-mato-de-barriga-branca
GC	<i>Cephalophus nigrifrons</i>	Black-fronted Duiker	Cabra-do-mato-de-fronte-negra
MS	<i>Cephalophus silvicultor</i>	Yellow-backed Duiker	Cabra-do-mato-de-garupa-amarela
MS/AS	<i>Connochaetes taurinus</i>	Common Wildebeest	Boi-cavalo
MS/AS	<i>Damaliscus lunatus</i>	Tsessebe	Cacu
MS/AS	<i>Hippotragus equinus</i>	Roan Antelope	Palanca-ruana
MS	<i>Hippotragus niger</i>	Sable Antelope	Palanca-negra
MS	<i>Hippotragus n. variani</i>	Giant Sable Antelope	Palanca-negra-gigante
MS/AS	<i>Kobus e. ellipsiprymnus</i>	Common Waterbuck	Cobo-de-crescente
MS	<i>Kobus e. defassa</i>	Defassa Waterbuck	Quissema
MS	<i>Kobus leche</i>	Southern Lechwe	Songue
MS	<i>Kobus vardonii</i>	Puku	Puco
AS/ND	<i>Madoqua kirkii</i>	Kirk's Dik-dik	Caxine
AS	<i>Oreotragus oreotragus</i>	Klipspringer	Cabra-das-pedras
AS/ND	<i>Oryx gazella</i>	Gemsbok	Órix
MS	<i>Ourebia ouribi</i>	Oribi	Oribi
AS/GC	<i>Philantomba monticola</i>	Blue Duiker	Seixa
AS	<i>Raphicerus campestris</i>	Steenbok	Punja
MS	<i>Redunca arundinum</i>	Southern Reedbuck	Nunce
MS	<i>Sylvicapra grimmia</i>	Common Duiker	Bambi
AS	<i>Syncerus c. caffer</i>	Cape Buffalo	Búfalo-cafre
NS	<i>Syncerus c. nanus</i>	Forest Buffalo	Pacaça
AS/MS	<i>Tragelaphus oryx</i>	Common Eland	Gunga
NS	<i>Tragelaphus scriptus</i>	Bushbuck	Golungo
GC/MS	<i>Tragelaphus spekei</i>	Sitatunga	Sitatunga
AS	<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	Greater Kudu	Olongo

Bioma	Nome científico	Nome inglês	Nome português ou vernacular
AS	<i>Giraffa camelopardalis</i>	Giraffe	Girafa
NS	<i>Hippopotamus amphibius</i>	Hippopotamus	Hipopótamo
AS	<i>Phacochoerus africanus</i>	Common Warthog	Facochoero
MS	<i>Phacochoerus larvatus</i>	Bushpig	Porco-do-mato
GC	<i>Phacochoerus porcus</i>	Red River Hog	Porco-vermelho
GC	<i>Hyemoschus aquaticus</i>	Water Chevrotain	Cabrito-do-rio
AS	<i>Equus q. quagga</i>	Plains Zebra	Zebra-de-planície
AS/ND	<i>Equus zebra hartmannae</i>	Hartmann's Mountain Zebra	Zebra-de-montanha-de-hartmann
AS	<i>Diceros bicornis</i>	Black Rhino	Rinoceronte-negro
GC	<i>Phataginus tricuspis</i>	White-bellied (Tree) Pangolin	Pangolim-de-barriga-branca
GC	<i>Cercopithecus ascanius</i>	Red-tailed Monkey	Cercopiteco-de-cauda-vermelha
GC	<i>Cercopitecus cephus</i>	Moustached Monkey	Cercopiteco-de-bigode
GC/EZ	<i>Cercopithecus mitis</i>	Blue Monkey	Cercopiteco-azul
GC	<i>Cercopithecus pogonias nigripes</i>	Black-footed Crowned Monkey	Cercopiteco-coroado-de-pés-pretos
GC	<i>Cercopithecus neglectus</i>	De Brazza's Monkey	Cercopiteco-de-brazza
GC	<i>Cercopithecus nictitans</i>	Putty-nosed Monkey	Cercopiteco-de-nariz-branco
NS	<i>Chlorocebus cynosuros</i>	Malbrouck Monkey	Macaco-de-cara-preta
GC	<i>Colobus angolensis</i>	Angola Colobus	Colobo-de-angola
GC	<i>Lophocebus aterrimus</i>	Black-crested Mangabey	Cercocebo-negro
GC	<i>Miopithecus ogouensis</i>	Northern Talapoin	Talapoim-do-norte
GC/EZ	<i>Miopithecus talapoin</i>	Southern Talapoin	Talapoim-de-angola
GC	<i>Galagoides demidoff</i>	Demidoff's Dwarf Galago	Gálago-de-demidoff
EZ	<i>Galagoides kumbirensis</i>	Angolan Dwarf Galago	Gálago-da-kumbira
GC	<i>Galagoides thomasi</i>	Thomas's Dwarf Galago	Gálago-de-thomas
MS	<i>Otolemur crassicaudatus</i>	Greater Galago	Gálago-de-monteiro
GC	<i>Gorilla g. gorilla</i>	Western Lowland Gorilla	Gorila-ocidental
GC	<i>Pan t. troglodytes</i>	Central Chimpanzee	Chimpanzé-central
GC	<i>Arctocebus aureus</i>	Golden Potto	Poto-dourado
GC	<i>Perodictus edwardsi</i>	Milne-Edwards's Potto	Poto-de-edwards
NS	<i>Loxodonta africana</i>	Savanna Elephant	Elefante-de-savana
GC	<i>Loxodonta cyclotis</i>	Forest Elephant	Elefante-de-floresta
GC	<i>Anomalurus beecrofti</i>	Beecroft's Scaly-tailed Squirrel	Rato-voador-de-beecroft
NS	<i>Hystrix africaeaustralis</i>	Cape Porcupine	Porco-espinho-austral
MM	<i>Trichechus senegalensis</i>	Manatee	Manatim

GLOSSÁRIO DE TERMOS ECOLÓGICOS

Abiótico – Parte não viva de um ecossistema que molda o seu ambiente. Num ecossistema terrestre, os exemplos podem incluir temperatura, luz e água. (Cf. biótico).

Abundância – Número de indivíduos numa dada população. (Cf. densidade populacional).

Acacia – Termo colectivo para membros de árvores e arbustos do género *Acacia*, agora substituído por *Senegalia* e *Vachellia* em espécies africanas. No entanto, neste livro, segue-se o uso original de *Acacia*.

Aerênquima – Tecido especializado nas raízes dos mangais, facultando canais para a transferência de oxigénio para as raízes mais profundas que se encontram em solo anóxico, alagado. (Cf. mangais, pneumatóforos, lentículas).

Fromontano – Ecossistemas montanhosos de África, atingindo geralmente altitudes na ordem dos 1600 m acima do nível do mar, compreendendo florestas fechadas e prados abertos; refere-se igualmente ao centro regional de tipo “arquipélago” de endemismo florístico.

Água capilar – Água retida no perfil do solo por capilaridade após o excesso de água ter drenado, altura em que se diz que o solo está na sua capacidade de campo. (Cf. capilaridade).

Albedo – Proporção de luz solar reflectida novamente para a atmosfera por diferentes superfícies terrestres.

Alelopatia – Fenómeno biológico comum em que um organismo produz bioquímicos que influenciam o crescimento, sobrevivência, desenvolvimento e reprodução de outros organismos. Estes bioquímicos são conhecidos como aleloquímicos e produzem efeitos benéficos ou adversos nos organismos-alvo.

Alopátrica – Subpopulações que ocorrem em locais geograficamente separados. (Cf. simpátrica).

Altricial – Espécies com uma estratégia de desenvolvimento, em que os descendentes nascem ou eclodem de forma desamparada. (Cf. precoce).

Aluvião – Solos depositados pela água, como acontece ao longo das planícies aluviais dos rios. (Cf. iluviação, coluvial).

Amostragem em quadrícula – Área de amostragem, geralmente em quadrícula, usada em levantamentos de vegetação, utilizada muitas vezes na comparação da composição florística de comunidades de plantas. (Cf. transecto).

Andropogoneae – Vasta tribo de gramíneas, típica de savanas mésicas. Todas as espécies na tribo utilizam fixação de carbono C_4 , o que as torna competitivas sob condições de temperatura e luminosidade elevadas. (Cf. Chloridoideae).

Anharas de ongote – Planícies abertas de vegetação gramínea dos planaltos angolanos, muitas vezes com numerosas espécies de geoxilas (Cf. geoxilas).

Aniões – Iões com carga negativa que incluem cloreto Cl^- , nitrato NO_3^- , fosfato PO_4^- , carbonato CO_3^- e sulfato SO_4^- . (Cf. iões).

Anticiclone – Sistema de vento de grande dimensão que gira no sentido dos ponteiros do relógio, em torno de um centro de alta pressão atmosférica, no hemisfério norte, e precisamente no sentido contrário no hemisfério sul. O seu fluxo é o oposto ao de um ciclone. (Cf. anticiclone do Atlântico sul).

Anticiclone do Atlântico Sul – Célula subtropical semipermanente de alta pressão atmosférica que se encontra sobre o Atlântico Sul (ao largo de Angola e da Namíbia). O anticiclone do Atlântico Sul origina ventos de sudoeste que trazem as águas frias da Antárctica para a costa sudoeste africana, causando a ressurgência de águas antárticas profundas, frias e ricas em nutrientes. (Cf. corrente de Benguela).

Antocianina – Pigmentos de tonalidade azul, vermelha e roxa presentes nas folhas novas de inúmeras árvores e arbustos do miombo, predominando inicialmente sobre a clorofila, podendo protegê-las dos herbívoros.

Aproximação sucessiva – Processo iterativo de observação, testagem e eliminação de interpretações incorrectas de padrões e fenómenos naturais, levando a conclusões fiáveis.

Área de distribuição – Área ocupada sazonal e permanentemente por uma determinada população de animais. (Cf. território).

Areias do Calaári – Extensos depósitos de areia da bacia do Calaári – considerada o maior corpo contínuo de areia do mundo. (Cf. bacia do Calaári).

Arenossolo – Solo de textura arenosa que não possui qualquer desenvolvimento significativo do perfil do solo, típico das areias Calaári das savanas mésicas.

Árido – Referindo-se a climas com baixa precipitação, é aqui usado em referência ao bioma de savana árida de África, com precipitações sazonais no Verão de 650 mm, ou menos, mas acima de 250 mm por ano. (Cf. mésica).

Artiodáctilos – Ungulados com um número par de dedos: porcos, hipopótamos, antílopes.

Árvores emergentes – As árvores mais altas das florestas húmidas que se elevam acima do perfil geral da canópia.

Autodesbaste – Quando determinadas árvores largam galhos que estão à sombra ou doentes, e que constituem um potencial sorvedouro dos seus recursos. Comum nas árvores de savanas mésicas, onde a queda de galhos mortos impede que o fogo avance para a copa das árvores.

Auto-organização – A emergência de padrão e ordem num sistema através de processos internos, e não devido a restrições ou forças externas. Os exemplos ecológicos vão desde a estrutura de grupos sociais animais até padrões espaciais associados a distribuições vegetais.

Auto-ecologia – Estudo sobre o modo como uma única espécie interage com o meio ambiente. (Cf. sinecologia).

Autotróficos – Produtores primários, recebem a sua energia directamente do Sol através da fotossíntese. (Cf. heterotróficos).

Bacia do Calaári – Igualmente referida como a Baixa do Calaári – é uma grande bacia com mais de 2,5 milhões de km², centrada em Angola e no Botsuana, e incluiu a bacia do Okavango.

Bacia endorreica – Bacia de drenagem interna de subsidência, como as de Cuvelai, Etosha e Okavango.

Bacias sedimentares – Grandes acumulações de sedimentos depositados em oceanos, lagos e depressões interiores. Estas incluem as bacias marinhas ao longo da costa angolana, e a bacia do Calaári.

Bactérias fixadoras de nitrogénio – Bactérias que formam nódulos nas células dos filamentos da raiz da sua planta hospedeira. Recebem carbono da planta em troca do nitrogénio, que fixam e disponibilizam ao hospedeiro. (Cf. micorrizas).

Balcedo – Comunidade muito densa de plantas, frequentemente impenetrável, de grandes arbustos e árvores multicaule. As trepadeiras podem ser abundantes, mas as gramíneas são escassas. Os arbustos podem ser sempre-verdes ou caducifólios, espinhosos ou não espinhosos. (Cf. floresta, savana, bosque).

Batimento do saco gular – Processo de arrefecimento em que uma ave abre a boca e “bate” os músculos do pescoço, promovendo a perda de calor (a versão das aves da respiração ofegante nos cães).

Biodiversidade – Definida pela Convenção das Nações Unidas como: “A variabilidade entre os organismos vivos e os complexos ecológicos de que fazem parte, o que inclui a diversidade dentro das espécies, entre espécies e de ecossistemas.” O termo foi alargado para incluir os processos evolutivos, ecológicos e culturais que sustentam a vida.

Biogeografia – Estudo dos padrões de distribuição de espécies vegetais e animais.

Biogeografia insular – Estudo dos factores que afectam a riqueza de espécies e diversificação de comunidades naturais isoladas.

Biologia da conservação – Estudo da biodiversidade mundial, das ameaças à sua sustentabilidade e da prevenção da extinção de espécies, ecossistemas e dos serviços que estes prestam à sociedade.

Bioma – A maior categoria de *habitats* estrutural e funcionalmente semelhantes que partilham climas, solos e factores de perturbação. Biomas como florestas húmidas equatoriais, savanas tropicais, prados temperados e desertos ocorrem em vários continentes, mas muitas vezes com composições florísticas e faunísticas muito diferentes.

Bioma de savana árida – Prados áridos/eutróficos, savanas e matas de Angola, geralmente encontrados em zonas onde a precipitação média anual varia de cerca de 250-650 mm, com mais de oito meses secos. Os Verões podem ser muito quentes; os Invernos podem ter geadas ocasionais a frequentes. A vegetação compreende muitas árvores espinhosas e arbustos, com gramíneas que têm frequentemente alto valor nutricional. Os herbívoros são impulsionadores importantes da estrutura; o fogo é um factor de perturbação pouco frequente, embora importante. (Cf. Bioma de savana mésica/distrófica).

Bioma de savana mésica – Bioma dominante de Angola, caracteriza-se pela co-dominância de árvores e gramíneas, sazonalidade climática de Verões quentes e húmidos, Invernos secos

e amenos (entre 650-1400 mm de precipitação por ano com uma estação seca de quatro a oito meses), dominância do estrato herbáceo por gramíneas C_4 , prevalência de solos inférteis e distróficos, e o papel do fogo como principal consumidor de biomassa vegetal.

Biomas de savana (árida e mésica) – Termo colectivo para os ecossistemas tropicais que compreendem uma mistura de componentes estruturais/fisionómicos, incluindo prados abertos, prados arborizados, savanas, bosques e matas. Todas as savanas tropicais se caracterizam pela dominância, no estrato herbáceo, de gramíneas fisiologicamente adaptadas a condições de calor, de sol e de seca (gramíneas C_4). Dois biomas distintos de savana (árida/eutrófica e mésica/distrófica) dominam a maior parte da África tropical, com mosaicos de transição na interface com os biomas da floresta húmida e do deserto. As savanas mistas ocorrem na interface entre savanas áridas e mésicas.

Biomassa vegetal – Quantidade de matéria orgânica acumulada num determinado momento por unidade de área.

Biota – Termo colectivo para animais, plantas e microrganismos.

Biótico – Componentes vivos de um ecossistema. (Cf. abiótico, biota).

Bornhardt – Colina em forma de cúpula que se eleva e destaca da paisagem circundante, frequentemente granítica (Cf. *inselberg*).

Cacimbo – Termo angolano que designa o nevoeiro costeiro e as nuvens baixas que resultam do afluxo de ar frio oceânico ao largo da corrente de Benguela, durante a época de Inverno (a estação de Inverno é também denominada *cacimbo*).

Cadeia alimentar – Série de elos no consumo de alimentos, começando pelos organismos produtores e terminando com predadores de topo. (Cf. consumidores, decompositores, cadeia alimentar, produtores primários).

Caducifólio – Refere-se às árvores, muitas vezes em climas sazonais como as savanas tropicais, em que as folhas caem e são substituídas todos os anos. (Cf. sempre-viva).

Caduciforme – Forma de árvores baixas, geralmente suculentas, encontradas por norma em zonas áridas.

Calcreto – Carbonato de cálcio cimentado, depositado no subsolo de muitas regiões semiáridas e áridas. (Cf. *duricrust*, *hardpan*).

CAM (metabolismo ácido das Crassuláceas) – Via fotossintética que aumenta a eficiência do uso da água, fechando os estomas durante o dia, e abrindo-os à noite. (Cf. fotossíntese).

Camada limite – Camada fina de ar calmo que influencia a rapidez com que a energia (ou gás) é trocada entre o solo, ou as superfícies foliares, e o ar circundante.

Capacidade de suporte – Refere-se à capacidade dos recursos de um *habitat* (água, comida, luz, abrigo) para sustentar uma determinada população de espécies.

Capacidade de troca catiónica (CEC) – Número total de catiões que um solo pode conter ou a sua carga negativa total. Quanto maior for a CEC, maior a carga negativa e mais catiões podem ser mantidos. A CEC é medida em miliequivalentes por 100 gramas de argila (meq/100g). (Cf. distrófica, eutrófica, mesotrófica).

Capacidade de troca iónica – Disponibilidade de locais carregados nas partículas do solo (Cf. capacidade de troca catiónica).

- Capilaridade** – Processo em que um líquido flui num espaço estreito (como entre grãos de solo, ou dentro de tecidos vegetais) sem a ajuda de, ou em oposição a, forças externas, como a gravidade. (Cf. água capilar, capacidade de campo).
- Captação do rio** – Processo geomorfológico através do qual um afluente de erosão rápida de um rio intercepta outro rio, desviando-o assim do seu próprio leito e “capturando-o”.
- Carne de caça** – Termo genérico para carne de espécies selvagens que são caçadas para consumo humano.
- Carnívoros** – Que se alimenta de carne, consumidores de outros animais, também referidos como consumidores secundários. (Cf. predador).
- Catena** – Uma série (cadeia) de solos distintos, mas em coevolução, dispostos numa encosta. Cada tipo de solo difere ligeiramente dos solos contíguos, embora ocorram no mesmo clima e possuam a mesma composição. Típico dos ecossistemas de miombo do bioma de savana mésica.
- Catiões** – Iões com carga positiva, como cálcio (Ca), magnésio (Mg), potássio (K), sódio (Na) e amónio (NH₄). (Cf. aniões).
- Cauliflora** – Flores que surgem directamente da casca de caules e troncos de árvores da floresta húmida.
- Caulim** – Tipo de argila que não encolhe, produzida pelo intemperismo químico de minerais de silicato de alumínio em climas tropicais húmidos, típico de ferralsolos. (Cf. montmorilonite/esmectite).
- Cavitação** – Bloqueio (através de bolhas de ar) dos vasos dos xilemas (tecido condutor de água) de árvores e arbustos quando a planta é submetida às temperaturas elevadas dos fogos.
- Celulase** – Qualquer uma das várias enzimas produzidas sobretudo por fungos, bactérias e protozoários que facilitam a decomposição (hidrólise) da celulose, um dos principais constituintes das gramíneas, difíceis de digerir.
- Centro regional de endemismo** – Unidade ou área biogeográfica com mais de 50% das suas espécies confinadas, e um total de mais de 1000 espécies endémicas. (Cf. endémica).
- Cerrado** – Nome colectivo das savanas mésicas da América do Sul e muito semelhantes ecológicamente e em estrutura às savanas mésicas de África. (Cf. miombo).
- Chana** – Termo usado amplamente para descrever extensas planícies de gramíneas (nas terras altas de Angola e no interior oriental) ou vales fluviais secos (no Namibe). (Cf. *mulola*).
- Chanas da borracha** – Planícies abertas nas areias profundas do Calaári, geralmente as da Lunda Norte, com gramíneas altas e geoxilas abundantes, em especial a árvore-da-borracha *Landolphia* sp. (Cf. geoxila).
- Chloridoideae** – Uma das maiores subfamílias de gramíneas. Ocorre geralmente em regiões áridas. (Cf. Andropogoneae).
- Ciência do sistema terrestre** – Refere-se à investigação à escala de todo o planeta, em que o foco está na teia de interdependências oceânicas, terrestres e atmosféricas, e nas consequências socioeconómicas.
- Ciófitas** – Espécies vegetais que gostam de sombra (intolerantes ao sol), como as do solo florestal. (Cf. heliófilo).

Círculos de fadas – Manchas arenosas circulares, despidas de vegetação, dentro de uma matriz de prados baixos das margens do deserto do Namibe.

Clima – Refere-se ao padrão médio de longo prazo do tempo atmosférico em escalas locais, regionais e globais, como o clima desértico frio de Tômbua, ou o clima tropical húmido de Buco-Zau. (Cf. meteorologia).

Cline – Mudanças no fenótipo e genótipo de uma espécie através de gradientes ambientais.

Coevolução – Processo de mudança evolutiva recíproca que ocorre entre pares de espécies, ou entre grupos de espécies, à medida que interagem entre si. A actividade de cada espécie que participa da interacção emprega sobre as demais uma pressão para a selecção.

Colóides – Agregados minerais ou orgânicos do solo com carga negativa, invisíveis ao olho humano (microscópicos). Encontram-se dispersos como partículas insolúveis suspensas por outra substância, como a argila em água lamacenta.

Competição interespecífica – Refere-se à interacção entre duas ou mais espécies para o mesmo recurso.

Complexo basal – Rochas, maioritariamente ígneas ou altamente metamorfoseadas, que subjazem a depósitos sedimentares posteriores, compreendendo muitas vezes rochas cristalinas, como granitos e gnaisses.

Compostos secundários – Compostos que servem como defesas eficazes contra a herbivoria das plantas. Compostos secundários incluem alcalóides, glicosídeos, fenólicos, proteínas incomuns e aminoácidos incomuns livres.

Comunidade – Uma comunidade biológica é um grupo em que interagem todos os organismos que vivem num determinado local. (Cf. ecossistema).

Comunidade clímax – Designa-se por comunidade clímax uma comunidade de plantas, animais e fungos que, através de um processo de sucessão ecológica no desenvolvimento de vegetação, numa determinada área e ao longo do tempo, atingiu um estado estacionário. (Cf. seral, sucessão).

Concorrência – Ocorre quando dois ou mais indivíduos utilizam um recurso comum, embora limitado.

Condições – Características físico-químicas do ambiente, como temperatura e humidade, que influenciam a vida dos organismos, mas não podem ser consumidas.

Congolesa – Refere-se à flora, fauna e ecossistemas que caracterizam a bacia do Congo, com maciços que seguem os vales dos rios e a escarpa costeira em direcção a sul, através de Angola.

Constituintes estruturais de carboidratos – Celulose, hemicelulose e lignina – os constituintes do tecido vegetal vivo necessários ao crescimento e suporte estrutural das gramíneas. (Cf. constituintes metabólicos).

Constituintes metabólicos – Proteínas e carboidratos solúveis, os constituintes do tecido vegetal que os herbívoros necessitam para o crescimento. (Cf. hidratos de carbono estruturais).

Consumidores – Os organismos que comem os produtores (plantas) são consumidores primários (herbívoros). Os consumidores secundários (carnívoros) comem os consumidores primários. O fogo também é considerado um consumidor, pois comporta-se como um

herbívoros indiscriminados, retirando material vegetal da paisagem. (Cf. produtor, carnívoros, predadores, cadeia alimentar).

Consumidores primários – Herbívoros (heterótrofos) que consomem tecido vegetal. (Cf. produtores primários, consumidores primários, consumidores secundários).

Consumidores secundários – Consumidores de consumidores primários, compreendendo carnívoros e omnívoros. (Cf. consumidores primários, produtores primários).

Convecção – Processo em que os fluidos (água ou ar) se deslocam de uma zona ou região mais fria para uma mais quente.

Corrente de Benguela – Vasta corrente oceânica que flui para norte e que forma a parte oriental do giro do oceano Atlântico Sul, a oeste da Namíbia e de Angola. As águas frescas e ricas em nutrientes da corrente de Benguela são responsáveis pela diversidade marinha das águas costeiras da Namíbia e de Angola. Os ventos frios de sudoeste, associados à corrente, contribuem para a manutenção do deserto do Namibe, trazendo igualmente nevoeiro à zona costeira. (Cf. anticiclone do Atlântico Sul).

Cratão – A extensa e estável fundação da litosfera continental, como o Cratão do Congo que sustém a maior parte de Angola, também conhecido como Escudo Angolano. (Cf. litosfera).

Dambo – Depressão pouco profunda ou linha de drenagem, dominada por gramíneas, típica das paisagens de miombo da África Central. (Cf. catena, miombo, *mulola*).

Decomposição – Quebra de tecidos vegetais e animais por processos físicos, químicos e biológicos, levando à libertação de nutrientes através da mineralização. (Cf. mineralização, imobilização).

Decompositores – Organismos (invertebrados e microrganismos, como bactérias, protozoários, fungos) que decompõem a matéria orgânica morta, produzida por níveis tróficos mais elevados. (Cf. produtores primários, consumidores primários, consumidores secundários, níveis tróficos).

Defloculação – Processo químico pelo qual partículas finas de argila (flocos) se decompõem e dispersam em suspensão num líquido.

Densidade populacional – O número de indivíduos por unidade/área. (Cf. abundância).

Dentes hipsodontes – Dentes de coroas altas, com o esmalte a estender-se além da linha da gengiva, proporcionando protecção contra o desgaste.

Depósitos de sal (*Salt-lick*) – Depósitos ricos em sal, geralmente concentrados em antigas termiteiras, usados por muitos mamíferos em ecossistemas pobres em nutrientes, como é o caso das savanas mésicas, como fonte de sais e complemento da sua dieta. (Cf. *termitarium*).

Deserto – Regiões que recebem habitualmente menos de 250 mm de chuva por ano, e onde plantas e animais apresentam, por norma, adaptações especiais ao stress hídrico e térmico.

Detarioideae – Subfamília das Fabaceae, representada em Angola por muitas das árvores dominantes do miombo (savanas mésicas/distróficas).

Determinante – Factor ou combinação de factores com efeito decisivo no resultado de uma interacção ou processo. (Cf. força motriz).

Determinística – Refere-se a um processo (geralmente em matemática, física ou química, e em modelagem ecológica) em que os resultados são rigorosamente previsíveis (não aleatórios). (Cf. estocástico).

Disjunção – Separação ou fragmentação de populações de animais e plantas, levando por vezes à especiação dentro de populações isoladas.

Diversidade alfa – Contagem de espécies (ou de um grupo taxonómico) à escala das comunidades. (Cf. diversidade beta, diversidade gama).

Diversidade beta – Descreve o ritmo a que a composição das espécies muda (variação de espécies) através de uma região, ou ao longo de um gradiente ou transecto. (Cf. diversidade alfa, diversidade gama).

Diversidade de espécies – Medida do número de espécies numa comunidade, e da abundância de cada espécie. (Cf. uniformidade de espécies, riqueza de espécies).

Diversidade gama – Número total de espécies em todas as comunidades numa área geográfica definida. (Cf. diversidade alfa, diversidade beta).

Drenagem de ar frio – Fenómeno de ar frio, denso e pesado, que se desloca ao longo de declives, acumulando-se muitas vezes em vales, podendo haver geada no Inverno. A drenagem de ar frio ocorre geralmente em noites calmas e sem nuvens, altura em que a perda de calor da superfície terrestre é rápida, causando uma inversão no fundo dos vales, acompanhada muitas vezes pelo aparecimento de névoa em terrenos baixos, ou de geada no solo. (Cf. inversão de temperatura).

Drip-tips – Extensão da ponta das folhas das árvores de florestas húmidas numa forma acuminada, facilitando o escoamento rápido da água.

Duricrust – Camada resistente em solos formada por precipitação química, como em laterites, silcretos e calcretos. (Cf. calcreto, laterite).

Ecologia – Estudo científico da distribuição e abundância de organismos, e as interações que determinam a sua distribuição e abundância.

Ecologia da paisagem – Estudo da composição, estrutura, função e uso das paisagens.

Ecorregião – Grande unidade de terra ou água que contém um conjunto distinto de espécies, *habitats* e processos, e cujos limites tentam representar a extensão original das comunidades naturais antes das grandes mudanças no uso da terra.

Ecossistema – Todos os organismos vivos de uma comunidade, juntamente com o seu ambiente não vivo (abiótico), interagindo entre si, constituem um ecossistema de fluxo. (Cf. abiótico, biótico, comunidade).

Ecótono – a área de transição entre duas comunidades distintas, como entre floresta e prado, onde ocorre uma estreita faixa de espécies distintas (espécies de borda).

Ectotérmico – Organismo em que as fontes fisiológicas internas de calor têm uma importância relativamente pequena, ou até mesmo um tanto irrelevante, no controlo da temperatura corporal, por exemplo, insectos, anfíbios, répteis, mostrando-se tolerantes a flutuações de temperatura bastante amplas. Estes organismos dependem de fontes de calor ambientais, como a luz solar ou superfícies quentes das rochas, que lhes permitem funcionar a taxas metabólicas muito reduzidas. (Cf. endotérmico).

Edáfico – Propriedades físicas ou químicas do solo, tais como drenagem, textura e estado nutricional.

Efeito Coriolis – Padrão de deflexão tomado por objectos não firmemente conectados ao solo (como o ar circulante ou as correntes oceânicas) à medida que percorrem longas distâncias ao redor da Terra. À medida que a Terra gira no seu eixo, a velocidade relativa do solo na superfície da Terra aumenta dos pólos para o equador (devido às grandes diferenças na circunferência da Terra entre latitudes baixas e altas). Este fenómeno é conhecido como efeito Coriolis. Em consequência, o ar que circula e as correntes de água são desviadas para a direita (no sentido dos ponteiros do relógio) no hemisfério norte, e para a esquerda (no sentido contrário ao dos ponteiros do relógio) no hemisfério sul.

Efeito de estufa – (Cf. gases com efeito de estufa).

Efémeros – Rios e riachos que correm apenas por curtos períodos após eventos de chuva – típicos dos rios (oásis lineares) do deserto do Namibe.

Eficiência de assimilação – Relação entre assimilação e ingestão. (Cf. eficiência de produção).

Eficiência de produção – Relação entre consumo e assimilação. (Cf. eficiência de assimilação).

El Niño – ou *El Niño-Oscilação do Sul* (ENOS) é um padrão climático com um ciclo de dois a sete anos, resultando muitas vezes em eventos climáticos extremos, como secas ou inundações. (Cf. *La Niña*).

Iluviação – Remoção de material mineral ou orgânico do solo em solução ou suspensão de parte, ou da totalidade, de um perfil de solo. (Cf. iluviação, perfil do solo).

Eluvium – Depósitos geológicos e solos derivados por intemperismo *in situ*, ou intemperismo mais transferência gravitacional. (Cf. iluviação).

Endémica – Espécie ou subespécie que ocorre apenas numa área definida e limitada, referindo-se geralmente a um único país ou bioma.

Endotérmico – Os endotérmicos utilizam calor gerado internamente para manter a temperatura corporal. A sua temperatura corporal tende a manter-se estável independentemente do ambiente, por exemplo, aves, mamíferos. (Cf. ectotérmicos).

Eólico – Transporte e deposição de areias arrastadas pelo vento, como as areias de Calaári da bacia do Calaári.

Epífilos – Jardins minúsculos de cianobactérias, algas verdes, briófitas, líquenes e fetos translúcidos que crescem nas superfícies das folhas das árvores do sub-bosque, em florestas húmidas, reduzindo a eficiência fotossintética das folhas.

Equinócio – Momento em que o centro do Sol está directamente acima do equador, como acontece nos dias 21 de Março e 22 de Setembro. (Cf. solstício).

Era Cenozóica – A mais recente das principais eras da história da Terra. Teve início há cerca de 66 milhões de anos e estende-se até ao presente. Pode resumir-se como o intervalo de tempo em que os continentes assumiram a sua configuração e posições geográficas actuais, e em que as angiospermas (plantas floríferas) e a fauna de aves e mamíferos evoluíram para as que ocorrem no presente. O Cenozóico compreende três períodos: Paleógeno, Neogéneo e Quaternário. (Cf. Paleógeno, Neogéneo, Quaternário).

Era Pré-Cambriana – A era geológica mais antiga, datando do nascimento do planeta aproximadamente 4600 Ma atrás a 541 Ma.

Erupção – Rápido crescimento populacional e subsequente queda em certas espécies de aves ou de roedores, correlacionados com os ciclos climáticos ou predadores.

Ervas marinhas – As únicas plantas floríferas que crescem sob a superfície da água em ambientes marinhos. Embora não sejam gramíneas, são assim designadas por causa das suas longas folhas verdes. Existem cerca de 60 espécies, que evoluíram a partir de plantas terrestres que recolonizaram o oceano há 70 a 100 milhões de anos. (Cf. mangais).

Escala – A escala espacial refere-se à área ou extensão física de um fenómeno, e a escala temporal à sua duração, de segundos a milhões de anos.

Escarpa – Mudança acentuada na paisagem, variando rapidamente a altitude ao longo de uma escarpa ou de uma falésia. As escarpas são formadas pela erosão regressiva da paisagem, ou por movimentos tectónicos ao longo de linhas de falha.

Especiação – Processo evolutivo em que as populações evoluem para se tornarem espécies distintas, isoladas umas das outras do ponto de vista reprodutivo.

Espécies – Mais simplesmente definidas como populações que podem reproduzir-se e produzir descendentes férteis

Espécies invasoras – Espécie não nativa (exótica) que substitui as espécies nativas e que pode dominar de forma negativa o ambiente, impedindo frequentemente o restabelecimento de espécies nativas (indígenas), em especial em locais que sofreram perturbação devido a actividades humanas, como a agricultura ou a desflorestação.

Espécies *K* seleccionadas – Organismos (por exemplo, elefantes, rinocerontes) com padrões de história de vida que incluem ter grande dimensão, taxas de crescimento lento, vida longa, reprodução em idade mais avançada e menor descendência, quando comparado com espécies *r* seleccionadas. Vivem em *habitats* sazonais ou previsíveis. (Cf. espécies *r* seleccionadas.)

Espécies pioneiras – Espécies vegetais que são as primeiras a colonizar áreas livres de vegetação por desbravamento de terras, erosão, deslizamentos de terra, degelo dos glaciares ou eventos de inundaçã. (Cf. sucessão vegetal).

Espécies *r* seleccionadas – Classificação dos padrões de história de vida em espécies, em que as espécies *r* seleccionadas são normalmente pequenas, apresentam taxas de crescimento relativamente rápidas, reproduzem-se em idade precoce, produzem grande descendência e têm um tempo de vida curto. Ocorrem geralmente em *habitats* imprevisíveis. (Cf. espécies *K* seleccionadas).

Espécies ubíquas – Espécies que ocorrem numa vasta área geográfica, frequentemente em muitos países e *habitats*. (Cf. espécies endémicas).

Espécies-chave – Espécies que influenciam a estrutura da comunidade e funcionam de forma desproporcional ao seu tamanho ou número.

Espinescência – Característica da planta que inclui espinhos, picos, acúleos e outras adaptações defensivas pontiagudas.

Espodossolos (*Podzols*) – Solos ácidos de regiões frias e húmidas, fortemente lixiviados, onde existe uma acumulação de material orgânico sem cor sobre solos arenosos escuros com baixos níveis de nutrientes.

Estabilidade – Sistema em que as variáveis que definem o estado do sistema (conhecidas como variáveis de estado: composição das espécies, abundâncias relativas, biomassa, produtividade) mudam pouco em resposta a pressões externas (por exemplo, *stress* ou perturbação), como seca, fogo, herbivoria. Em caso de perturbação, as variáveis de estado voltam rapidamente aos seus valores originais. Um sistema estável mostra, assim, pouca variabilidade ao longo do tempo nas suas variáveis de estado. A estabilidade composicional (composição e abundância das espécies) e funcional (constância da produção primária e do consumo primário) pode variar individualmente à medida que os factores de tensão e perturbação flutuam. (Cf. perturbação, resiliência, *stress*).

Estado de base – Estado de base dos solos (também referido como estado S) refere-se à relação entre os principais catiões nutrientes (Ca, Mg, K e Na) e a percentagem de argila do solo.

Estado estável alternativo – O estado de um ecossistema, mantido em equilíbrio por *feedbacks* negativos. (Cf. *feedbacks*, ponto de transição, estabilidade).

Estomas – Aberturas minúsculas na epiderme das folhas das plantas através das quais a transferência de gases como dióxido de carbono, oxigénio e vapor de água, para dentro e para fora dos tecidos vegetais, é controlada. (Cf. fotossíntese).

Estratigrafia – Estudo da sucessão de formações rochosas e a sua história evolutiva.

Estratos – Camada de espécies de árvores em florestas, geralmente em espécies de sub-bosque, médias, canópia e emergentes.

Estratos (nuvens) – Nuvens baixas caracterizadas por camadas horizontais com uma base uniforme, muitas vezes resultantes de uma inversão de temperatura, em oposição a nuvens convectivas ou cumuliformes, formadas por aumento térmico. (Cf. inversão).

Estrias – Riscos deixados nas rochas pela acção abrasiva de rochas mais duras, na base e nas margens dos glaciares.

Estromatólitos – Representando as primeiras formas de vida na Terra, os estromatólitos são formados pelo crescimento de algas azul-esverdeadas, preservadas como depósitos em camadas de calcário. Formadas pela primeira vez há 3,5 mil milhões de anos, continuam a ocorrer em certas zonas costeiras.

Estrutura trófica – Composição de uma comunidade em termos dos níveis tróficos e componentes da sua teia alimentar. (Cf. produtores primários, consumidores primários, consumidores secundários, decompositores).

Evapotranspiração – A soma da perda de água dos estomas das plantas (transpiração) e da superfície do solo (evaporação).

Eventos estocásticos – Eventos ambientais ou fenómenos biológicos, em que o resultado apresenta uma distribuição de probabilidade aleatória e não é previsível. (Cf. determinística).

Evolução – Processo de mudança nas características hereditárias transportadas de uma geração para a seguinte. Estas características são as expressões de genes transmitidos dos pais para os descendentes durante a reprodução. (Cf. genes, selecção natural).

Evolução convergente – Evolução convergente é a evolução independente de características idênticas em espécies de diferentes continentes, ou durante diferentes períodos ou épocas no tempo. A evolução convergente cria estruturas análogas, com forma ou função

semelhantes, mas que não estavam presentes no último ancestral comum desses grupos. É o processo em que os organismos desenvolvem particularidades semelhantes para se adaptarem a necessidades semelhantes, por exemplo, geoxilas, asas de insectos, aves, morcegos. (Cf. evolução, geoxilas).

Extinto – Conhecido apenas a partir de espécimes não vivos em museus, herbários ou outros registos históricos.

Fabaceae – Família leguminosa de plantas (anteriormente Leguminosae), incluindo muitos géneros típicos das savanas mésicas/distróficas. (Cf. Detarioideae).

Fauna – Composição zoológica de uma região, país ou *habitat*, geralmente medida em termos das espécies animais encontradas dentro de uma área definida, ou as espécies animais com relações evolutivas semelhantes.

Feedbacks – Existem dois tipos de *feedback*: negativos e positivos. Um *feedback* negativo neutraliza a mudança na entrada ou impacto, tendendo a manter o sistema no seu estado actual; um *feedback* positivo amplifica a mudança na entrada ou impacto, empurrando o sistema para uma mudança mais pronunciada e levando, por vezes, a outro estado. (Cf. ponto de transição).

Feixes de luz – Feixes muito finos de luz solar que brilham através de pequenas fendas na canóia das florestas.

Fenologia – Refere-se ao crescimento sazonal, floração e padrão de frutificação de uma espécie de planta.

Fenótipo – As características observáveis de um organismo. (Cf. genótipo).

Ferralsolos – Solos antigos de trópicos húmidos, altamente lixiviados. (Cf. solos ferralíticos).

Filogenética – Estudo das relações evolutivas entre organismos – espécies, indivíduos ou genes –, recorrendo a métodos de análise molecular. Os resultados destes estudos são frequentemente apresentados como hipotéticas “árvores filogenéticas” que mostram as relações e idades da ramificação, ou seja, onde os membros mais jovens encontram ancestrais comuns.

Fisionomia – Estrutura da vegetação baseada nas formas de vida (árvores, arbustos, gramíneas, ervas) que dominam a comunidade, e que proporcionam uma camada vertical e um espaçamento horizontal identificativos, caracterizando a vegetação.

Fitogeografia – Estudo dos padrões de distribuição de espécies vegetais.

Flora – Composição botânica de uma região, país ou *habitat* – determinada geralmente consoante as espécies vegetais encontradas dentro de uma área definida, ou espécies vegetais com relações evolutivas semelhantes.

Floresta – Comunidade vegetal com uma canóia fechada, com copas que se tocam ou estão interligadas, com 50% ou mais, normalmente 75%, de copa projectada. As florestas têm, em geral, duas ou mais camadas (estratos), com uma camada de arbustos e de árvores jovens, e uma camada descontínua de ervas. As florestas caracterizam-se por uma fraca penetração de luz na camada do solo, pela falta de um sub-bosque coberto de gramíneas, e pela consequente ausência de fogos nos seus perímetros.

Floresta clímax – Floresta madura e antiga, considerada livre de qualquer perturbação anterior por acção humana ou impacto de furacões ou deslizamentos de terra. (Cf. floresta primária, floresta secundária).

Floresta de galeria – Faixas estreitas de floresta que seguem cursos de água permanentes, drenando as savanas e matas de paisagens abertas.

Floresta primária – Floresta primitiva que não mostra sinais de perturbação prévia por actividade humana, ou por causas naturais, como furacões ou deslizamentos de terra. (Cf. floresta clímax, floresta secundária).

Floresta seca – Comunidade densa de árvores de copas fechadas, frequentemente com um sub-bosque arbustivo ou com árvores jovens, em geral caducifólia, mas por vezes sempre-verde, como na floresta seca de *Cryptosepalum*.

Floresta secundária – Termo usado para classificar comunidades florestais jovens e regenerativas que substituem a floresta “primária” original, geralmente após o desmatamento de antigas florestas “primárias”. (Cf. floresta clímax, floresta primária).

Florestas subterrâneas – Comunidades de geoxilas, imprecisamente referidas como “florestas subterrâneas”. São típicas de muitos ecossistemas de savana mésica. (Cf. geoxilas).

Fog-basking – Comportamento de alguns insectos do deserto, posicionando-se nas cristas das dunas para poderem captar a humidade do nevoeiro.

Forças motrizes – Forças ou factores que determinam o local em que uma espécie ocorre, com base na sua sobrevivência, crescimento e sucesso reprodutivo. Os ecossistemas são moldados pelas forças do clima, geologia, hidrologia, solos, fogo e herbivoria. (Cf. determinante).

Forma de vida – Foram desenvolvidos vários sistemas de classificação para identificar as plantas de acordo com as suas formas de vida – como ervas, arbustos, árvores, ou em relação à protecção concedida aos seus pontos de crescimento, como o sistema Raunkiaer.

Fotoperíodo – Fotoperiodismo é a reacção fisiológica dos organismos à duração da noite ou a um período escuro. Ocorre tanto em plantas como em animais. Pode igualmente ser definido como a resposta de desenvolvimento das plantas às relativas durações dos períodos de luz e escuridão.

Fotorrespiração – Processo de captação de oxigénio molecular (O_2) dependente da luz associado à libertação de dióxido de carbono (CO_2) de compostos orgânicos. A troca gasosa assemelha-se à respiração, e é o reverso da fotossíntese, em que ocorre fixação de CO_2 e libertação de O_2 . (Cf. fotossíntese, RuBisCo).

Fotossíntese – Série de reacções bioquímicas pelas quais o dióxido de carbono atmosférico e a água são transformados, pela energia luminosa, em hidratos de carbono (açúcares simples), com o oxigénio libertado como subproduto. (Cf. fotorrespiração, estomas).

Freatófitas – Plantas profundamente enraizadas e que obtêm água muito abaixo da superfície do solo, normalmente das grandes árvores dos oásis lineares arenosos e secos do deserto do Namibe. (Cf. oásis lineares).

Fynbos – Vegetação arbustiva e de charneca, normalmente das províncias do Cabo da África do Sul, uma zona onde ocorre precipitação no Inverno. Um bioma de extrema diversidade florística e endemismo. (Cf. garrigue, maquis).

Garrigue – Vegetação arbustiva aberta das regiões secas do Mediterrâneo, constituída por arbustos espinhosos ou aromáticos anões, intercalados com espécies coloridas efémeras. (Cf. *fynbos*, maquis).

Gases com efeito de estufa – Vapor de água, dióxido de carbono, metano e outros gases que envolvem a Terra num involucro fino, absorvendo parte da radiação infravermelha emitida pela Terra, e retendo parte do calor que seria perdido na ausência de gases com efeito de estufa. A composição natural deste tipo de gases mantém a temperatura média global em cerca de 15 °C. Nos últimos séculos, as actividades humanas resultaram no aumento dos níveis de concentração de dióxido de carbono, metano e outros gases com efeito de estufa na baixa atmosfera, resultando no efeito de estufa – o aquecimento do clima da Terra.

Gene – Unidade física e funcional básica da hereditariedade que ocupa um local específico num cromossomo. (Cf. genótipo, genética).

Genética – Ramo da biologia que estuda os genes, a variação genética e a hereditariedade em organismos.

Genótipo – Conjunto completo do material genético de um organismo. (Cf. fenótipo).

Geófitos – Plantas normalmente com órgãos de reserva subterrâneos, onde as plantas retêm energia e água. Os geófitos incluem plantas com bolbos, tubérculos ou rizomas. (Cf. geoxila).

Geoxilas – Plantas com estruturas lenhosas (*lignotubers*, caules, ramos, raízes) que escapam aos danos causados pelo fogo ao permanecerem abaixo da superfície do solo. Flores e frutos são transportados em ramos curtos, elevando-se raramente mais de 50 cm acima da superfície do solo. O hábito geoxílico desenvolveu-se de forma independente em muitas linhagens de plantas em África e na América do Sul. Típicas das savanas mésicas de África e da América do Sul. (Cf. geófito, *lignotuber*).

Germinal (*coppicing*) – Comportamento de muitas plantas lenhosas (árvores e arbustos) para produzir novos ramos a partir da base do caule se o principal ponto de crescimento tiver sido danificado por pastoreio ou fogo. (Cf. *top-kill*).

Giro – Grandes sistemas de correntes circulantes – redemoinhos oceânicos – criados pela circulação das correntes oceânicas no sentido dos ponteiros do relógio (hemisfério norte) e no sentido contrário aos ponteiros do relógio (hemisfério sul). (Cf. efeito de Coriolis).

Gondwana – Supercontinente que se formou há cerca de 550 milhões de anos (Ma) e que começou a dividir-se a partir de 180 Ma, dando origem aos futuros continentes da América do Sul, Antárctida, África, Austrália e Índia, através de um processo conhecido como deriva continental. (Cf. movimentos tectónicos).

Gramíneas C₃ – Gramíneas fisiologicamente adaptadas para crescer em situações de sombra e/ou frias, húmidas, como solos florestais ou climas frios, montanhosos ou temperados. (Cf. gramíneas C₄).

Gramíneas C₄ – Gramíneas fisiologicamente adaptadas a condições quentes e secas. Ao suprimir a fotorrespiração em ambientes com luminosidade e temperatura elevadas, as plantas C₄ tendem a ser mais competitivas e produtivas do que as C₃, recorrendo igualmente a menor quantidade de água. (Cf. C₃ gramíneas, fotorrespiração, fotossíntese).

Guilda – Grupo de espécies que usam recursos semelhantes, ou que usam recursos diferentes de modo semelhante. O termo é frequentemente aplicado a comunidades de aves, como os que se alimentam de frutas ou sementes. (Cf. nicho).

Guinéu-congolês – Centro regional de endemismo florístico que inclui as florestas húmidas da África Ocidental e Central.

Habitat – Local ou ambiente onde um organismo faz a sua casa – onde a alimentação, o abrigo, a água e a segurança permitem que a sobrevivência, o crescimento e a reprodução da espécie sejam bem-sucedidos.

Halófita – Planta tolerante ao sal.

Heliófila – Espécie de plantas que gostam de sol (intolerantes à sombra), como as gramíneas da savana. (Cf. ciófila).

Herbáceas floríferas – Planta herbácea não graminóide, com flor, ocorrendo normalmente em prados.

Herbivoma – Termo colectivo para a classificação e mapeamento de regimes herbívoros, análogo aos termos bioma e piroma.

Heterótrofos – Consumidores de tecidos animais e vegetais. (Cf. autótrofos).

Hibernação – Estado de actividade mínima em alguns animais expostos a condições frias ou secas. Em climas frios, pode incluir heterotermia sazonal, caracterizada no Inverno por baixa temperatura corporal, respiração e frequência cardíaca lentas. (Cf. torpor).

Hidrofóbico – Propriedade física de uma molécula, aparentemente, repelida de uma massa de água (conhecida como hidrofóbica) – solos hidrofóbicos têm a propriedade de repelir a água da superfície do solo.

Hipertermia – Temperatura corporal anormalmente alta causada pela falha dos mecanismos de regulação do calor do corpo, usados para lidar com o calor proveniente do ambiente. (Cf. hipotermia).

Hipotermia – Temperatura corporal anormalmente baixa resultante da exposição prolongada, e possivelmente fatal, a temperaturas demasiado frias. (Cf. hipertermia).

Hipótese – Uma hipótese resulta de um processo de observação e medição cuidadosa e repetida de um fenómeno, da definição de questões decorrentes das observações, da recolha de provas explicativas e, por fim, da formulação de uma hipótese que proponha respostas às perguntas e que preveja os resultados do fenómeno.

Holoceno – Época geológica actual – teve início a partir de cerca de 11 650 anos antes do presente, após o último período glacial. O Holoceno e o Pleistoceno precedente formam o período Quaternário. O Holoceno viu a extinção de muitas espécies da megafauna, como os mamutes, provavelmente devido à caça pelos seres humanos. (Cf. Pleistoceno, Quaternário).

Homeostase – Mecanismo através do qual a temperatura corporal é regulada para o estado desejado (o ponto de ajuste) durante as mudanças na temperatura externa. (Cf. hipotermia, hipertermia, *feedbacks*).

Hotsport – Área de elevada diversidade biológica, endemismo e ameaça.

Iluviação – Deposição de material do solo removido por água de infiltração de uma parte do perfil do solo para outra. (Cf. aluvial, catena, eluviação, perfil do solo).

Iluvial – Material deslocado através de um perfil de solo, de uma camada para outra, pela acção da água da chuva. (Cf. aluvião, eluviação, iluviação).

Imobilização – Na ciência do solo, é a conversão por microrganismos de compostos inorgânicos em compostos orgânicos, resultando numa forma inacessível às plantas. (Cf. mineralização).

Inflamabilidade – A propriedade de um ecossistema (por exemplo, carga elevada de material orgânico seco) incendiar e propagar uma queimada.

Inselberg (monte-ilha) – Montanha isolada que se eleva várias centenas de metros acima da paisagem circundante.

Interespecífico – Interações entre membros de diferentes espécies.

Intra-específico – Interações entre membros de uma única espécie.

Invasão de mato – Formação de balcedos densos de (normalmente) árvores e arbustos espinhosos, muitas vezes associados ao pastoreio intensivo e à ausência de fogos regulares.

Inversão de temperatura – Circunstância em que a temperatura sobre a terra ou a água sobe, em vez de baixar, com o aumento da altitude. O ar frio fica retido sob uma camada de ar quente. O ar mais quente forma uma tampa sobre o corpo de ar mais frio, como ocorre sobre a corrente fria de Benguela, que tem um efeito estabilizador na baixa atmosfera, e inibe a evaporação e o movimento ascendente do ar húmido, causador de precipitação, ao largo do oceano. O nevoeiro forma-se no ar retido, fresco e húmido, conhecido em Angola como *cacimbo*. (Cf. inversão, nuvens estratos, Corrente de Benguela).

Iões – Partículas, átomos ou moléculas com carga eléctrica – partículas com carga positiva nos solos são designadas catiões, partículas com carga negativa são aniões. (Cf. aniões, catiões).

Karoo-Namibe – Centro florístico regional de endemismo, que inclui o extremo sudoeste de Angola, grande parte da Namíbia e o Karoo da África do Sul.

Laterite – Tipo de solo ou rocha rico em ferro e alumínio, típico de países tropicais quentes e húmidos. (Cf. sesquióxidos, ferrálticos, ferralsolos, latossolos, *duricrusts*, camada endurecida, calcretos e silcretos).

Latossolos – solos de “terra vermelha tropical” com alto teor de ferro e alumínio, também conhecidos como ferralsolos ou oxissolos. (Cf. ferralsolos).

Lei científica – Em ciência, uma lei resulta do fracasso de sucessivas tentativas para refutar um conjunto de hipóteses que sustentam uma teoria.

Lençol freático – Também conhecido como lençol de água subterrâneo. Nível superior de uma superfície subterrânea em que o solo e as rochas estão permanentemente saturados de água. (Cf. lençol freático elevado).

Lençol freático elevado – Aquífero que ocorre acima do lençol freático regional, o que acontece quando há uma camada relativamente impermeável acima do lençol freático/aquífero principal, mas abaixo da superfície da terra. (Cf. *duricrust*).

Lenticelos – Poros especializados nas raízes aéreas dos mangais que absorvem o ar enquanto se encontram acima da superfície da água, e se fecham quando a maré os cobre. (Cf. mangais, pneumatóforos).

Lignotuber – Protuberança lenhosa do colo da raiz em algumas espécies de plantas como forma de protecção contra a destruição dos seus caules pelo fogo, por exemplo. (Cf. geoxila).

- Linhagens** – Sequência de espécies geneticamente relacionadas, considerando-se cada uma como tendo evoluído a partir da espécie que a antecedeu. (Cf. evolução).
- Líquen** – Organismo simbiótico composto que surge de algas ou cianobactérias que vivem entre os filamentos de diversas espécies de fungos. Trata-se de uma relação mutualista e benéfica. Os líquenes têm propriedades diferentes das dos organismos que os compõem. (Cf. mutualismo).
- Litosfera** – As duas camadas mais elevadas da Terra: a crosta e o manto.
- Lixiviação** – Perda de nutrientes vegetais solúveis do solo, típica dos solos de áreas de maior precipitação, como savanas mélicas/distróficas e florestas húmidas.
- Ma** – Milhões de Anos – Abreviatura da idade geológica de eras, períodos e épocas.
- Macronutrientes** – Nutrientes necessários em grandes quantidades para o crescimento das plantas, incluindo carbono (C), hidrogénio (H), oxigénio (O) (constituintes básicos de toda a matéria orgânica), azoto (N), cálcio (Ca), fósforo (P), magnésio (Mg), enxofre (S) e potássio (K).
- Mangais** – Árvores ou arbustos adaptados para crescerem em águas costeiras salinas ou salobras, geralmente na foz de rios tropicais, formando ecossistemas distintos, conhecidos como mangais. (Cf. lenticelos, pneumatóforos).
- Maquis** – Vegetação arbustiva da região do Mediterrâneo, composta sobretudo por arbustos coriáceos, de folhas largas, sempre-verdes, ou por pequenas árvores. (Cf. *fynbos*, garrigue).
- Marga** – Solo composto por areia, silte e argila, numa proporção de peso de aproximadamente 40:40:20.
- Mata** – Comunidade vegetal estratificada com uma camada de árvores aberta (menos de 50% de cobertura de canópia projectada), com copas a menos de um diâmetro de distância ou tocando-se, mas geralmente não sobrepostas. As espécies lenhosas podem ser árvores ou arbustos, normalmente de caule único, mas por vezes com múltiplos caules. (Cf. floresta, mata, savana, prados).
- Mega-herbívoros** – Herbívoros com uma massa corporal superior a 1000 kg, como os rinocerontes, elefantes e hipopótamos.
- Meristemas intercalares** – Pontos de crescimento nos caules e na base das folhas das gramíneas, permitindo um crescimento rápido após danos, como os causados pelo pastoreio frequente.
- Mésico** – Refere-se a *habitats* que recebem uma precipitação média, geralmente entre 650-1400 mm por ano, em climas sazonais dos trópicos, normalmente biomas de savana mélica da África e da América do Sul. (Cf. miombo, cerrado).
- Mesotróficos** – Solos de base intermédia (5-15 miliequivalentes/100 g de argila). (Cf. estado de base, eutrófico, distrófico).
- Metapopulação** – Populações individuais e isoladas dentro da área geográfica de uma determinada espécie fazem parte de uma metapopulação dessa espécie.
- Micorrizas** – Grupo de fungos que mobilizam nutrientes e água em troca de hidratos de carbono, fornecidos pelas suas plantas hospedeiras. (Cf. bactérias que fixam azoto).
- Microclima** – Clima junto ao solo, geralmente a poucos metros da sua superfície, e numa pequena área, onde a temperatura, a humidade e o movimento do ar são modificados,

devido ao micro-relevo, pela estrutura da paisagem ou pelo coberto vegetal. O microclima de um local difere do clima da área alargada – por exemplo, o microclima de uma mancha fresca e à sombra de uma árvore frondosa e perene difere do de um prado aberto circundante.

Micronutrientes – Oligoelementos necessários em quantidades muito pequenas ao crescimento das plantas, e incluem cloro (Cl), ferro (Fe), manganês (Mn), boro (B), cobre (Cu), molibdénio (Mo), zinco (Zn) e níquel (Ni).

Migração – Movimento regular, geralmente sazonal, de longa distância de toda ou parte de uma população animal, como as andorinhas, os gnus no Serengeti, as borboletas monarca.

Mimetismo – Semelhança que evoluiu entre um organismo e outro objecto, por exemplo, bichos-pau, ou outra espécie, como o mimetismo batesiano em borboletas. (Cf. mimetismo batesiano).

Mimetismo batesiano – Forma de mimetismo que ocorre quando uma espécie palatável ou indefesa (o “imitador”) se assemelha a uma espécie intragável ou que se defende.

Mimosoideae – Grande subfamília das Fabaceae, típica das savanas áridas/eutróficas de Angola, incluindo as muitas espécies de *Acacia* (agora classificadas dentro dos géneros *Senegalia* e *Vachellia*). O antigo nome do género *Acacia* é usado neste volume.

Mineralização – Principal processo pelo qual a matéria orgânica do solo é decomposta e convertida, por microrganismos, em formas de compostos inorgânicos disponíveis nas plantas, e, mais importante ainda, em nutrientes essenciais para o crescimento das plantas.

Mioceno – Época ecologicamente importante entre 23 e 5,3 Ma (há milhões de anos). Durante o Mioceno, foram várias as mudanças ambientais importantes e as inovações fisiológicas que evoluíram. (Cf. corrente de Benguela, gramíneas C_4 , dentes hipsodontes, os intestinos dos ruminantes, plantas lenhosas espinhosas).

Miombo – O tipo de vegetação mais extenso de Angola (e da África Central), uma savana méstica/distrófica dominada por espécies arbóreas dos géneros *Brachystegia*, *Julbernardia*, *Isoberlinia*, *Burkea*, etc.

Modelo – Modelos ecológicos são representações simplificadas de sistemas reais. Os modelos podem ser simples declarações descritivas, gráficos ou modelos matemáticos baseados em dados que ajudam a simular interações e a prever resultados.

Monoespecífico – Refere-se a comunidades vegetais dominadas por uma única espécie, como as matas de *Colophospermum mopane* e os prados de *Setaria welwitschia*.

Montmorilonite – Argila de expandir/encolher (também conhecida como **esmetctite**), com alto teor de sódio, encontrada normalmente em regiões áridas e semiáridas. (Cf. caulino).

Mopane – Árvore leguminosa *Colophospermum mopane* (mutiati) que domina uma extensa área da África Austral. (Cf. monoespecífica, *mutiati*).

Mosaicos – onde fragmentos de diferentes tipos de vegetação, *habitats* ou biomas formam um complexo *patchwork* ou mosaico, como acontece na transição de floresta fechada para florestas abertas ou savanas.

Movimentos tectónicos – Movimento vertical ou horizontal em grande escala da crosta terrestre devido a processos de ressurgência ou subsidência do manto terrestre.

Mudança de regime – Processo em que um ecossistema é alterado por *feedbacks* positivos, de um estado estável para outro. (Cf. *feedbacks*, estados estáveis alternativos, ponto de transição).

Mulola – Depressão superficial ou linha de drenagem, dominada por gramíneas, normalmente das paisagens de miombo do planalto e das peneplanícies angolanas. (Cf. *catena*, *dambo*, *tunda*).

Mutações – Alterações hereditárias num gene ou cromossoma.

Mutiati – Árvore leguminosa *Colophospermum mopane* (conhecida como mopane na maioria dos países) que domina uma extensa área da África Austral.

Muxito – Normalmente uma galeria florestal estreita que ocorre ao longo das depressões da linha de drenagem em paisagens onduladas.

Namibe – Refere-se ao deserto da costa de Angola e Namíbia.

Nicho – Conceito ecológico que descreve como e onde um organismo pode viver, crescer e reproduzir-se, influenciado por múltiplas condições ambientais, necessidades de recursos e tolerâncias. Condições como temperatura, humidade, pH e velocidade do vento, juntamente com recursos como espaço, nutrientes, água e abrigo, determinam o *habitat* de um organismo e o seu modo de vida, e são usados para definir o seu nicho.

Oásis lineares – Faixas estreitas de comunidades arborizadas de árvores e arbustos extremamente enraizados (*freatófitas*), que crescem nas areias profundas dos leitos de rios sazonalmente secos que atravessam o deserto do Namibe. (Cf. *freatófitas*).

Ongote – Nome vernáculo angolano para várias espécies de geoxilas *Cryptosepalum*, comum no planalto central (Cf. *anharas do ongote*, *geoxyles*).

Organismos eussociais – Nível mais elevado de organização da sociabilidade nos animais, definido pelas seguintes características: cuidados de interajuda com as crias, sobreposição de gerações dentro de uma colónia de adultos, e uma clara divisão do trabalho em grupos reprodutivos e não reprodutivos, por exemplo, abelhas, térmitas.

Orográfico – Termo geomorfológico que se refere a escarpas e montanhas, e, mais particularmente, à precipitação produzida quando o ar húmido, em especial o do oceano, é forçado a subir, a condensar, resultando em queda de água. No interior da montanha, o ar, tendo perdido o seu teor de humidade, está seco, resultando numa “sombra de chuva” levando a condições muito mais secas do que ao longo da barreira montanhosa “orográfica”.

Paleoecologia – Estudo de ecossistemas passados recorrendo a métodos paleontológicos, incluindo evidências geológicas e biológicas (fósseis de plantas e animais).

Pântanos – Zonas húmidas permanentemente encharcadas, normalmente ao longo das margens das planícies aluviais de grandes rios como o Cuanza, Cuando e Cuíto.

Paquicaule – Forma de crescimento de algumas árvores baixas, robustas, suculentas, que correm em ambientes áridos e desérticos. (Cf. *caduciforme*).

Partição – Divisão da disponibilidade de recursos no espaço e no tempo, por exemplo, árvores e gramíneas em savanas.

Pastador (*grazer*) – Herbívoro que se alimenta predominantemente de folhas de gramíneas, ao contrário do ramejador (*browser*), que se alimenta sobretudo de folhas de árvores e arbustos.

Pastos relvados – Pastos de herbáceas baixas resultante do constante pastoreio por herbívoros como o rinoceronte branco, impala, hipopótamo, gnus, etc.

Pediplanícies – Extensas planícies causadas pela meteorização regressiva da superfície continental ao longo de muitos milhões de anos. (Cf. peneplanície).

Pedologia – Estudo dos solos.

Peneplanícies – Extensas planícies formadas pela meteorização dos continentes, processo conhecido como peneplanação, em que a erosão ocorre em profundidade, ou pediplanação, em que a erosão é regressiva. (Cf. pediplanície, planalto, superfície africana, superfície pós-africana).

Perfil do solo – Sucessão vertical de camadas (horizontes) nos solos e que pode ser utilizada para classificar os tipos de solo de acordo com a sua textura, cor e química.

Período Quaternário – Período geológico, conhecido como a “Era dos Humanos”, de 2,6 Ma até ao presente. O Quaternário compreende duas épocas: o Pleistoceno e o Holoceno. (Cf. Holoceno, Pleistoceno).

Perissodáctilos – Ungulados com um número ímpar de dedos, como a zebra e o rinoceronte.

Perturbação – Alterações na estrutura e no funcionamento dos ecossistemas podem resultar tanto de perturbações naturais como induzidas pelo homem. A nível dos ecossistemas, as perturbações podem resultar de acontecimentos episódicos como inundações, secas ou geadas. Outras perturbações incluem fogos intensos, herbivoria ou transformação de terras através da agricultura ou da desflorestação.

pH – Escala usada para indicar a acidez ou basicidade de uma solução aquosa. A abreviatura “pH” refere-se ao “potencial do hidrogénio” numa escala logarítmica que indica inversamente a concentração de iões de hidrogénio numa solução. Soluções com pH acima de 7 são alcalinas (básicas), abaixo de 7 são ácidas.

Pirofilicas – Plantas tolerantes ao fogo que estão adaptadas, e que sobrevivem, a fogos frequentes. (Cf. pirofóbico).

Pirofóbicas – Plantas intolerantes ao fogo que não sobrevivem a fogos regulares. (Cf. pirofilico).

Piomas – Termo colectivo para unidades de grande escala de regimes de fogo diferenciados, classificados e mapeados segundo uma escala continental ou global. (Cf. biomas, herbívoros).

Pisolite – Pequenas concreções de carbonato de cálcio ou material ferruginoso vermelho, muitas vezes como nódulos do tamanho de uma ervilha num perfil de solo.

Placas tectónicas – Vastos pedaços da crosta terrestre e do manto, referidos como litosfera. O movimento das placas sobre a crosta superior derretida do manto é conhecido como deriva continental. (Cf. cratão, Gondwana, litosfera).

Planalto – O extenso planalto do interior angolano. (Cf. superfície africana, superfície pós-africana, peneplanície, pediplanície).

Pleistoceno – Época geológica que durou de cerca de 2,6 milhões de anos (Ma), até ao Holoceno, que teve início cerca de 11 600 anos antes do presente. O Pleistoceno é conhecido como a “Idade do Gelo”, que se caracterizou por períodos sucessivos (glaciares) de extensas camadas de gelo sobre os continentes setentrionais, seguidos por períodos mais

quentes e húmidos (interglaciais). O Pleistoceno foi o período mais recente da Terra com glaciações repetidas. (Cf. Holoceno, Mioceno, Plioceno).

Plioceno – Época geológica que se estende de 5,3 a 2,6 Ma, um tempo de arrefecimento global após o Mioceno mais quente. O Plioceno precedeu imediatamente a Idade do Gelo do Pleistoceno. (Cf. Pleistoceno).

Pneumatóforos – Raízes laterais de mangais que se elevam acima da superfície da água e facilitam a troca de oxigénio e dióxido de carbono às raízes submersas. (Cf. mangais).

Ponto de transição – Ponto em que a mudança num sistema acelera para além do seu estado de equilíbrio, empurrando-o para um novo estado estável (alternativo). (Cf. *feedbacks*, estado estável alternativo).

População – Um grupo de indivíduos da mesma espécie que habitam uma determinada área.

Prados – Comunidade vegetal dominada por gramíneas (tufos, estolhos) e herbáceas floríferas (plantas herbáceas de folha larga, plantas floríferas não graminóides), com poucas ou nenhuma espécies lenhosas. (Cf. herbáceas floríferas, savana, mata, floresta).

Prados de gramíneas altas – Prados dominados por espécies de gramíneas que excedem os 3 m de altura, normalmente membros do Andropogoneae.

Prados sazonalmente alagados – Prados de grande extensão alagados sazonalmente, como os de Cameia e de Bulozzi, referidos em Angola como *chanas* alagadas.

Precocial – Espécie em que as crias são capazes de se locomoverem desde o momento do nascimento ou eclosão, por exemplo, o cortiço (Cf. altricial).

Predador – Espécie animal que caça e mata as suas presas, comendo geralmente a totalidade ou parte das suas presas (Cf. carnívoro).

Produtores primários – Componente autotrófico de um ecossistema, dependente de energia solar, água e nutrientes –, normalmente as plantas. (Cf. consumidores primários).

Propriedades emergentes – Propriedades que emergem das interações colectivas de muitos indivíduos diferentes dentro do sistema. Propriedades emergentes podem ser simplesmente declaradas como propriedades que uma colecção ou sistema complexo possui, mas que os membros individuais não – como o microclima por baixo das copas das árvores.

Queimada – Termo usado em Angola para designar fogos nos prados, savanas e matas.

Radiação de ondas curtas – Energia radiante produzida pelo sol com comprimentos de onda que vão do infravermelho ao visível e ao ultravioleta, recebida pela Terra como energia solar – fonte de toda a vida. (Cf. radiação de ondas longas).

Radiação de ondas longas – Radiação electromagnética de comprimentos de onda de 3 a 100 µm emitida da Terra e da sua atmosfera para o espaço na forma de radiação térmica. (Cf. radiação de ondas curtas).

Ramejador (*browser*) – Herbívoro (ou, mais estritamente definido, folívoro) que se alimenta de folhas, rebentos macios ou frutos de plantas lenhosas, como arbustos.

Rebentos epicórmicos – Botões que se encontram sob a casca de um caule ou ramo de árvore e, como tal, são protegidos de danos causados pelo fogo.

Recursos – A energia e os materiais que são consumidos pelos organismos e pelos quais competem com outros organismos. (Cf. condições).

Refúgio do Pleistoceno – Centros isolados de especiação ou sobrevivência à extinção, de espécies vegetais e animais, durante a retração das comunidades florestais através dos episódios frios e secos da Idade do Gelo do Pleistoceno.

Regime de fogos – Termo colectivo que incorpora características de fogos individuais, incluindo frequência de queimadas, intensidade do fogo, época de incêndio e tamanho do fogo.

Rególito – Camada solta e não consolidada de material rochoso, formada pelo intemperismo do substrato rochoso. (Cf. saprólito).

Reinos biogeográficos – Reflectem escalas globais de relações evolutivas partilhadas (linhagens) de floras e faunas. Dois dos oito reinos biogeográficos reconhecidos em todo o mundo, o paleártico e o afrotropical, ocorrem em África. (Cf. linhagens).

Reservas de água – Vastas bacias hidrográficas dos principais sistemas fluviais do planalto angolano, que captam a precipitação nas suas esponjas de zonas húmidas e fornecem um fluxo permanente de água a grande parte da África Central e Austral.

Resiliência – Capacidade de um sistema absorver situações de perturbação e de regressar, posteriormente, ao seu estado original após as mesmas. Um ecossistema resiliente mantém a sua estrutura, função e processos de *feedback* auto-organizados (o seu estado estável alternativo). Elasticidade é a rapidez do retorno ao estado original. (Cf. perturbação, estabilidade, *stress*).

Ressurgência (*upwelling*) – Processo em que as correntes oceânicas trazem água profunda e fria para a superfície. A ressurgência é resultado dos ventos e da rotação da Terra. (Cf. corrente de Benguela).

Restinga – extenso banco de areia formado ao longo da costa desde a foz de grandes rios, por exemplo, a *restinga das Palmeirinhas*.

Riqueza de espécies – Número de espécies diferentes que ocorrem dentro de uma determinada comunidade ou área.

Rizosfera – A zona de enraizamento das plantas.

Rochas cristalinas – Rochas compostas inteiramente por minerais cristalizados, incluindo diversas rochas ígneas (granito, gabro) e metamórficas (gnaiss, xisto). (Cf. rochas ígneas, rochas metamórficas).

Rochas ígneas – Formadas bem no interior da crosta terrestre, incluem granitos e gabros.

Rochas metamórficas – Trata-se do produto da transformação por calor e pressão de rochas ígneas ou sedimentares. Sob este tipo de condições, o calcário transforma-se em mármore, o xisto em ardósia, o granito em gnaiss e o arenito em quartzito. (Cf. rochas sedimentares, rochas ígneas).

Rochas sedimentares – Rochas que se formam em locais onde os materiais erodidos – cascalho, areia e lama – se acumulam no fundo das bacias (depressões, lagos, oceanos) e com o tempo consolidam-se em conglomerados, arenitos e xistos. (Cf. rochas ígneas, rochas metamórficas).

RuBisCo – A enzima RuBisCo, uma abreviatura de ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase, é a enzima que incorpora CO₂ nas plantas durante a fotossíntese. (Cf. fotossíntese).

Ruminantes – Grandes mamíferos herbívoros com cascos, pastadores ou ramejadores, capazes de adquirir nutrientes de alimentos à base de plantas, fermentando-os num estômago especializado (o rúmen) antes da digestão, sobretudo através de acções microbianas. O processo, que ocorre na parte da frente do sistema digestivo, requer normalmente que a ingesta fermentada (conhecida como bolo ruminal) seja regurgitada e mastigada novamente.

Salinidade – Concentração de sais na água ou solos. A água do mar tem cerca de 35 partes de sal por mil (ou 3,5% da água do mar é composta por sais dissolvidos).

Saprólito – Produto do intemperismo químico da superfície rochosa na base de um perfil de solo. (Cf. rególito).

Savana – Comunidade vegetal com uma camada descontínua de espécies lenhosas (árvores ou arbustos), cujos indivíduos se encontram espaçados em mais de um diâmetro de copas e com uma camada densa de espécies não lenhosas de gramíneas e herbáceas floríferas. As savanas podem ser dominadas por árvores (savana arbórea), arbustos (savana arbustiva) ou aglomerados de espécies lenhosas normalmente associadas a termiteira (savana com aglomerados de árvores). (Cf. floresta, mata, prados).

Savana de gramíneas curtas – Savanas ou prados dominados por espécies de gramíneas que apresentam, normalmente, menos de 1 m de altura.

Seleção natural – Diferencial de sobrevivência e reprodução dos indivíduos devido a diferenças no fenótipo e adaptação às condições ambientais. É um mecanismo-chave da evolução – mudança nos traços hereditários característicos de uma população ao longo de gerações. (Cf. evolução, genética, genótipo, fenótipo).

Sementes ortodoxas – Sementes que podem ser armazenadas por longos períodos em condições muito secas e frias. (Cf. sementes recalcitrantes).

Sementes recalcitrantes – Sementes que não conseguem sobreviver à seca ou a temperaturas frias, típicas da floresta húmida. (Cf. sementes ortodoxas).

Sempre-verdes – Refere-se a espécies de plantas, em particular a árvores, que retêm as suas folhas por vários anos. (Cf. decíduo).

Seral – Uma comunidade seral é uma das séries de comunidades que representam etapas na sucessão ecológica à medida que avança em direcção à sua comunidade clímax. (Cf. comunidade clímax, sucessão)

Serotíny – Armazenamento de sementes nas inflorescências de plantas (por exemplo, espécies de *Protea*, *Pinus*) como uma adaptação ao fogo, sendo as sementes libertadas apenas após a queimada, dispersando um grande número de sementes no solo, quando a competição por recursos para o crescimento de árvores jovens é limitada.

Serviços ecológicos – Benefícios proporcionados às sociedades humanas por ecossistemas saudáveis. Estes incluem serviços de abastecimento, como alimentos e água; serviços de regulação, como controlo de inundações, pragas e doenças; serviços culturais, como benefícios espirituais e recreativos; e serviços de apoio, como o ciclo de nutrientes.

Serviços ecossistémicos – *ver serviços ecológicos.*

Sesquióxidos – Óxidos de ferro e alumínio que se acumulam em determinados solos tropicais.

Os sesquióxidos não são lixiviados a partir de solos ferralíticos (ferralsolos) e apresentam uma cor vermelha devido à oxidação do ferro. (Cf. ferralsolos, solos ferralíticos).

Simpátricas – Subpopulações que ocorrem na mesma localização geográfica. (Cf. alopátrico).

Sinecologia – Estudo do modo como as espécies interagem entre si ao nível do ecossistema, e em níveis mais elevados de integração, como em populações ou comunidades. (Cf. auto-ecologia).

Sobredispersa – Medida estatística de padrão, relacionada com a distribuição uniformemente espaçada/não aleatória.

Solo básico – Solo com pH neutro ou ligeiramente alcalino, típico de savanas áridas/eutróficas.

Solo salinizado – Devido à evaporação que excede a precipitação em regiões áridas, é um tipo de solo com um depósito de sal no subsolo ou à superfície.

Solos ácidos – Típicos de savanas místicas/distróficas, são solos com um valor de pH inferior a 5,5 durante a maior parte do ano.

Solos coluviais – Solos constituídos por materiais transportados localmente das partes superiores das encostas pela erosão hídrica ou deslizamentos de terras. (Cf. aluvião, catena, eluviação, iluviação).

Solos distróficos – Apresentam um baixo estado de base com a soma de Ca, Mg, Na e K permutável (em oposição a solúvel) abaixo de 5 miliequivalentes/100 g de argila. Típico dos solos de baixo estado nutricional das savanas místicas/distróficas. (Cf. eutrófico, mesotrófico).

Solos eutróficos – Solos com um elevado estado de base, com catiões permutáveis superiores a 15 miliequivalentes/100 g de argila. São solos com um elevado estado nutricional para o crescimento das plantas, tipicamente encontrados em savanas áridas/eutróficas. (Cf. distrófico, mesotrófico).

Solos ferralíticos – Solos dos trópicos húmidos, altamente desgastados e lixiviados, normalmente ricos em ferro e alumínio. (Cf. ferralsolo, sesquióxidos, lixiviação).

Solos gley – Solos pobres em nutrientes, ácidos, orgânicos, ocorrendo em zonas húmidas, frequentemente com coloração azulada/preta.

Solstício – Momento em que o Sol está mais a norte ou a sul do equador, o que ocorre a 22 de Junho e 22 de Dezembro, respectivamente. (Cf. equinócio).

Stress – Termo usado em sentido fisiológico para descrever uma influência ambiental restritiva que afecta a produtividade e eficiência de um indivíduo e, por extensão, de todo um ecossistema. Essas tensões ocorrem geralmente quando uma variável ambiental, como temperatura, luz, água, nutrientes ou desfoliação, se desvia da sua faixa normal de valores no sistema. O stress raramente resulta em mortalidade. (Cf. perturbação, resiliência, estabilidade).

Sucessão – Refere-se à sucessão ecológica ou vegetal – o processo de mudança na estrutura de espécies de uma comunidade ecológica, ao longo de escalas temporais de décadas, ou até mesmo de milhões de anos. (Cf. comunidade clímax).

Sucessão vegetal – Quando plantas de espécies pioneiras colonizam zonas abertas (dunas de areia costeiras, deslizamentos de terra, fluxos de lava vulcânica) e gradualmente vão construindo solos e iniciam uma sucessão primária de comunidades vegetais simples.

As comunidades pioneiras são assim sucedidas por uma série de comunidades florística e estruturalmente mais diversas e, por fim, pela comunidade clímax, que em climas tropicais e temperados pode ser florestal. (Cf. espécies pioneiras).

Suculentas – Plantas com partes encorpadas, carnudas e ingurgitadas, geralmente para reter água em climas áridos. (Cf. caduciforme, paquicaule).

Superfície africana – Extensas planícies interiores da África Central e Austral, resultantes de muitos milhões de anos de erosão em profundidade e erosão regressiva. (Cf. Superfície pós-africana, Planalto).

Superfície pós-africana – As extensas peneplanícies da África Austral, formadas após a superfície africana anterior. (Cf. superfície africana, peneplanícies).

Taiga – O maior bioma terrestre do mundo, cobrindo grande parte do extremo norte da América, Ásia e Europa, e caracterizado por florestas de coníferas, num clima de Invernos longos e frios, e de Verões curtos e húmidos.

Taxa de lapso – Taxa em que a temperatura do ar atmosférico diminui com a altitude.

Taxa de lapso adiabático – Taxa em que a temperatura das massas de ar muda através da compressão, ou expansão, associada às descidas ou subidas em elevações. (Cf. taxa de lapso).

Teia alimentar – Teia de cadeias alimentares em interacção representando as múltiplas ligações em que os organismos se alimentam no interior de uma complexa rede de interacções.

Tempestade de fogo – Fenómeno excepcional de fogos em florestas e matas associado à combinação simultânea de três factores meteorológicos que aumentam a intensidade do fogo: temperatura do ar acima de 30 °C, humidade relativa abaixo de 30%, e velocidade do vento superior a 30 km/h.

Tempo atmosférico – Temperatura, humidade, precipitação e vento experienciados em determinado local e numa hora específica – como uma tarde quente e húmida de Verão em Luanda. (Cf. clima).

Teoria – Conjunto integrado de hipóteses que, em conjunto, explicam um conjunto mais alargado de observações, e não uma única hipótese qualquer.

Termiteira – Formigueiro construído por uma colónia de térmitas com solo e partículas orgânicas, formando muitas vezes um montículo alto ou torre, típico em savanas tropicais. (Cf. organismos eussociais, depósitos de sal).

Terras de Catete – Argilas vérticas de expandir e encolher de sedimentos marinhos do Cretácico, típicos de prados monoespecíficos de *Setaria welwitschii*, do Parque Nacional da Quiçama.

Território – Zona dentro da área de distribuição de um animal defendida contra concorrentes da mesma espécie, geralmente relacionada com a selecção de parceiros e fins reprodutivos. (Cf. área de distribuição).

Top-kill – Dano causado pelo fogo no ponto de crescimento de árvores jovens, que embora não resulte na sua morte provoca dano do seu ponto de crescimento e induz ao germinar (*coppicing*) da base do caule.

Torpor – Estado de diminuição da actividade fisiológica num animal, geralmente causada por uma temperatura corporal e taxa metabólica reduzidas. O torpor permite que os animais sobrevivam a períodos de disponibilidade de alimentos limitada.

Traços funcionais – Características morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, estruturais, fenológicas ou comportamentais que são expressas em fenótipos de organismos individuais, em resposta ao seu ambiente.

Transecto – Perfil linear ou série de amostras ao longo de um *habitat* ou paisagem usado para medir e comparar mudanças através de um gradiente de mudança.

Transpiração – Processo em que a água passa para a atmosfera durante a abertura dos estomas foliares para que possa haver de transferência de gás durante a fotossíntese. (Cf. fotossíntese, estomas).

Triagem – Selecção das prioridades para as acções de conservação em termos de hipóteses de sucesso sustentado.

Trifosfato de adenosina (ATP) – A energia recebida do Sol, e retida nas plantas pela fotossíntese, é armazenada em forma de carboidratos e molécula de alta energia (**trifosfato de adenosina – ATP**), transportando energia pelo interior e através das células. (Cf. fotossíntese).

Trófico – Relativo a, ou relacionado com, nutrição, como nas relações alimentares entre organismos numa cadeia alimentar. (Cf. cadeia alimentar, estrutura trófica).

Tunda – Parte da série de uma catena, onde a linha de drenagem é conhecida como *mulola*, e o planalto como *tunda*. (Cf. catena, miombo, *mulola*).

Turfa – Camada orgânica superficial de um solo que consiste em matéria orgânica parcialmente decomposta, derivada sobretudo de material vegetal. A turfa acumula-se em condições de alagamento, acidez elevada e deficiência de nutrientes e oxigénio. (Cf. zona húmida).

Uniformidade de espécies – Distribuição da abundância de espécies numa comunidade. (Cf. diversidade de espécies, riqueza de espécies).

Variáveis de estado – Caracterizam o estado de um ecossistema e incluem a composição das espécies, a abundância relativa, a biomassa e a produtividade. (Cf. variáveis de estado).

Vegetação – Conjunto de espécies vegetais que formam uma comunidade, geralmente com características estruturais distintas. (Cf. prados, florestas, savanas).

Ventos alísios – Ou “easterlies” são os ventos permanentes que predominam de leste a oeste das regiões equatoriais da Terra. Os ventos sopram das faixas subtropicais de alta pressão em direcção à faixa de baixa pressão da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT). (Cf. Zona de Convergência Intertropical).

Vertissolos – Solos ricos em argila que encolhe e expande, com alterações no teor de humidade. Estes solos contêm um elevado teor de minerais expansivos de argila montmorilonite. (Cf. montmorilonite, caulino).

Vicariância – Fragmentação das populações de uma espécie em subpopulações isoladas através de grandes eventos ambientais, como a deriva continental ou as alterações climáticas, levando frequentemente à especiação.

Viviparismo – Produção de propágulos em crescimento activo, em que o embrião permanece na árvore até que esteja bem desenvolvido. Comum em espécies de mangais. (Cf. mangais).

Volatilização – Perda de azoto e enxofre através da vaporização durante fogos em que as temperaturas são superiores a 700 °C.

Zambeziano – Centro florístico regional de endemismo que inclui grande parte da África Austral e mais de 90% de Angola.

Zona de Convergência Intertropical (ZCIT) – Sistema atmosférico em que as massas de ar convergentes, que são aquecidas sobre as regiões equatoriais, sobem até à baixa atmosfera, estabelecendo assim uma área de baixa pressão na superfície da Terra – a baixa equatorial. O ar ascendente condensa-se, produzindo as fortes chuvas que caem ao longo do equador. (Cf. anticiclone, anticiclone do Atlântico Sul).

Zona húmida – Área sazonal ou permanentemente alagada, geralmente dominada por gramináceas e carriços e formando muitas vezes uma camada orgânica profunda conhecida como turfa. (Cf. turfa).

Zoogeografia – Estudo dos padrões de distribuição de espécies animais.

Angola abarca a maior diversidade de biomas terrestres e é o segundo país mais rico em termos de ecorregiões de todo o continente africano. No entanto, a sua biodiversidade e a estrutura e funcionamento dos seus ecossistemas estão amplamente por documentar. Este livro, ricamente ilustrado, oferece o primeiro e alargado relato dos biomas e ecorregiões do país, os factores que contribuem para a sua diversidade e vulnerabilidade, e os princípios ecológicos que promovem um entendimento dos padrões e processos que moldam as suas paisagens, ecorregiões e ecossistemas. O autor recorre às observações no terreno que ele próprio levou a cabo, ao longo de 50 anos, para o estudo da ecologia e conservação em Angola e África Austral. A vasta literatura publicada, recentemente, por investigadores em países vizinhos, e com mais recursos, oferece profundidade aos princípios ecológicos e processos relevantes para Angola, contribuindo, assim, para a percepção e gestão sustentada dos seus recursos naturais.

