



Fig. 1 - Bathysaurus nollis Gunther, fotografado na planície abissal a SE dos Açores (3 100 m de profundidade; foto autor / batiscafo Archimede)

SOBRE A FAUNA DAS GRANDES PROFUNDIDADES
MARINHAS E A SUA ORIGEM

por

LUIZ VIEIRA CALDAS SALDANHA

Museu Bocage - Faculdade de Ciências de Lisboa
Bolsceiro da Fundação Calouste Gulbonkian

Monografia elaborada para
servir de prova complementar
de Doutoramento em Ciências
LISBOA - 1974

INDICE

I - Introdução	1
II - Zonação	2
1) Andar abissal	2
2) Andar hadal	6
III - Factores físicos	7
1) Topografia e sedimentos	7
2) Pressão	8
3) Temperatura e salinidade	12
4) Oxigénio	13
5) Uniformidade das características físicas	13
IV - Características da fauna	15
1) Composição	15
2) Distribuição	17
3) Biomassa	19
4) Nutrição	20
5) Adaptações	22
6) Dimensões	24
7) Visão e órgãos de percepção	28
8) Formações esqueléticas	30
9) Reprodução e desenvolvimento	31
V - Origem e evolução da fauna abissal e hadal	35
Referências	46

I - INTRODUÇÃO

Designamos por grandes profundidades marinhas as zonas que correspondem aos andares abissal e hadal, tal como foram definidos por Pérès (1961) e cujos limites batimétricos veremos adiante. Faremos também referência ao sistema de zonação proposto por Menzies et al. (1973), mas achamos que a sua análise não cabe no âmbito deste trabalho, uma vez que determinados dos seus aspectos exigiriam um certo número de comentários.

Neste trabalho ocupar-nos-emos da fauna bentónica embora por vezes façamos referência aos organismos pelágicos.

Foi na segunda metade do século passado e no princípio deste, na época das primeiras grandes expedições oceanográficas, que se começaram a adquirir conhecimentos sobre a vida nas grandes profundidades marinhas (cf. por exemplo Menzies et al., op. cit.). Recentemente, de há vinte anos para cá, os trabalhos efectuados, sobretudo as campanhas dos navios *Vitiaz* (U.R.S.S.) e *Galathea* (Dinamarca), revelaram a existência de vida nas ravinas abissais.

Se os dados obtidos ao longo destes anos, resultado de pesquisas cuidadosas, tanto no mar como no laboratório, nos fornecem elementos preciosos para a compreensão dos diversos aspectos de que se reveste a vida nas grandes profundidades, o certo é que numerosos problemas se encontram longe de estar resolvidos. O elevado custo das operações no mar a grande profundidade, os problemas técnicos com elas relacionados, sobretudo no que diz respeito aos aparelhos de colheita e a complexidade e delicadeza de que se revestem por vezes os estudos laboratoriais, sobretudo a experimentação, são obstáculos criados a um rápido progresso neste domínio da ciência. Os problemas relacionados com tal matéria são tantos e tais que nos inclinamos a dizer que os conhecimentos existentes levantam mais problemas do que aqueles que resolvem.

II - ZONAÇÃO

1) Andar abissal

O problema da zonação vertical dos organismos marinhos e em particular da fauna bentónica, tem sido objecto de discussão por parte de numerosos autores que propuseram, consequentemente, vários sistemas de classificação. Alguns deles foram baseados apenas em factores subjectivos ou arbitrários, outros foram estabelecidos segundo o critério mais conveniente para agrupar dados disponíveis e outros ainda fundamentados em características físicas do ambiente, como por exemplo a temperatura, a topografia do fundo e a profundidade. A experiência demonstrou, porém, que a zonação estabelecida com base nos parâmetros físicos nem sempre correspondia aquela que seria estabelecida se se seguissem critérios biológicos, isto é, se os sistemas de zonação fossem estabelecidos com base nas modificações apresentadas pelo povoamento, pelo que os autores modernos optaram logicamente por este critério (Pérès, 1957, 1961, Pérès & Picard, 1959, Menzies et al., 1973).

Se para os andares do sistema litoral (Pérès, 1961) existem à escala mundial numerosos trabalhos que nos podem fornecer uma ideia mais ou menos correcta da zonação, em relação ao sistema profundo o número de dados é ainda bastante escasso, embora nos últimos anos se tenham publicado diversos trabalhos sobre o assunto.

Para Pérès (1961, 1967), o limite superior do andar abissal está situado entre 3 000 e 4 000 m no nordeste do Atlântico, confinando com o limite inferior do andar batial (este correspondendo sensivelmente ao talude continental), caracterizado por um conjunto faunístico bem individualizado que marca bem a sua independência relativamente ao andar abissal. Para o mesmo autor o andar abissal corresponde às comunidades animais da "grande planície abissal" e estende-se entre 6 000 e 7 000 m, profundidade a que se iniciam as grandes ravinas abissais que constituem o andar hadal.

O andar abissal parece ser caracterizado por uma modificação (em relação ao batial) bastante nítida da fauna, sobretudo no que diz respeito às holotúrias Elasipoda, e pelo desaparecimento quase total das espécies euribáticas

provenientes da plataforma continental.

Zenkevitch & Filatova (1958, in Pérès, 1961) trabalhando no NW do Pacífico consideram como abissal o povoamento situado entre 600-800 m e 6 000 m, distinguindo duas sub-zonas separadas aproximadamente pela isóbata de 2 000 m.

Vinogradova (1958, in Pérès, 1961) notou também que havia modificações apreciáveis no povoamento a cerca de 4 500 m de profundidade no NW do Pacífico. Pérès (op. cit.) foi então de parecer que no estado em que se encontravam os conhecimentos sobre o assunto não havia possibilidade de dizer se se poderia dividir o andar abissal em dois sub-andares : um superior entre 3 000 e 4 500 m e outro, entre 4 500 e 6 000 ou 7 000 m de profundidade, ou se a zona entre 3 000 e 4 500 m representava uma larga zona de transição entre o andar batial e o abissal. Afirmava ainda que esta interpretação não é de rejeitar a priori, pois os gradientes verticais de diversos factores são tanto mais extensos quanto maior é a profundidade e que geralmente a amplitude vertical de transição entre dois andares é função da profundidade.

Em 1957, Bruun, diz que a separação entre as faunas batial e abissal parece ser estabelecida pela isotérmica de 4° C (válida também na separação das faunas batipolágica e abissopelágica). No Atlântico essa temperatura só seria atingida a cerca de 2 000 metros enquanto que no Índico e no Pacífico seria a cerca de 1 500 ou mesmo 1 000 m.

Pérès (1961), não concorda em que a isotérmica de 4° constitua uma barreira. Menzies (1965) é de opinião que o limite superior do andar abissal tem de ser pesquisado, admitindo que talvez não seja possível estabelecer um limite superior que seja válido para todas as partes do oceano, pois a temperatura, o tipo de sedimento, a quantidade de alimentos e os predadores constituem factores que variam independentemente da profundidade e apresentam valores iguais a diferentes profundidades, em locais diferentes do globo.

Pelo facto destes factores poderem ter uma maior influência na zonação vertical dos organismos marinhos, do que a profundidade ou a pressão e por apresentarem variações regionais com a profundidade, é provável que o limite superior do andar abissal seja um fenómeno regional variável, para o qual não devemos estabelecer um esquema rígido a nível mundial nem tentar estabelecer um limite com base em dados colhidos em diversas partes do globo.

Com efeito, as pesquisas de Menzies et al (1973) juntamente com dados de outros autores e por eles apresentados, parecem demonstrar que o limite superior

do andar abissal apresenta um carácter regional, o que nos parece ser o mais lógico. Assim no noroeste do Atlântico, ao largo dos Estados Unidos as diversas "zonas" que constituem a "província" abissal (como aqueles autores definiram) parecem estar directamente ligadas à velocidade e direcção das correntes que irão consequentemente influenciar a distribuição e natureza dos sedimentos. Os mesmos autores afirmam também que as isóbatas e isotérmicas convencionais não poderão definir "províncias" ou "zonas". Na referida região o andar abissal inicia-se com o aparecimento de verdadeiros sedimentos abissais com menos de 15% de areia e onde a variação sazonal já não é aparente, coincidindo com a isotérmica de 4° C. Topograficamente inclui parte do talude continental e a planície abissal (até 5 315 m). Os mesmos autores distinguem ainda 4 "zonas" (sub-andares) diferentes no seio do andar abissal.

Segundo os dados de Le Danois (1948, in Menzies et al, 1973) no Golfo da Biscaia o andar abissal inicia-se a cerca de 2 000 m com o aparecimento da vasa de globigerinídeos. A temperatura, varia entre 3,8 e 2,5° C. Esta zona encontra-se no entanto sob a influência sazonal da "zona arquibêntica" (que corresponde sensivelmente ao andar batial).

No sudeste do Pacífico, ao largo do Perú, o andar abissal apresenta o seu limite superior a 3 320 m sendo a temperatura em todo o andar de 1,8° C. Estende-se até à profundidade de 6 400 m. No Ártico aquele limite superior encontra-se a 425 m (e o inferior a 2 600 m) e coincide exactamente com o desaparecimento da massa de água do planalto continental e com o aparecimento das camadas inferiores de água do Atlântico. Coincide também com a profundidade limite das maiores modificações sazonárias da salinidade e da temperatura. Finalmente, em relação ao Antártico, diz Menzies et al (op. cit.) que o andar abissal está localizado entre 950 e 5 450 m, abrangendo grande parte do talude continental e a planície abissal.

Todos estes limites que acabamos de referir foram baseados nos níveis batimétricos em que se operam ^{modificações} ~~in~~itidas (determinadas matematicamente) na fauna de um modo geral e nomeadamente no que respeita aos Isópodes, havendo grande probabilidade de se poderem equiparar os dois sistemas de zonação assim obtidos (Menzies et al, 1973). Com efeito, segundo os autores citados, os Isópodes constituem um material ideal para podermos estabelecer um esquema de zonação do meio marinho, pelo facto de serem animais com desenvolvimento directo, sem passarem portanto por um estado larvar planctónico ou migratório, por as espécies serem na maioria bentónicas, sem quaisquer meios que lhes facultem a natação, vivendo geralmente

na vasa (no interior desta ou à superfície), por serem entre os invertebrados e crustáceos os animais mais abundantes nas grandes profundidades e finalmente pelo facto dos seus despojos não estarem sujeitos ao transporte de pequenas para grandes profundidades por correntes de turbidez, como se passa, por exemplo, com as conchas de moluscos e de foraminíferos.

Pelo que atrás ficou exposto parece pois que não se pode estabelecer à escala mundial um limite superior para o andar abissal, que terá antes carácter regional, embora se imponha verificar se todos os autores citados consideram como "abissais" os mesmos conjuntos faunísticos.

Outro facto ressalta também: é que os nossos conhecimentos sobre o assunto são ainda muito fragmentários. Para nos aproximarmos da resolução do problema será necessário estabelecer uma metodologia adequada, no que respeita nomeadamente às colheitas, a ser seguida por todos os que se debruçam sobre o problema, de modo a que os resultados obtidos possam ser comparados.

Em relação à costa portuguesa o somatório de trabalhos realizados não é ainda de molde a que nos possamos pronunciar sobre o limite superior do andar abissal. As observações realizadas a bordo do batiscafo FMRS III em 1956 (Pérès et al., 1957), dada a sua natureza, em pouco ou nada puderam contribuir para o esclarecimento do problema. Aquelles autores não consideram aliás ter atingido fundos cuja fauna possa ser considerada abissal, verificando que no decorrer das observações a fauna bentónica dos substratos móveis parecia nitidamente mais rica no andar mesobatial (mergulhos de 1 680 m a 2 200 m) que no andar opibatial (Pérès reconheceu mais tarde - 1961 - que não havia razão para distinguir estes dois andares pelo que os englobou no andar batial). As colheitas e observações realizadas durante a campanha do NRP Faial, em 1957 (Pérès, 1959) incidiram só sobre o sistema litoral e parte superior do andar batial. As colheitas que realizámos há anos a partir de navios de pesca de arrasto, no vale submarino da Malhada, também não são esclarecedoras, pois por um lado incidiram fundamentalmente sobre a fauna ictiológica e por outro nem se fizeram colheitas em número suficiente nem as profundidades atingidas (entre 300 e 400 m) se prestavam à finalidade aqui discutida.

Os mergulhos efectuados nos arquipélagos da Madeira e dos Açores (1966-1969) no andar batial e a parte superior do andar abissal, pelo batiscafo Archimédo (cf. Autores diversos, 1972), poderão contribuir para a resolução do problema, sobretudo se às observações que se fizeram se associarem os dados obtidos duran-

to a campanha Bi-Açores do navio oceanográfico "Jean-Charcot" (ainda em estudo) e de outras missões realizadas (cf. fig. 2).

2) Andar hadal

Este andar compreende o povoamento das ravinas abissais que se começa a distinguir do povoamento abissal entre 6 000 e 7 000 m de profundidade, e se estende desde a extremidade da planície abissal até às máximas profundidades conhecidas (cerca de 11 100 m na fossa das ilhas Marshall). Segundo Wiseman & Ovey (1953, in Menzies et al, 1973) uma ravina abissal é uma "longa e estreita depressão de paredões quase verticais existente nos grandes fundos marinhos", definição que segundo Menzies et al. (1973) necessita de ser completada com a indicação de que apresentam um fundo plano, uma alta incidência de actividade sísmica e anomalias negativas da gravidade. Conhecem-se actualmente 23 ravinas. Dezoito estão localizadas no Oceano Pacifico, quatro no Atlântico e uma no Índico.

Foi Bruun (1956) que propôs o termo hadal, termo esse utilizado por Belyaev (1966), autor de um dos melhores trabalhos do conjunto sobre a fauna das ravinas abissais. Diversos investigadores soviéticos utilizaram o termo "ultra-abissal" para designar a zona em questão. Zenkewitch (1954, in Menzies et al, 1973) foi o primeiro que a delimitou.

Wolff (1970), a quem se deve uma boa análise crítica sobre o conceito de fauna hadal, indica-nos as razões pelas quais é preferível utilizar o termo hadal (entre outras razões por evitar confusão com sub-andares do andar abissal, tal como foram definidos por Vinogradova 1958 - cf. Wolff, op. cit.). Menzies et al (1973) referem-se ao fundo das ravinas como "lower abyssal trench floor", considerando o andar como uma "zona" da "província" abissal. Menzies & George (1967) tinham já utilizado o termo "trench floor fauna" em 1967, baseados em colheitas que segundo estes autores tinham sido efectuadas no fundo de ravinas. Contudo, como já Wolff (1970) teve ocasião de referir, essas colheitas foram feitas a uma profundidade máxima de 6 200 metros e não podem ser de modo nenhum representativas do andar hadal. Julgamos pois que os termos "lower abyssal trench floor" ou "trench floor fauna" não poderão ser considerados como sinónimos do andar hadal.

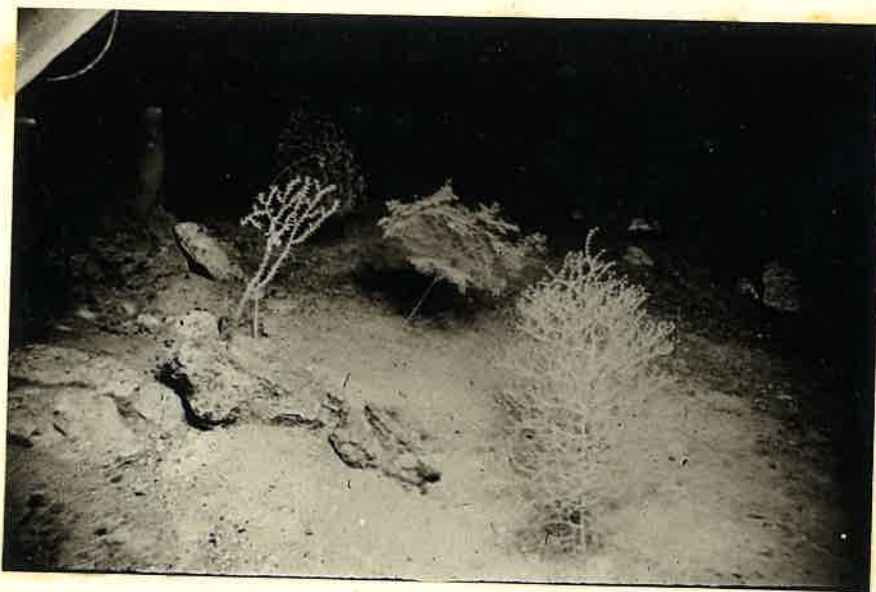


Fig. 2 - Fundo a 2 130 m apresentando duas esponjas em urna e os cnidários : Paramuricea sp., Mettalogorgia melanotrichos (2 exemplares) e um Chrisogorgidae (foto J. M. Pérès / batiscafo Archimède)

III - FACTORES FISICOS

7

Os fundos abissais e hadais ainda não estão suficientemente explorados para que possamos ter uma ideia clara de como determinados factores físicos - alcalinidade, pH, dióxido de carbono, etc. (cf. Bruun, 1957 ; Menzies, 1965) - influenciam os organismos bentónicos. Porém em relação a outros factores como a natureza dos sedimentos, a pressão e a temperatura, que são talvez os mais importantes, os dados disponíveis, embora por vezes muito incompletos, dão-nos indicações de como determinados fenómenos se poderão processar, ou pelo menos dão-nos uma ideia do que será o ambiente físico nas grandes profundidades marinhas.

E deles que nos passaremos a ocupar.

1) Topografia e sedimentos

A morfologia do fundo dos oceanos, no que respeita sobretudo aos acidentes orográficos mais importantes, é já relativamente bem conhecida.

Vinogradova (1959) chegou à conclusão que, entre outros factores como a temperatura, a natureza dos sedimentos, a pressão, a ausência de larvas pelágicas, o modo de nutrição e a distribuição da matéria nutritiva, o relevo do fundo (o macro-relevo, sobretudo) condicionam a distribuição das espécies de profundidade, restringindo-as a determinadas áreas : assim as fronteiras dessas diferentes áreas geográficas correspondem a cadeias de montanhas e a elevações. O autor citado distingue deste modo diversas áreas e sub-áreas biogeográficas nas grandes profundidades marinhas, entre 2 000 e 4 500 m profundidades para as quais existe o maior número de dados, quer físicos quer biológicos. Zonkevitch (1959) é também de opinião que a distribuição da fauna, tanto no andar abissal como no hadal, é devida em parte ao relevo do leito do oceano. Afirma também que a distribuição horizontal da fauna nas grandes profundidades é uma indicação válida sobre o antigo relevo dos fundos e torna possível uma reconstituição paleogeográfica.

As grandes ravinas abissais encontram-se também, do aspecto biológico, praticamente isoladas umas das outras, sendo cada uma delas caracterizada pela natureza do seu endemismo (Belyaev, 1970).

Embora possam existir, devido a circunstâncias várias, substratos sólidos (rochosos) nas grandes profundidades, os fundos são essencialmente constituídos por sedimentos móveis (sedimentos eupelágicos) constituídos por partículas de organismos pelágicos, juntamente com partículas de esqueletos de animais bentóni-

cos ou da fauna ictiológica profunda, assim como por uma fracção de colóides de origem terrígena (várias argilas). Em função da percentagem e da natureza química da fracção organogénica pelágica, assim se classificam os sedimentos eupelágicos em três grandes categorias : vasas calcárias, características dos mares quentes e que incluem as vasas de globigerinídeos que é o sedimento que cobre a maior superfície dos fundos oceânicos, sobretudo no Atlântico (esta vasa estende-se geralmente até profundidades da ordem de 3 600 m, podendo ser encontrada até 5 900 m) ; vasas siliciosas, em que se incluem não só as vasas de diatomáceas, próprias dos mares frios e que estão localizadas a uma profundidade média de 3 900 m, como as vasas de radiolários, dos mares quentes; argilas vermelhas (ou castanhas) dos grandes fundos, formadas por partículas mais finas do que as dos sedimentos atrás citados e possuindo um alto teor de ferro e manganésio (este pode constituir nódulos). Julga-se actualmente que a sua origem reside em argilas coloidais trazidas em suspensão desde os continentes, sendo assim um sedimento de origem terrígena (cf. Pérès, 1961) .

Se é verdade que a natureza do sedimento pode condicionar a composição da fauna, sobretudo em relação à meio- e microfauna, que nela vive alojada, no que diz respeito à macrofauna abissal e hadal é sobretudo o conteúdo em matéria orgânica que condiciona a sua distribuição , como veremos adiante.

Os sedimentos marinhos contêm elementos radioactivos como rádio e urânio. A radioactividade natural dos sedimentos eupelágicos é em regra bastante superior à dos continentes, existindo no meio abissal a maior concentração de rádio conhecida no ambiente marinho, variando essa concentração nos diferentes tipos de sedimento (cf. Menziès, 1965). Por razões ainda não esclarecidas a quantidade de rádio nos sedimentos pode ser mais elevada entre 10-20 cm abaixo da camada superficial. Parece pois provável que a vida bentónica abissal (a fauna endógena sobretudo) tenha estado sujeita a radiações durante milhares de anos (cf. Pérès, 1961; Menziès, 1965). Sobre os possíveis efeitos das radiações sobre a fauna bentónica das grandes profundidades teremos ocasião de nos referir mais adiante.

2) - Pressão

Os organismos das grandes profundidades marinhas estão sujeitos, como é óbvio, a grandes pressões que aumentam de uma bária por 10 metros de profundidade . A diferença fundamental entre o meio físico abissal e o meio físico hadal reside na existência de um aumento de pressão neste último.

Se existem já numerosos dados relativos ao comportamento de diversos organismos, das pequenas profundidades, relativamente à pressão (cf. Knight-Jones & Morgan, 1966) ainda não se conhecem bem os efeitos da mesma sobre a fisiologia dos organismos abissais e hadais (excepto no que diz respeito às bactérias barófilas), dadas as dificuldades inerentes às técnicas necessárias para a captura e manutenção dos animais à pressão a que vivem (os animais morrem ao sofrerem uma diminuição brusca de pressão, quando são retirados das profundidades). É no entanto muito provável que a sua acção tenha uma influência bastante importante sobre os organismos das grandes profundidades. Sabe-se, por exemplo, que a pressão hidrostática (função da densidade da água e da profundidade) afecta certas propriedades físicas das soluções, como a viscosidade, o equilíbrio iónico e a condutibilidade das mesmas, a solubilidade dos gases e outras, sendo legítimo admitir que uma alta pressão altere as propriedades da água do mar e, conseqüente e indirectamente, influencie a fisiologia e a ecologia dos organismos das grandes profundidades. Diversos autores são desta opinião (cf. Belyaev, 1966): Marshland (1956) considera a pressão como o factor mais importante na selecção natural, no que diz respeito à sua influência directa na fauna profunda; Wolff (1960) é de opinião que a ausência de determinados grupos de animais no andar ^{hadal} ~~andar~~ é devida à pressão; Schlieper (1963) afirma o efeito da pressão hidrostática sobre a distribuição vertical dos animais marinhos é comparável à da temperatura na sua distribuição meridional nas águas superficiais; Menzies & Wilson (1961) consideram a pressão como um factor ecológico muito importante nas grandes profundidades, onde a fauna não pode existir sem que haja uma adaptação fisiológica relativamente a essa pressão.

Madsen (1961) não partilha no entanto esta última opinião, não considerando necessária uma adaptação fisiológica especial. Contudo não fornece elementos concretos para defesa do seu ponto de vista e os dados existentes sobre a distribuição da fauna hadal não condizem com o seu ponto de vista.

Fontaine (1930) após ter verificado diversos efeitos da pressão sobre os sistemas vivos afirma que aquele factor não pode ser menos prezado se quisermos estudar o problema da vida nas grandes profundidades.

Belyaev, (op. cit.) julga ser muito provável que futuros estudos sobre espécies euribáticas revelem diferenças morfológicas no que diz respeito a populações vivendo a profundidades diferentes, ou que demonstrem que essas populações são diferentes fisiologicamente. Como exemplo refere-se ao tanaidáceo Neotanaid serratispinosus que apresenta duas formas : uma típica, que vive entre

700 e 3 500 m e outra hadal (Wolff, 1956). As duas formas apresentam-se fisiologicamente distintas, embora morfológicamente sejam semelhantes.

Segundo Knight-Jones & Morgan (1966), Ebbocke (1935) experimentou os efeitos, em animais que vivem a pequenas profundidades, de pressões correspondentes às que existem nas maiores profundidades marinhas. A maioria dos animais submetidos às experiências morreram rapidamente, sob pressões de poucas centenas de bárias, tendo-se verificado que os animais de maior complexidade orgânica eram os que mais rapidamente sofriam os efeitos nefastos da pressão. Pressões de cerca de 100 bárias induziam um aumento de actividade nalguns pequenos crustáceos e medusas, mas pressões superiores, exercidas durante um certo tempo, produziam a morte.

Dentro desta gama de experiências verificou-se, por exemplo, que o desenvolvimento do copépode Tigriopus sp. continuava sob uma pressão de 600 bárias, embora anormalmente e conduzindo a uma modificação na proporção dos sexos (Vacquier, 1962, in Knight-Jones & Morgan, op. cit.), assim como os batimentos do coração dos embriões de Fundulus sp. (peixe teleósteo) abrandavam de ritmo e paravam (reversivelmente) sob pressões da ordem de 100 bárias (Draper & Edwards, 1932, in Knight-Jones & Morgan, op. cit.)

Existem no entanto animais de pequenas profundidades (litorais) que resistem a altas pressões; Sano (1959) verificou que as algas verdes Enteromorpha linza e Ulva sp., os briozoários Bugula neritina e Menipea occidentalis, o lameli-brânquio Mytilus edulis e o crustáceo Balanus amphitrite hawaiiensis, que se encontravam fixos ao casco do batiscafo FNRS III, sobreviveram a uma imersão que decorreu entre 2 000 a 3 000 m.

Pelo nosso lado (publicação futura) colhemos vivos numa reentrância do casco do batiscafo Archimede, quando da sua campanha nos Açores em 1969, uma colónia bem desenvolvida do briozoário Bugula sp., dois exemplares de um crustáceo balanídeo e um jovem Mytilus sp., assim como algas verdes filamentosas que tinham na véspera sido sujeitos a uma pressão correspondente a 1 730 m de profundidade e seis dias antes descido a 3 150 m.

Segundo Scholes & Shewan (1964) não é surpreendente que num meio em que existe uma grande pressão hidrostática se possam encontrar bactérias, que aí conseguem sobreviver ou até preferir essas condições pouco habituais, devendo-se a Zo Bell e a Johnson a prioridade desta descoberta. Diversas bactérias barófilas foram isoladas a profundidades superiores a 1 000 m incluindo as das ravinas abissais do Pacífico. Zo Bell & Morita (1959) verificaram que essas bactérias

quando mantidas em cultura, à pressão e temperatura a que estavam submetidas naturalmente, apresentavam crescimento e uma actividade fisiológica normal.

Algumas dessas bactérias necessitam das pressões referidas para poderem crescer. Devido à sua relativa simplicidade de organização as bactérias figuram talvez entre organismos mais tolerantes à pressão.

Scholes & Shewan (1964), dizem ainda que se existem de facto verdadeiros organismos barofílicos nenhuma explicação foi ainda dada sobre o mecanismo da sua adaptação às altas pressões. Zo Bell & Oppenheimer (1950, in Knight-Jones & Morgan, 1966) foram de opinião que os efeitos desfavoráveis das altas pressões sobre as bactérias, actuavam presumivelmente não como força esmagadora, mas pela maneira como afectavam o seu equilíbrio físico-químico.

De igual modo a pressão altera também o equilíbrio físico-químico dos organismos mais complexos a todos os níveis, incluindo o celular e o molecular (cf. Knight-Jones & Morgan, 1966 ; Morita, 1967) .

O estudo das alterações provocadas pela pressão nos ácidos nucleicos foi já abordado por diversos autores (cf. Morita, 1967). Kalckar (1964, in Belyaev, 1966), por exemplo, ao fazer ^{uma} revisão dos efeitos biológicos da alta pressão emite a opinião de que a pressão hidrostática altera o equilíbrio entre as cadeias de ADN e influencia também o metabolismo das proteínas nos ribosomas. Segundo Knight-Jones & Morgan (1966) no trabalho de Johnson, Eyring & Polissar (1954) são citados vários exemplos do modo como a pressão afecta os sistemas vivos. A complexidade dos sistemas vivos é tal que os efeitos de grandes modificações de pressão são também necessariamente complexos. A pressão terá algum efeito sempre que uma reacção envolver uma modificação de volume. Esta modificação de volume está relacionada com modificações na estrutura molecular, tendo Web (1963, in Knight-Jones & Morgan, op. cit.) dado vários exemplos sobre o assunto, como por exemplo as modificações ^{sua} de volume implicarem modificações no comprimento das cadeias moleculares ou na ^{sua} formação, assim como no arranjo de novas estruturas moleculares.

Muitos outros aspectos da influência exercida pela pressão a nível molecular foram já mais ou menos extensamente tratados, por diversos autores (cf. Knight-Jones & Morgan, 1966; Morita, 1967). Pelo que atrás ficou exposto verifica-se que a pressão hidrostática é um factor ecológico fundamental no meio marinho. A existência de vida nas grandes profundidades marinhas depende de uma adaptação fisiológica a altas pressões (Knight-Jones & Qasim, 1955)

3) Temperatura e salinidade

A temperatura e a salinidade, são dois dos factores mais importantes a interferirem na vida dos animais marinhos. Não só determinam as propriedades físico-químicas das massas de água, como existe também uma complexa correlação entre os efeitos biológicos da temperatura e os da salinidade.

As variações da salinidade, a profundidades ^{superiores} a 2 000 m são em regra mínimas, sendo a salinidade média (no Atlântico e de um modo geral) de 34.8‰ e a variação de 0.2‰. As pequenas variações de salinidade junto ao fundo parecem não ter importância biológica (cf. Bruun, 1957).

No que diz respeito aos animais marinhos das pequenas e médias profundidades conhecem-se já numerosos efeitos da temperatura sobre o metabolismo e actividade, a reprodução, a distribuição vertical e horizontal, as dimensões e a forma dos indivíduos e muitos outros (cf. Gunter 1957; Kinne, 1963). Muitas das conclusões a que se chegou poderão talvez aplicar-se aos animais das grandes profundidades, mas é necessária a comprovação experimental, que nem sempre é fácil por se revestir das dificuldades apontadas a propósito da pressão.

A temperatura a profundidades superiores a 2 000 m está de um modo geral compreendida entre 0,5° C e 4° C embora haja valores que se afastem destes, como 14° C no Mediterrâneo, -1,2° C no Ártico e no Antártico e 6° C no mar das Caraíbas.

Durante a campanha do batiscafo Archimède em 1969, nos Açores, registaram-se temperaturas sensivelmente compreendidas entre 2,9° C e 3,9° C correspondentes a profundidades entre 2 000 e 3 100 m.

Bruun (1957) propôs o termo psiscríca para designar a fauna aquática que vive a temperaturas inferiores a 10° C e por seu turno Menzies (1963, in Menzies, 1965) propôs o de hipopsiscríca para aquela que vive a menos de 0° C.

Segundo Menzies (1965) é de admitir que nas grandes profundidades marinhas, a baixa temperatura tenha influência na fisiologia e crescimento dos animais poiquilotérmicos. É assim provável que no Ártico e no Antártico os animais possuam nos fluídos do seu organismo uma substância anti-congelante ou que exista uma maior concentração osmótica do sangue (cf. Kinne, 1963). Pode suceder que não se encontre nos organismos abissais uma correlação entre a temperatura e a salinidade devido a desconhecer-se nas profundidades abissais qualquer variação da salinidade fisiologicamente significativa. Os animais serão provavelmente estreitamente ostenotérmicos. Desde que se consigam distinguir, taxonomicamente, populações que vivem a mais e a menos de 0° C, é legítimo admitir que se encon-

trará uma explicação fisiológica justificativa dessa distinção. É também razoável admitir que o grau de ostenotermia apresentado pelas formas abissais deva ultrapassar, em muito, o que é conhecido relativamente a outros grupos de poiquilotérmicos podendo-se esperar um certo grau de ajustamento genético

a uma temperatura sazonal uniforme e constante. Este facto pode ser significativo relativamente ao fenómeno do gigantismo abissal em que os animais atingem dimensões apreciáveis a baixas temperaturas, o que pode estar relacionado com taxas reduzidas do metabolismo e de crescimento, factos que concorrem para um atraso na maturação sexual e prolongamento da vida. Esta afirmação é no entanto a priori uma vez que se trata de uma extrapolação do que se passa com organismos de pequenas profundidades.

A adaptação genética à temperatura pode ser posta em evidência pelos animais que vivem a profundidades diferentes (Kinne, 1963).

Relativamente à influência da temperatura sobre os organismos das grandes profundidades Menzies (1965) cita ainda o caso da ocorrência, muito frequente nos isópodes abissais, de animais de tamanho médio com patas larvares, apresentando ao mesmo tempo características sexuais em vias de desenvolvimento. A explicação deste fenómeno exigirá ainda muitas e aturadas investigações.

4) Oxigénio

No estado actual dos nossos conhecimentos, o teor de oxigénio a todos os níveis dos andares abissal e hadal resulta dos sedimentos que se encontram num estado de oxidação na maior parte dos fundos (Menzies, 1965).

Segundo Bruun (1957), é provável que haja uma relação entre as diferentes zonas de concentração do oxigénio e a distribuição das espécies animais mas segundo os conhecimentos actuais ainda não é possível afirmá-lo.

O estudo da influência do teor de oxigénio sobre a fauna abissal e hadal exigirá ainda numerosas investigações.

5) Uniformidade de características físicas

Segundo Menzies (1965) o aspecto dominante no ambiente físico abissal e hadal é sem dúvida nenhuma aquele que lhe é conferido pela relativa uniformidade da distribuição da temperatura, da salinidade e do oxigénio dissolvido, uniformidade essa que aumenta com a profundidade (abaixo de 2 000 m). Assim a 50° N, no Atlântico, a temperatura a 2 000 m é de 3,32° C e apenas 1° C mais baixa (2,38° C)

a 4 000 m. A salinidade varia entre 34.92 ‰ e 34.95 ‰ entre 2 000 e 4 000 m respectivamente. O oxigénio, por seu turno, apresenta valores entre 6.30 e 6.34 ml/l entre as profundidades citadas. Os sedimentos porém, como já tivemos ocasião de referir, são diversos entre aquelas mesmas profundidades e à mesma latitude, variando entre a vasa de globigerinídeos e as argilas vermelhas.

Julgou-se durante muito tempo que nos fundos abissais e hadais as massas de água seriam caracterizadas pela sua imobilidade (cf. por exemplo Fage, 1954). Observações mais recentes, algumas delas efectuadas a partir de batiscafos demonstraram que assim não era e que nas grandes profundidades também existiam correntes junto ao fundo (cf. Pérès, 1961; Monzies et al., 1973).

A uniformidade das características físicas do meio abissal e hadal levou diversos oceanógrafos como Zenkevitch & Birstein (1960), a deduzirem que durante os tempos geológicos não teria havido modificações dessas características. Outros autores, nomeadamente Monzies et al., (1961) são no entanto de opinião contrária, demonstrando existência de modificações nas características do meio abissal no decorrer dos tempos geológicos. Este conceito está na origem de uma nova noção que é a existência de nichos diferentes no domínio abissal. Com efeito a natureza dos sedimentos pode variar e a fauna apresenta também grandes variações, tanto qualitativa como quantitativamente (cf. por exemplo Autores diversos, 1971). Sanders (1963) verificou que embora existisse no meio abissal uma aparente uniformidade de características, os lamelibrânquios não eram ubiquistas numa determinada região estando pelo contrário restritos a determinadas áreas. Dados preliminares referentes a outros grupos de animais bentónicos condizem com os dados referentes aos lamelibrânquios.

Hessler & Sanders (1967) e Hessler & Jumars (1974) puseram em evidência a grande diversidade de organismos existentes em diferentes zonas do meio abissal. Diversidade essa que se pôde aperceber durante a campanha do batiscafo Archimède nos Açores (cf. Autores diversos, 1971).

A desigual distribuição dos organismos e a sua grande diversidade resultam certamente da acção de um factor biótico, que diz respeito às relações interespecíficas (Day, 1963), sobre os diferentes nichos físicos, o que se traduz pela existência de múltiplos ambientes, mesmo numa área reduzida.

IV - CARACTERÍSTICAS DA FAUNA1) Composição

A ideia de que uma das principais características do bentos das grandes profundidades era o seu empobrecimento progressivo, em função do aumento da profundidade (cf. Pérès, 1961), foi contrariada pela primeira vez por Hessler & Sanders (1967) que puseram em evidência grande^a diversidade (definida com o número total de espécies numa colheita) apresentada nas colheitas efectuadas com uma draga da sua invenção (vulgarmente chamada draga Sanders). É evidente que a pequena diversidade encontrada nas colheitas de diversos investigadores resulta da utilização de engenhos de captura não adequados.

A diversidade nas grandes profundidades é muito maior do que em ambientes equivalentes de águas pouco profundas, a latitudes de clima temperado e é da mesma amplitude que nas águas tropicais pouco profundas. A alta diversidade nas grandes profundidades pode ser explicada^{da} como sendo o resultado da grande estabilidade do ambiente físico, não só do seu grau durante um curto período, mas também em função do tempo (com todas as implicações geológicas) durante o qual um certo número de condições prevalecerem (cf. Hessler & Sanders, op. cit.).

Segundo Sanders & Hessler (1969) e em termos de diversidade, nos fundos abissais são os crustáceos que apresentam o maior número de espécies, seguindo-se-lhes os poliquetas e os lamelibrânquios, estando os ofiurídeos sempre representados por algumas espécies.

Os estudos sobre as unidades de povoamento do andar abissal são ainda um tanto sumários. No nordeste do Atlântico (cf. Pérès, 1961), assiste-se entre 3 000 e 4 000 m de profundidade a uma modificação radical entre o povoamento (incluindo a endofauna) da vasa batial e o da vasa abissal, o que justifica a separação dos dois andares. Assim o conjunto malacológico fundamental da endofauna - Dentalium agile, Siphonodentalium quinquangulare, Abra longicallus (e outras espécies) - dá lugar a Abra profundorum e aparece a esponja Hyalonema lusitanica. A fauna epibiótica, sedentária e vágil, também se modifica de um modo mais ou menos radical com o aparecimento do asterídeo Crenaster semispinosus e sobretudo pela substituição das espécies de holotúrias Elasipoda, que se traduz pela presença de espécies dos géneros Oncirophanta, Psychropotes, Benthodytes, etc. No noroeste do Pacífico (Zenkevitch & Filatova, 1958, in Pérès, op. cit.) geralmente entre 3 000 e 6 000 m, existe um povoamento composto por formas típicas dos abismos oceânicos, em que os organismos dominantes são holotúrias Elpi-

diidae e Psychropotidae, asterídeos Porcellanasteridae e Brisingidae, equinídeos do género Bathycrinus, poliquetas entre os quais se destacam espécies das famílias Maldanidae e Ampharetidae e o pelocípode Spinula oceanica, da família Malletiidae.

Bruun (1957) exemplifica a constituição da comunidade abissal através de colheitas realizadas por arrasto a cerca de 5 000 m de profundidade, entre Moçambique e Madagascar, insistindo sobre a dominância das holotúrias dos géneros Psychropotes, Deima, Benthodytes e das famílias Molpadiidae e Synnallactidae assim como de ofiurídeos de que estão representadas espécies tipicamente abissais da família Ophiopodidae. Encontrou também alguns Asterídeos (dos géneros Styracaster e Goniaster, por exemplo) um ouriço Spatangidae, um crinóide, poliquetas, representados em abundância, sobretudo pelas famílias Oweniidae, Opheliidae, Maldanidae, Glyceridae e Capitellidae, diversos moluscos e crustáceos decápodes entre os quais espécies dos géneros Parapagurus e Ethusa.

No que diz respeito aos isópodes, Menzies et al (1973) dizem que o número de famílias, de géneros e de espécies aumenta na "província" abissal (onde estes autores incluem os andares abissal e hadal) em relação à "zona arquibêntica de transição" (que corresponde sensivelmente ao andar batial, como já dissemos). Os Asellota constituem 75 a 83% da totalidade da fauna de isópodes na província abissal.

Menzies et al (op. cit.) fornecem também numerosos dados sobre a composição da fauna abissal de diversas regiões do globo, composição essa muito semelhante à que foi posta em evidência pelos autores atrás citados.

As observações que realizámos a partir do batiscafo Archimede, entre 2 530 e 3 400 m de profundidade a sudeste da ilha de Santa Maria, nos Açores, (Saldaña, 1972), permitiram-nos verificar que a fauna era de características abissais. Entre outros elementos estavam presentes numerosas holotúrias Synnallactidae (fig. 3) assim como Benthodytes cf. janthina, o ofiurídeo Ophiomusium lymani e asterídeos Brisingidae (fig. 4).

A zona de transição entre a fauna abissal e a hadal, dá-se como já dissemos, entre 6 000 e 7 000 metros de profundidade sendo o resultado do aumento da pressão hidrostática e provavelmente de condições de alimentação favoráveis, devidas a uma sedimentação intensiva nas ravinas.

Wolff (1960) fez uma boa síntese sobre fauna do andar hadal que é caracterizada (Wolff, 1970) pelo seu grau de endemismo e por uma composição que em muitos aspectos ^{difere} da existente nas zonas abissais vizinhas. Não se pode dizer por



Fig. 3 - Holotúrias Synnalactidae
(2 700 m de profundidade, SE dos Açores,
foto autor / batiscafo Archimède)



Fig. 4 - Asterídeo Brisingidae
(2 600 m de profundidade, SE dos Açores
foto autor / batiscafo Archimède).

enquanto até que ponto as espécies e os táxones mais elevados estejam restringidos às diversas zonas batimétricas, mas os dados disponíveis sugerem que o endemismo abissal e hadal, a nível específico, seja da mesma amplitude. Os dados existentes são, no entanto, ainda insuficientes para que se possa comparar o endemismo a nível genérico. O número de famílias exclusivas dos andares abissal e hadal é restrito.

As holotúrias, os poliquetas, os lamelibrânquios, os isópodes, as actínias, os anfípodes e os gastrópodos são os grupos de animais que dominam no andar hadal, não só em número de espécies como em número de indivíduos. Esta dominância relativa, a diferentes níveis do andar hadal, é bastante uniforme e é, com poucas excepções, muito semelhante de uma ravina para outra, como se pode verificar ao comparar a fauna de ravinas em que se tenha colhido um pequeno número de espécies e de indivíduos.

Embora haja discrepância entre a percentagem de ocorrência dos elementos da fauna nas bacias abissais (noroeste e nordeste do Pacífico) e nas ravinas abissais o panorama geral da composição faunística e a relativa frequência dos diferentes grupos é a mesma naquelas duas zonas batimétricas.

Os dados de que se dispõe indicam que os anfípodes, os poliquetas, os lamelibrânquios, os equiurídeos e as holotúrias apresentam uma mais alta percentagem de espécies no andar hadal do que no andar abissal, enquanto se passa o contrário relativamente aos asterídeos, aos equinídeos, aos sipunculídeos e aos ofiurídeos. No andar abissal nunca se colheu um número de exemplares de holotúrias tão elevado como nas profundidades médias e máximas do andar hadal, em que esse número atingiu alguns milhares de indivíduos por cada arrasto efectuado (Wolff, 1960, 1970). No andar hadal ocorrem em pequeno número alguns cnidários (excepto actínias e cifozoários), turbelários, briozoários, cirrípedes, cumáceos e peixes. Os crustáceos decápodes faltam completamente.

2) Distribuição

Como justamente indica Menzies et al., (1973) foram omitidas diversas opiniões sobre a zoogeografia dos animais das grandes profundidades, todas elas mais ou menos correctas se tivermos em atenção a profundidade a que foram feitas as observações. Em 1957, Bruun, ainda punha a hipótese de que as espécies profundas tinham uma distribuição mundial, exemplificando com algumas espécies de peixes. Ekman, quatro anos mais cedo (1953), tinha emitido opinião diferente, dizendo que as espécies abissais não tinham uma tão larga distribuição. Ekman (op.

cit.) referiu-se a espécies nitidamente abissais, ao passo que outros autores referiram-se a espécies de profundidades menores, estando portanto em causa faunas diferentes.

A distribuição da fauna na parte superior das margens continentais, abaixo da plataforma continental é caracterizada por uma alta proporção de espécies que se encontram em ambas as margens de um mesmo oceano e por vezes em todos os oceanos. Foi este tipo de distribuição que levou diversos autores a julgar que a fauna abissal tinha uma composição idêntica em todos os mares do globo (cf. Menzies et al., 1973). Para darmos um exemplo citaremos o caso do ofiurídeo Ophiomusium lymani que observámos na parte superior do andar abissal, ao largo dos Açores (Saldanha, 1972) e que existe também no resto do Atlântico Norte, no Pacífico Sul e Norte e no Antártico, não se sabendo por enquanto se também existe no Ártico.

Vinogradova publicou em 1959 um trabalho (que hoje é clássico) sobre a distribuição zoogeográfica do benthos abissal e hadal. Aquela autor analisou a distribuição geográfica de determinados grupos de invertebrados bentónicos (1031 espécies) a profundidades superiores a 2 000 m e demonstrou que 84% das espécies estavam confinadas a um único oceano e que apenas 4% ocorriam no Pacífico, no Atlântico e no Índico, possuindo cada um dos oceanos uma fauna própria. Verificou que no Pacífico e no Atlântico 75% das espécies profundas eram endémicas e que no Índico a percentagem era menor. Verificou também que os géneros e as famílias de animais profundos tinham geralmente uma grande distribuição, aumentando o endemismo, a nível específico, com a profundidade.

Vinogradova (op. cit.) distingue três regiões zoogeográficas nos fundos abissais : a que abrange o Pacífico e a parte norte do Índico, a Atlântica e a Antártica, cada uma delas sub-dividida, por sua vez, em sub-regiões e províncias (cf. Vinogradova, 1959, fig. 1'). Um dos principais factores que afecta a distribuição da fauna bentónica parece ser a configuração do fundo do oceano, especialmente o macro-relevo, como já tivemos ocasião de referir. Assim as fronteiras entre as regiões zoogeográficas correspondem às cristas submarinas e outras elevações. Segundo o mesmo autor as espécies de invertebrados bentónicos abissais que apresentam uma larga distribuição vertical têm também uma extensa distribuição horizontal. Todos os organismos abissais cosmopolitas são euribáticos. Pelo contrário, as espécies ostenobáticas ocorrem apenas em áreas restritas.

Vários autores têm-se referido a dois fenómenos designados por submergência polar e emergência polar, que ocorrem de modo idêntico a latitudes elevadas,

próximo dos pólos. Com efeito verifica-se haver uma tendência para que espécies de pouca profundidade dotadas de olhos, penetrem na zona abissal ao mesmo tempo que se observa o fenómeno inverso, isto é, a ocorrência a pequena profundidade de espécies abissais, sem olhos.

Relativamente ao segundo fenómeno, diversos autores (cf. Menzies et al., 1973) verificaram que determinadas espécies da região equatorial e baixas latitudes, tendiam a emergir nas águas pouco profundas dos pólos. Este fenómeno pode ser ilustrado por isópodes Asellota pertencentes a géneros como Macrostylis e Haploniscus, tipicamente bentónicos e Storthyngura, Ilyarachna, Eurycope, Desmosoma e Munnopsis. Todos estes isópodes se encontram largamente distribuídos por todos os oceanos. São todos cegos e não possuem vestígios de olhos. O limite superior da distribuição vertical dos géneros citados apresenta uma relação estreita com o limite superior do andar abissal. Os factores luz e temperatura deverão ser dos principais responsáveis por este fenómeno.

3)- Biomassa

Do aspecto ponderal (biomassa) não foram ainda efectuados de um modo sistemático os estudos necessários para termos uma noção exacta da variação de valores e sua dependência ou não da profundidade. Os dados existentes referem-se ainda, em regra, a pesos húmidos, o que, como se sabe, pode arrastar erros de cálculo consideráveis. Só a biomassa expressa em peso seco poderá ter valor comparativo. Neste campo há ainda um grande trabalho a fazer, nomeadamente no estabelecimento de uma técnica de determinação desse peso seco que venha a ser seguida por todos os investigadores.

Menzies et al., (1973) apresentam-nos uma boa complicação dos dados existentes referentes a diversas regiões do globo e a diferentes profundidades. Vinogradova (1962, in Menzies et al., op. cit.) verificou existirem certa regularidade na distribuição da biomassa nas profundidades abissais. De um modo geral o valor da biomassa eleva-se com a latitude e decresce com a profundidade e com o aumento de distância da terra.

Abaixo do talude continental e nos fundos constituídos por argilas vermelhas a biomassa é geralmente de 0,01 a 0,05 gr/m², mas sempre inferior a 0,1 gr/m². A profundidades abaixo dos 6 000 m há uma variação considerável na biomassa bentónica. Duas ravinas abissais (Kurilo-Kamchatka e Milne-Edwards) apresentam uma biomassa anormalmente alta (cf. Menzies et al., op. cit.). Na fossa Milne-Edwards a biomassa a 5 750 m é de 0,33gr/m² e a 6 200 m de 0,85gr/m². Para explicar es-

tes valores anormalmente altos tendo em linha de conta a profundidade, deverão certamente ser pesquisadas a influência que possa ter a distância do terra e consequentemente a sedimentação e enriquecimento em matérias orgânicas.

4) - Nutrição

Segundo Menzies (1965) uma das fontes primárias de nutrição dos organismos abissais provém de vegetais fotosintéticos terrestres arrastados para o mar (Bruun, 1956, colheu numerosos restos vegetais na fossa das Filipinas a 10.190 m, por exemplo). Este material nutritivo é de um modo geral levado até às grandes profundidades por meio de correntes de turbidez. Outra fonte nutritiva provém dos restos de vegetais marinhos e terrestres que flutuam à superfície do mar e por uma queda ininterrupta de fito- e zooplâncton morto e das partículas que deles derivam. Este último factor seria mais importante para a nutrição do bentos abissal do que a productividade primária nas águas superficiais.

Todos estes fenómenos ocorrem mais intensamente junto às massas terrestres onde os nutrientes dos vegetais são melhor reciclados e em quantidade suficiente para assegurarem uma alta taxa de produção orgânica primária. Daí a existência de uma maior biomassa nos fundos mais próximos de terra. Longe dela, em pleno oceano, a fonte de alimentos da fauna abissal deriva na sua maior parte das massas de água suprajacentes que são relativamente pobres no que diz respeito à produção primária.

A prova cabal da influência da queda de organismos planctónicos ou dos seus restos, sobre a biomassa bentónica foi posta em evidência por Filatova & Zenkevitch (1960, in Menzies et al., 1973) ao assinalarem a existência de uma alta biomassa bentónica a profundidades superiores a 2 000 m, sob a influência da corrente equatorial do Pacífico. Todas as colheitas foram efectuadas longe de terra e assim apenas o impacto da produtividade das águas de correntes tropicais é responsável pelo aumento da produtividade bentónica.

As partículas orgânicas que chegam ao fundo podem não ser directamente utilizadas pelos organismos bentónicos e julga-se que o seu aproveitamento seja indirecto, depois de serem transformados em matéria viva bacteriana. Na verdade as bactérias são também uma fonte importante de nutrição dos invertebrados bentónicos (Pérès, 1961).

A migração vertical em cadeia do zooplâncton, também pode assegurar uma fonte secundária de alimentação, tal como Vinogradov (1961) afirmou (in Menzies et al., 1973).

O plâncton profundo alimentar-se-ia daquele que se encontra a um nível imediatamente superior e assim sucessivamente até se atingirem as camadas de água superficiais onde existe fitoplâncton (cf. fig. 5).

Para Menzies et al., (1973) parece ser mais provável que os elementos do zooplâncton do nível mais profundo dependam do bentos e não o contrário, facto demonstrado por Barnard (1962) em relação a certos anfípodos.

Dissemos já que a quantidade de matéria orgânica existente nos dos sedimentos é um dos factores que pode condicionar a distribuição da macrofauna abissal e hadal.

Com efeito, Sokolova (1959) demonstrou que a composição e a abundância das comunidades abissais e hadais eram essencialmente determinadas pela quantidade de deposição de partículas orgânicas no fundo do oceano e pela quantidade dessas mesmas partículas em suspensão nas camadas de água suprajacentes. Deste modo, a zonação das comunidades estende-se por regiões cobertas por diferentes tipos de sedimento. Os organismos dominantes em cada uma dessas regiões são aqueles cujos hábitos alimentares melhor lhe estão adaptados. Nas áreas em que a taxa de sedimentação é rápida, os animais bentónicos são abundantes e podemos agrupá-los em três categorias diferentes, se nos basearmos nos seus hábitos alimentares : os que ingerem os sedimentos superficiais por se alimentarem de partículas depositadas no fundo - detritívoros, os que capturam as partículas em suspensão na água - suspensívoros e os carnívoros.

São no entanto os detritívoros os animais abundantes nessas áreas de sedimentação mais rápida. Por seu turno são os suspensívoros que dominam nos fundos onde é elevada a concentração de matéria orgânica em suspensão, mas onde a sedimentação não é grande.

Nas águas onde há uma pequena quantidade de partículas orgânicas em suspensão e onde a taxa de sedimentação é baixa, existe um maior número de detritívoros e poucos animais pertencentes às outras duas categorias. Nestes locais o povoamento bentónico é esparso.

A distribuição atrás exposta foi encontrada em diversas ravinas do Pacífico onde se encontrou uma relação bem definida entre os tipos de hábito alimentar e três tipos diferentes de zonas do fundo, estas dependentes da topografia ou seja da articulação de zonas mais ou menos inclinadas (taludes) com outras mais ou menos horizontais, conforme o aumento de profundidade (observações efectuadas entre 1 000 e 10 000 m) (fig. 6).

Nas zonas que ocorrem na base dos taludes (C, Cl) encontram-se animais com

Profundidade
(cm m)

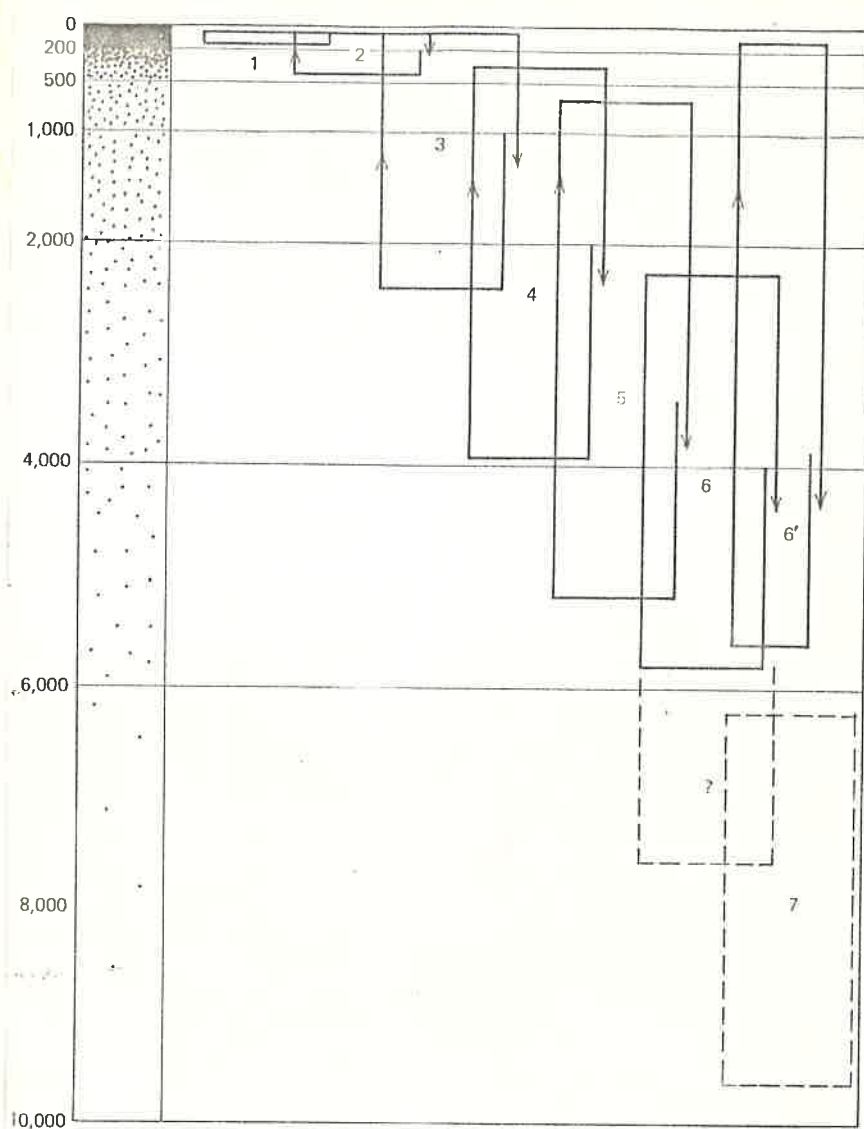


Fig. 5 - Esquema das migrações verticais, em cadeia, do zooplâncton.

1- migrações das espécies superficiais; 2 - migrações que ocorrem nas massas de água superficiais e numa zona de transição; 3 - migrações que ocorrem nas águas superficiais, na zona de transição e nas camadas superiores das zonas profundas; 4 - migrações que se estendem entre a zona de transição e parte da zona profunda; 5 - migrações que se efectuam na quase totalidade da zona profunda; 6 - 6' - migrações que ocorrem na zona profunda e migrações regulares de algumas espécies que se ostendem por toda a coluna de água; 7 - zona de distribuição dos animais hadais. Na coluna da esquerda as pontuações indicam a variação da abundância de plâncton em função da profundidade - a frequência de pontos é proporcional à biomassa do plâncton (segundo Vinogradov, 1961, in Menzies et al., 1973)

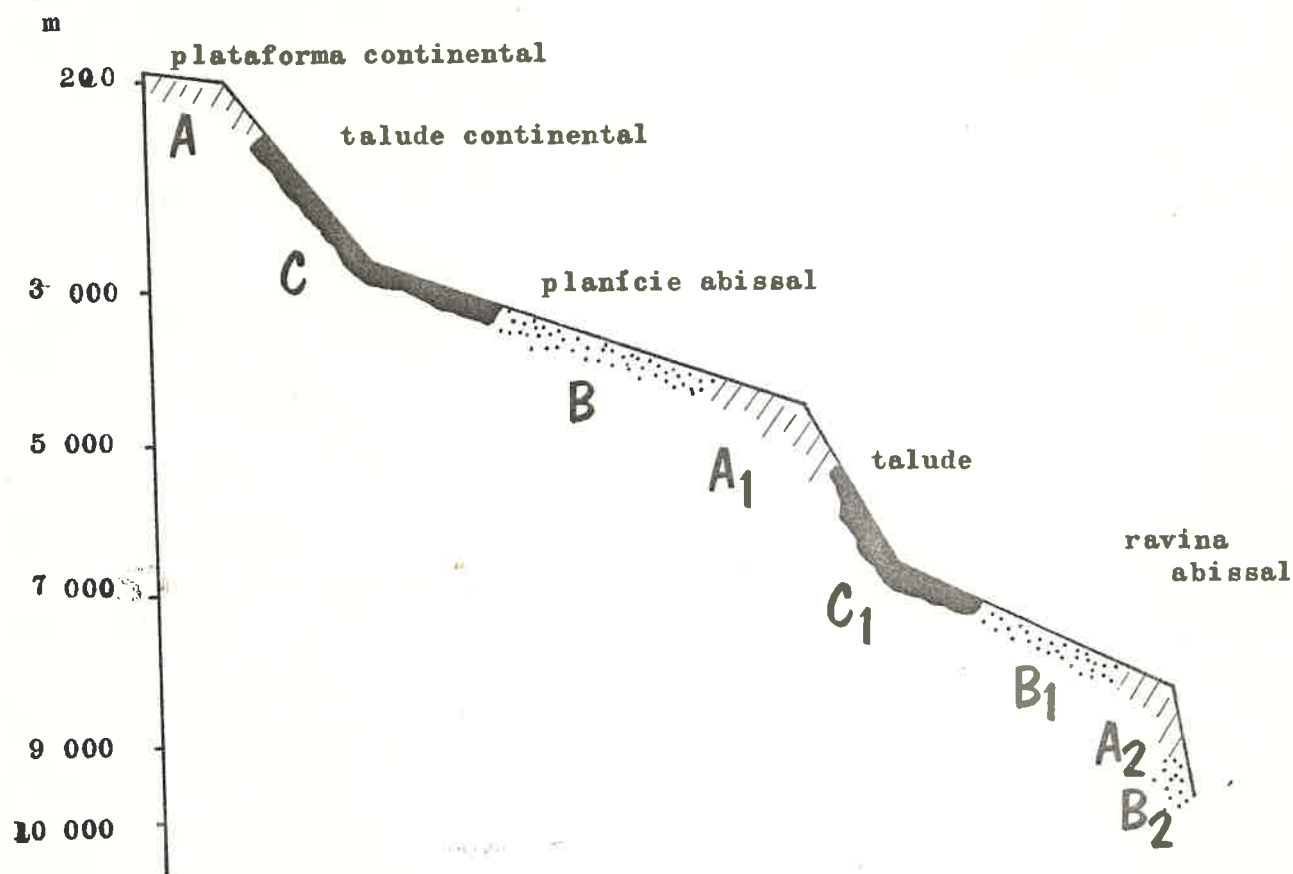


Fig.6 - Relação entre as diversas zonas do fundo e os hábitos alimentares da fauna (v. explicação no texto) - adaptado de Sokolova (1959)

os três tipos de hábitos alimentares, nas zonas de articulação dos fundos mais ou menos horizontais com os taludes (A , A_1 , A_2) dominam os suspensívoros e finalmente nos fundos sensivelmente horizontais (B , B_1 , B_2) abundam os detritívoros. Esta última zona nem sempre ocorre e depende de um certo número de condições, sobretudo da taxa de sedimentação.

Nas ravinas abissais existe portanto uma relação estreita entre grande número de fenómenos geológicos, incluindo a topografia e a sedimentação e as condições biológicas, concorrendo para estabelecer a alternância de zonas faunísticas.

Segundo Sokolova (1968) as condições de nutrição da macrofauna abissal e hadal, à escala oceânica, são denominadas eutróficas em todas as zonas em que os sedimentos possuem altas concentrações de matéria orgânica e oligotróficas nas zonas de baixa concentração. As diferenças entre estes dois tipos de zona não dizem apenas respeito ao teor de matéria orgânica, pois residem também no modo como este se acumula e se transforma nos sedimentos do fundo. Assim um mesmo tipo de sedimento (pertencente a zonas tróficas diferentes) pode apresentar povoamentos diferentes e inversamente. Entre a composição granulométrica dos sedimentos e o seu conteúdo em matéria orgânica existe uma estreita relação e, em regra, quanto menores forem as partículas minerais que compõem o sedimento, maior será o seu teor em matéria orgânica. O efeito que possa ter a natureza da composição do sedimento (em elementos que não sejam orgânicos) sobre o povoamento bentónico é muitas vezes mascarado pela influência do factor trófico. Podem também existir diferenças entre povoamentos de diferentes áreas de uma mesma região eutrófica. Segundo Sokolova (op. cit.) essas diferenças residiriam no facto de existirem diferentes graus de enriquecimento orgânico dos sedimentos em diferentes partes de uma mesma região trófica. Com base nas referidas diferenças poder-se-á subdividir uma dada região trófica em diversas províncias tróficas.

5) Adaptações

As adaptações, apresentadas pelos organismos, à vida nas grandes profundidades, dizem não só respeito às características morfológicas (externas) como às características anatómicas (internas). Em grande número de animais abissais as adaptações de índole morfológica não diferem muito daquelas que são apresentadas por espécies que vivem a profundidades menores. Monzies et al. (1973) fazem referência a diversas modificações de ordem anatómica apresentadas por moluscos: Abra profundorum apresenta, em relação a outras espécies do mesmo género que

vivem a menor profundidade, uma redução nas dimensões das brânquias, um aumento no tamanho dos palpos e da parte posterior do intestino; ^{as} dimensões dos músculos radulares são menores nos poliplacóforos de profundidade; os músculos do pé das espécies de Neopilina, que vivem em regra, na zona abissal, apresentam um menor desenvolvimento (embora o número seja o mesmo) do que os de Pilina, o género fóssil (Câmbrio - Devónico) que habitava águas pouco profundas (e do qual se julga ter derivado Neopilina).

A fauna abissal apresenta poucos organismos sésseis de substrato rígido o que está evidentemente relacionado com a raridade de tais substratos nos abissos (Pérès, 1961).

Os organismos fixos que vivem nos substratos móveis apresentam geralmente pedúnculos bastante longos. Os espongiários hexactinélidos apresentam um comprido e cerrado feixe de espículas que penetra no sedimento, os penatulários possuem um pedúnculo (que às vezes atinge 2 m) provido na base de uma dilatação que assegura a sua fixação ao substrato. Os crinóides pedunculados encontram-se, sem dúvida, enterrados parcialmente (parte do pedúnculo) no sedimento. O mesmo se passa com certas ascídias do género Culeolus. Outras ascídias apresentam a túnica coberta por "pêlos" ramificados que aglutinam o sedimento e fixam assim o animal à superfície da vasa. Em relação às formas móveis apresentam-se-nos duas formas de adaptação que permitem um melhor contacto com a superfície do sedimento : um aumento da superfície de contacto relativamente à massa total, devido à aquisição de uma forma achatada, ou ao contrário um alongamento dos apêndices. O primeiro é apresentado, por exemplo, por determinados géneros de cefalópodes (Opisthoteuthis), de madreporários (Bathyaectis), de equinóides (Phormosoma, Araesoma, Calveria e outros) e pelos isópodes (habitualmente achatados). As holotúrias Elasipoda também apresentam um certo achatamento. O achatamento é, aliás peculiar aos organismos que vivem nos substratos móveis em geral.

O alongamento dos apêndices, que determinados autores quiseram relacionar com a fluidez dos sedimentos, pode ser exemplificado pelos numerosos e longostubos pediais das holotúrias Elasipoda, pelas patas dos pantópodes (do género Colossendeis), que habitualmente apresentam já longos apêndices, por alguns crustáceos, que possuem apêndices pelo menos proporcionalmente mais compridos do que as formas afins das águas pouco profundas. Para Pérès (op. cit.) a presença de longos apêndices não diria respeito à possibilidade de assegurar uma melhor sustentação, mas corresponderia a um aumento do campo das percepções sensoriais.

A maioria dos animais abissais é de cor esbranquiçada ou então bastante

escura (acastanhada).

Zenkevitch & Birstein (1956) apontam a este respeito uma das grandes diferenças entre o bentos e o plâncton das grandes profundidades. No primeiro predomina a falta de coloração, mas o segundo é caracterizado por uma coloração vermelha intensa. Apenas o plâncton hadal é desprovido de pigmento. Com base nestes tipos de coloração os autores citados admitem a migração vertical das espécies do plâncton profundo, dizendo também que as espécies do bentos abissal não efectuam estas migrações, nem possuem pigmentos protectores.

Segundo Menzies (1965) mais de 80% dos isópodes abissais são brancos e uma pequena percentagem é de cor creme. Nos isópodes os pigmentos, no caso de existirem, não estão presentes na cutícula mas sim no "fígado" ou nas glândulas digestivas que são frequentemente verdes. A ausência de pigmentos esqueléticos parece ser a regra nas espécies abissais.

No estado actual dos conhecimentos é melhor considerar a pigmentação como uma característica não adaptativa (Menzies et al. 1973).

6) Dimensões

Menzies (1965) afirmou que de um modo geral todos os elementos de determinado povoamento abissal apresentavam, em média, dimensões mais pequenas do que as de um povoamento equivalente da plataforma continental ou da zona intertidal. Diz também que as fotografias das profundidades abissais raramente mostram animais com mais de 10 cm de comprimento dando poucas indicações sobre o seu modo de vida o que sugere que a maioria dos animais abissais são muito pequenos e escapam à observação. O facto das dimensões médias dos animais abissais, de determinado povoamento, ser inferior aos da fauna de pequena profundidade é, provavelmente e em parte, geneticamente determinado, mas pode também depender da quantidade de alimentos disponíveis. O autor citado conclui que é necessário obter mais dados para esclarecer o problema. Com efeito, as observações que realizámos nos Açores entre 2 530^m e 3 300 metros de profundidade (Saldanha, 1972), numa zona em que o conjunto da fauna era de características abissais, verificámos a existência de numerosos organismos - peixos, holotúrias, ofiurídeos, asterídeos e muitos outros - com dimensões superiores às indicadas por Menzies (op. cit.) tendo sido esse um dos aspectos que mais nos impressionou no decorrer das nossas observações.

Determinados crustáceos (Peracarida, sobretudo) apresentam um aumento in-

vulgar de dimensões com a profundidade. Este fenómeno que Birstein (1957, in Menzies, 1965) denominou gigantismo abissal foi pela primeira vez verificado em 1956 por Wolff, nos isópodos e por Zonkevitch e Birstein em isópodos, em misidáceos dos géneros Amblyops e Eucopia e num cirrípede do género Scalpellum.

Em relação aos cumáceos, Jones (1969) verificou que nos géneros Hemilamprops, Leptostylis e Makrokyllindrus, que incluem uma maior maior percentagem de espécies batiais e abissais, existia uma correlação entre as grandes dimensões dos exemplares e a profundidade, nomeadamente no último género, que é o único que ocorre essencialmente nas grandes profundidades.

No que diz respeito a outros grupos de animais os casos de gigantismo não são frequentes, tendo-se verificado a ocorrência de um hidrário solitário de grandes dimensões, do género Branchocerianthus (70 cm de comprimento) de um foraminífero do género Bathysiphon e de um gastrópodo Cocculina superba (cf. Wolff, 1962). Relativamente ao género Apseudos (tanaidáceo) foi posta em evidência por Wolff (1956 b) a relação existente entre as maiores dimensões dos animais e a sua distribuição antártica assim como batial. Este autor (1960) emitiu a hipótese de que o gigantismo resultaria do efeito da pressão hidrostática sobre o metabolismo dos animais. Mais tarde (1962) afirma que o "gigantismo" é difícil de explicar concordando com Zonkevitch & Birstein (1956) no que respeita à influência da temperatura, que para estes autores não pode ter, na maior parte dos casos grande importância no fenómeno em causa, uma vez que é sensivelmente a mesma entre 2 000 e 8 000 m de profundidade. As conclusões de Wolff relativamente a determinados isópodos Ascellota coincidem com as Birstein (1957, in Wolff, 1962) no que diz respeito às espécies do género Storthyngura, ou seja que não há correlação entre o tamanho e a temperatura.

Para Zonkevitch & Birstein (1956) nem as diferenças dos hábitos alimentares nem a qualidade dos alimentos podem afectar as dimensões do corpo dos organismos das grandes profundidades, uma vez que o gigantismo ocorre em animais com diferentes hábitos alimentares e que apresentam dietas diversas. Para estes autores o fenómeno seria antes causado por particularidades do metabolismo. Mais tarde Birstein (1957, in Wolff, op. cit.) foi de opinião que o gigantismo abissal seria determinado pela acção da pressão hidrostática sobre o metabolismo, baseando-se nas experiências realizadas por Fontaine (1930) que demonstrou que o aumento da pressão causava um aumento na taxa do metabolismo. Wolff, em 1960, aceitou esta explicação, mas para Madsen (1961) o aumento da taxa do

metabolismo verificada nos animais de pequena profundidade, quando submetidos a altas pressões, nada tem a ver com a taxa de metabolismo de um animal que vive normalmente sob grandes pressões, no seu ambiente natural. Madsen (op. cit.) exemplificou casos de gigantismo sob condições ecológicas diferentes (tanto em animais terrestres como marinhos) e achou que o mais provável seria que o fenómeno do gigantismo nos mares profundos, tal como é considerado por Birstein e Wolff talvez não existisse. Segundo Wolff (1962) o aumento do tamanho de alguns organismos das grandes profundidades poderá ser determinado por uma maior longevidade dos animais em geral, resultante da existência de um menor número de predadores e de uma certa uniformidade de condições ecológicas. Haveria assim argumentos suficientes para demonstrar a existência de uma tendência para um maior crescimento (talvez não gigantismo, que poderá ser uma palavra ambiciosa), pelo menos na maioria dos isópodos Ascollota. O mesmo autor diz novamente que a pressão hidrostática exercerá, de um modo ou de outro, um papel importante sobre a fisiologia dos organismos das grandes profundidades, tal como Bruun (1957) teve ocasião de pôr em evidência. Wolff (op. cit.) conclui dizendo que é provável que o aumento de crescimento seja determinado pela combinação de vários factores, como seja a baixa temperatura, grandes quantidades disponíveis de alimentos em áreas restritas e o efeito da pressão, resultando num aumento da taxa de metabolismo ou, alternativamente, favorecendo o aumento de dimensões, retardando a maturação sexual ou aumentando a longevidade.

Em 1963, Birstein é de opinião que a causa do gigantismo abissal tem de ser pesquisado nas peculiaridades do metabolismo sob pressões hidrostáticas crescentes.

Menzies (1965) não acha que uma grande quantidade de alimentos disponíveis, como referiu Wolff (op. cit.), possa ter algum papel na determinação do gigantismo, pois a tais profundidades a quantidade de alimentos é certamente limitada. Para Menzies (op. cit.) os efeitos das radiações (como causa de gigantismo) não deverão ser menos prezados.

Em 1970, Wolff ocupa-se de novo do problema do gigantismo nos isópodos hadais. Verificou que em metade do número dos géneros estudados o tamanho médio das espécies é muito maior do que o tamanho médio das espécies abissais.

O número de espécies abissais que são maiores do que a espécie hadal mais pequena, de cada género, é apenas maior nos géneros que incluem excepcionalmente uma espécie de pequenas dimensões, como seja nos géneros Ischnomesus, Macrostylis

e Haploniscus. Se se excluir Haploniscus, apenas sete, de um total de 186 espécies não hadais pertencentes a 11 géneros, são maiores do que a maior espécie hadal do género.

Wolff (op. cit.) comenta o facto de Menzies & George (1967) não terem encontrado qualquer relação entre o tamanho dos exemplares e a profundidade nas espécies de género Storthyngura argumentando que os citados autores incluíram no seu estudo espécies antárticas que vivem a pequenas profundidades, que como se sabe, tendem a apresentar grandes dimensões. Menzies et al., (1973) comentam por sua vez as afirmações de Wolff (op. cit.) dizendo que não há razão para julgar que seja a pressão hidrostática responsável pelo gigantismo (referem-se ao género Storthyngura) uma vez que as espécies antárticas de pequenas profundidade também o apresentam. São também de opinião que não há razão para especular sobre o assunto até se obterem dados relativos à acção da pressão sobre o metabolismo e o crescimento. Menzies et al., (op. cit.) citam ainda o caso do isópode Bathynomus sp. (40 cm de comprimento) que não ocorre na zona abissal ou hadal estando restringido à plataforma e parte superior do talude continental do Golfo do México, do Mar do Japão e da Baía de Bengala e de Glyptonotus sp. (exemplares com 12 cm de comprimento) que habita a plataforma continental da Antártida (é conhecido o facto de determinados animais dos mares polares apresentarem grandes dimensões). Dizem ainda os mesmos autores que relativamente a outros taxónos as dimensões de um animal podem não ter relação com a profundidade e consequentemente com a pressão hidrostática.

Julgamos que este argumento de Menzies e seus colaboradores não será suficientemente válido para contestar a existência do gigantismo abissal.

O facto de existirem espécies pertencentes a um mesmo género e a géneros diferentes, que apresentam grandes dimensões a pequenas e grandes profundidades e em locais geograficamente distintos, poderá ser devido a factores distintos, (nos quais incluiremos o património genético) e estamos portanto perante uma situação de convergência. Assim os factores responsáveis pelo gigantismo nas pequenas profundidades da Antártida ^{serão} não ~~provavelmente~~ os mesmos que irão produzir um fenómeno idêntico nas profundidades abissais e hadais.

Um grande número de investigações, tanto laboratoriais como no mar serão necessárias para esclarecer devidamente o problema.

7) - Visão e órgão de percepção

É do conhecimento geral que determinados organismos das grandes profundidades marinhas não possuem olhos, havendo também casos em que estes são vestigiais ou apresentam degenerescência.

Em 1956 (a) Wolff ao estudar os isópodos provenientes da expedição do navio *Galathea* verificou que nenhuma das espécies hadais possuía olhos. No entanto em algumas espécies (*Ilyarachna antarctica*, p. ex.) foram encontrados olhos rudimentares. O mesmo autor, em 1962, diz que a maioria dos isópodos *Asellota* são cegos, embora, tanto nas espécies batiais como nas abissais, do género *Munnopsis*, se possam encontrar pequenos nódulos, unidos à parte interior do tegumento cefálico, que poderão provavelmente ser interpretados como olhos vestigiais. O mesmo critério poderá talvez ser aplicado às áreas reticuladas, de forma oval e abobada^{da}, presentes no isópodo hadal *Ilyarachna kermadecensis*.

Em relação aos anfípodos, Wolff (1962) cita a colecção Siboga onde não foi encontrado um único anfípode abissal com olhos. Por sua vez Barnard (1961) menciona algumas espécies abissais (*Eurystheus gryllus*, *E. obesus* e *Leucothoe panpulco*) da colecção *Galathea*, com olhos vestigiais. Todas as outras espécies abissais que estudou não apresentam olhos, enquanto a maioria das espécies batiais têm olhos pigmentados.

Em relação aos isópodos, Menzies et al., (1973) afirmam que a maior parte das espécies bentónicas abissais e hadais, ou não apresentam olhos ou existe uma degenerescência destes sendo as excepções respeitantes a espécies euribáticas do Antártico e do Ártico. Segundo os mesmos autores, 98 % a 99% das espécies das grandes profundidades são cegas (a percentagem restante inclui espécies com olhos bem desenvolvidos).

Segundo Menzies et al., (1973) a profundidade a que metade da fauna de isópodos não apresenta olhos aumenta nas baixas latitudes (fig. 7). Esta submergência acompanha em regra a curva de penetração da luz, mas a profundidade a que todos os animais não apresentam olhos está consideravelmente mais abaixo da profundidade de penetração da luz. A quantidade de luz visível e o grau de desenvolvimento dos olhos em determinado tipo de fauna, estão intimamente relacionados. Este fenómeno aplica-se também a outros grupos de animais, como por exemplo aos crustáceos batipelágicos. Segundo os mesmos autores a ausência de olhos não está apenas relacionada com um determinado táxone, ocorrendo em espécies de diversos géneros de isópodos marinhos.

A principal conclusão a tirar deste facto é que a visão não desempenha um

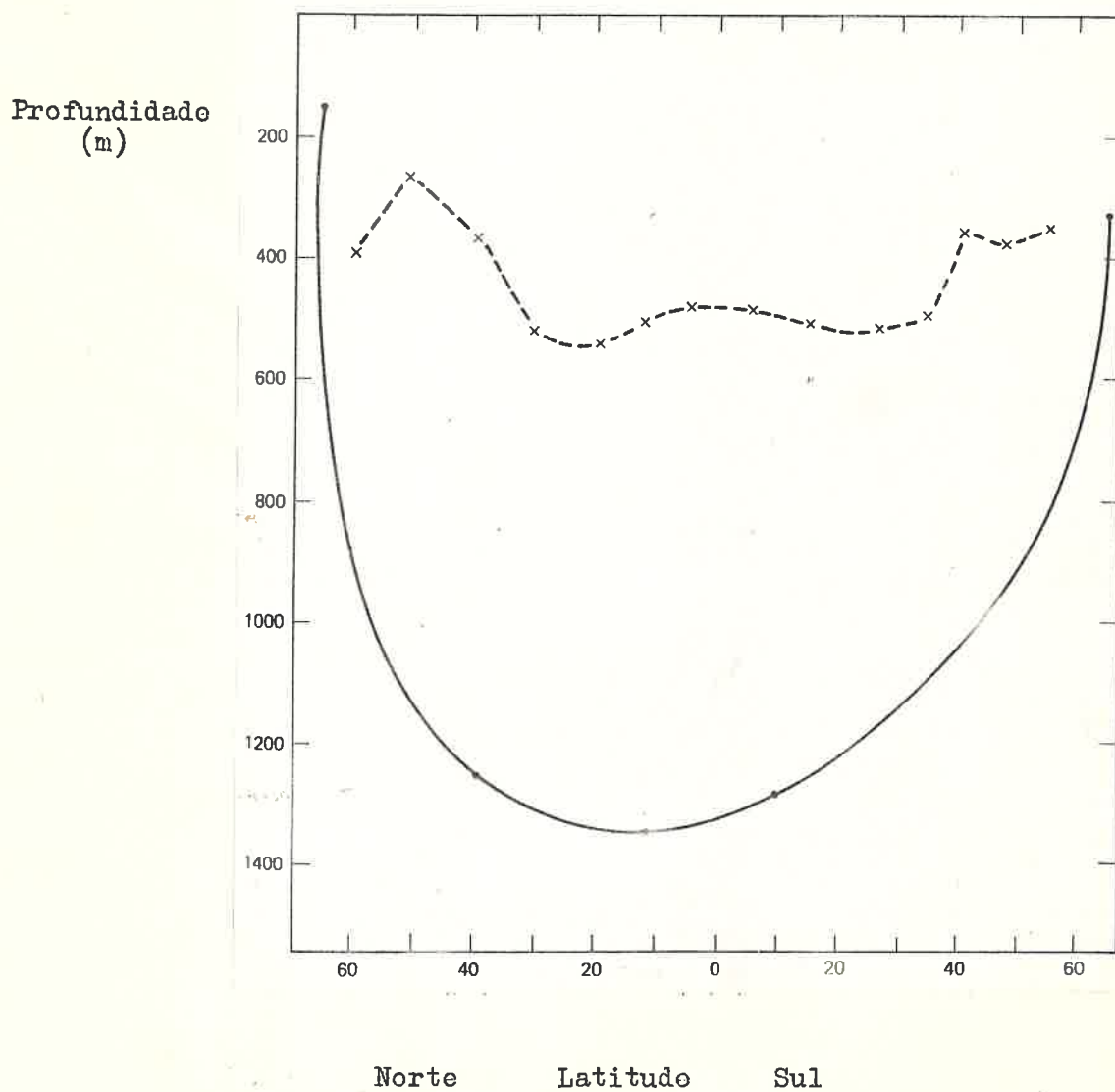


Fig. 7 - Relação entre a percentagem (50%) de espécies de isópodes com olhos (curva inferior), a profundidade, a latitude e o coeficiente de extinção da luz (linha tracejada) - segundo Menzies et al. (1973)

papel significativo na vida dos isópodos das grandes profundidades, no que diz respeito à sua sobrevivência.

No que se refere aos peixes, Munk (1964, 1966) é de opinião que a relação entre o tamanho dos olhos, ou a sua degenerescência e a profundidade é difícil de estabelecer ou não existe mesmo (nomcadamente no caso da degenerescência). Apenas se poderá estabelecer, grosso modo, um limite a 1000 m de profundidade, como veremos.

Em relação às espécies - Bathypterois longipes, Carcoproctus kermadecensis e Bassogigas profundissimus, capturadas entre 5 850 m e 7 160 m de profundidade, Munk (1964), verificou que possuíam olhos pequenos mas aparentemente bem desenvolvidos, com um cristalino de grandes dimensões. O estudo histológico dos mesmos revelou contudo uma alta degenerescência, semelhante nas três espécies no que diz respeito às células visuais, mas diferindo noutros aspectos. Segundo Munk (op. cit.) a retina dos peixes de profundidade é particularmente sensível à fracção de luz diurna para a qual a água do mar apresenta uma transmissão máxima. Por seu turno a qualidade da luz produzida pelos órgãos luminosos de diversos animais das profundidades apresenta uma correspondência estreita com a da luz diurna residual (cf. Munk, 1966). Foi assim sugerido que os peixes pelágicos de profundidade podem realmente ter a percepção da luz diurna até uma profundidade aproximada de 900 metros, devido a diversos factores de índole sensorial (como por exemplo : pupila relativamente grande e alta densidade do pigmento foto-sensitivo da retina). Com efeito, os peixes apresentam, em regra, olhos bem desenvolvidos até cerca de 1 000 m de profundidade e olhos pequenos ou degenerados abaixo desta profundidade (cf. Munk, op. cit.)

Nunca se observou a degenerescência dos olhos em peixes de profundidade com órgãos luminosos. Os olhos desses peixes ou de outros em que não se observa degenerescência, possuem geralmente um cristalino desproporcionadamente grande que dificilmente poderá reproduzir uma imagem nítida na retina. Esta por sua vez apresenta um fraco poder de resolução.

Os diversos aspectos de degenerescência ocular podem talvez, segundo Munk (1964, 1966) refletir a importância dos olhos em estados ontogénicos primários. Os olhos de algumas das espécies examinadas mostram fortes indícios de terem sido totalmente diferenciados antes de degenerarem. Isto pode implicar a presença de olhos normais (funcionais) nas larvas e talvez nos jovens adultos. As larvas viveriam assim nas profundidades acima dos 900 m, (fenómeno que se passa em relação a outras espécies e a outros factores, cf. IV - 9) onde pode existir per-

cepção de luz ou onde a luz emitida por prêsas ou predadores (ou ambos) é importante para assegurar a sobrevivência nos primeiros estados de vida. No último caso a distribuição vertical não estaria necessariamente dependente da luz diurna residual. Munk (1966) conclui dizendo que a estrutura e a localização dos olhos das espécies estudadas sugere que se trata de órgãos altamente especializados e que com toda a probabilidade eram funcionais nos primeiros estados ontogênicos.

A ausência de olhos, ou a sua degenerescência, não é de modo nenhum peculiar aos animais das grandes profundidades marinhas, pois o mesmo fenômeno se encontra em animais da fauna intersticial, nos comensais, nos parasitas e nalgumas espécies que vivem nas águas das grutas terrestres.

A imperfeição de visão nos peixes ou a sua utilização deficiente é frequentemente compensada pelo desenvolvimento considerável de certos apêndices que desempenham um papel táctil. Diversas espécies de peixes apresentam prolongamentos da região cefálica ou dos raios das barbatanas que permitem a percepção como é o caso de Hymenocephalus longifilis. Observou-se a partir de um batiscafo (Pérès, 1961) que o primeiro raio da barbatana dorsal deste peixe que tem o aspecto de um longo filamento, não se encontrava rebatido no sentido da cauda mas sim para a frente, indo pender em frente do focinho (a mesma observação foi feita relativamente ao peixe batipelágico Chauliodus sloanei).

As antenas e diversos apêndices dos crustáceos abissais, se desempenham eventualmente um papel de sustentação, podem facultar também a percepção.

Determinados crustáceos decápodes Eryonidae, cegos, possuem na face dorsal do corpo um revestimento de pelos, em ligação com células sensoriais, que são a sede de um sentido especial, provavelmente a percepção de vibrações, muito análogo ao que se julga estar ligado, aos apêndices filiformes (cf. Pérès, 1961).

8) Formações esqueléticas

Os organismos abissais e hadais apresentam geralmente formações esqueléticas extremamente reduzidas, tanto nos invertebrados como nos peixes (cf. Pérès, 1961). Os crustáceos apresentam frequentemente, carapaças pouco espessas e pouco calcificadas, fenómeno que se observa também nas conchas dos moluscos. Os ouriços Echinothuriidae possuem um esqueleto reduzido a placas muito pouco calcificadas, pouco espessas, mais ou menos imbricadas e unidas por pontos membranosos em vez de se encontrarem soldadas umas às outras; no interior da concha existem dez feixes musculares verticais que se estendem da face oral à face aboral e permitem o

seu afastamento ou a sua aproximação.

Os organismos que ^{nas profundidades} vivem apresentam, no seu conjunto um metabolismo lento e uma das suas consequências é certamente a dificuldade em fixar o cálcio. Outra causa da falta de calcificação das estruturas esqueléticas é (sem também) dúvida a escassez de carbonato de cálcio na zona abissal e a alta pressão, que ao aumentar a solubilidade do anidrido carbónico na água, deve tender para manter em solução a maior parte do carbonato neutro, sob a forma de bicarbonato.

Outras estruturas esqueléticas não calcárias apresentam também uma menor robustez nos organismos abissais, como as espículas siliciosas da maioria das esponjas das grandes profundidades.

9) Reprodução e desenvolvimento

Os conhecimentos sobre este assunto são ainda fragmentários.

Segundo Menzies et al., (1973) a ausência de luz solar e conseqüentemente a inexistência de produção primária, resulta numa deficiência geral de nutrientes nas grandes profundidades. A alimentação disponível, extremamente restrita e a ausência de oscilações sazonais, relativamente às características físicas das profundidades abissais, impõem certos condicionalismos na reprodução dos animais que aí vivem, que exemplificaremos seguidamente.

Os ovos de Neothria notialis e de Paronuphis antarcticus poliquetas abissais da Antártida, desenvolvem-se até ao estado larvar no interior de cápsulas que lhes conferem protecção. Grande número de espécies abissais não apresenta desenvolvimento larvar. Outras possuem larvas planctónicas que vivem nas camadas superficiais. As correntes verticais poderiam auxiliar a migração destas larvas entre o fundo e a superfície (cf. Menzies et al., op. cit.)

Parece provável que algumas espécies migradoras, como o peixe Reinhardtius hippoglossoides e o eufausiáceo Euphausia superba, que constitui o krill antártico, são capazes de efectuar a postura a uma grande profundidade, em locais onde existem correntes verticais. Estas poderão assegurar o transporte das larvas até às camadas superficiais, pois teremos de admitir que se os animais bentónicos possuem larvas com um longo estado planctónico, estas terão de fazer migrações verticais de milhares de metros até atingirem a zona fótica e efectuar a deslocação inversa para irem definitivamente no fundo.

Relativamente às espécies de asterídeos de águas frias e das grandes profundidades verificou-se possuírem ovos ricos em vitelo. As espécies de holotúrias das grandes profundidades assim como as das águas frias, apresentam um

processo de protecção dos jovens que são transportados em bolsas exteriores formadas pelo tegumento.

Os peixos das profundidades não apresentam em regra ovos pelágicos. A maioria das espécies das famílias Cottidae, Zoarcidae, Liparidae, Cyclopteridae, Anarrhichidae e Agonidae fazem as posturas sobre o fundo.

Marshall (1953, in Monzies et al., op. cit.) discutiu o significado ecológico dos ovos e larvas de grandes dimensões dos peixos das regiões polares e das grandes profundidades marinhas. Há, com efeito, vantagens para os peixes bentónicos em possuir ovos demersais de grandes dimensões e em pequeno número, dos quais eclodirá eventualmente uma larva em adiantado estado de desenvolvimento. Este facto permite aumentar as possibilidades de sobrevivência e assegura uma menor competição alimentar intraespecífica. Com efeito, nas profundidades abissais, onde existe escassez de alimentos, a protecção dos jovens ou das posturas, a viviparia e um curto estado larvar podem ser factores importantes para a propagação das espécies.

Um aspecto curioso da biologia das espécies ictiológicas de profundidade (abaixo de 2 000 m) é a questão de como os animais se conseguem localizar na escuridão absoluta, para assegurarem a reprodução. Mead et al. (1964, in Monzies et al., op. cit.) sugeriram que nos Macrouridae e nos Brotulidae, as duas famílias mais abundantes e com maior número de espécies bentónicas da zona abissal, a emissão de sons e a sua recepção desempenham um papel relevante na atracção sexual, contribuindo também para a formação de bancos. A bioluminescência é outro factor importante e as espécies de diversos grupos apresentam dimorfismo sexual no que respeita à luminescência. Muitas das espécies das famílias Bathypteroidae, Bathysauridae e Ipnopidae - que se encontram habitualmente abaixo de 2 000 m - são monóicas, tendo portanto a possibilidade de assegurar a fecundação na ausência do outro indivíduo da sua espécie. Os ovos são em número relativamente pequeno e desenvolvem-se no fundo ou na proximidade deste.

Em relação aos peixes Anguilliformes, que possuem numerosos representantes na zona abissal, um factor que soluciona em parte o problema da localização entre os indivíduos é a tendência destes para formar populações relativamente densas. Além disso há exemplos entre os Anguilliformes de espécies que efectuem a postura em determinadas áreas e em determinadas épocas. Os peixos em questão, que vivem na zona abissal, possuem órgãos de olfacto bem desenvolvidos, não apresentam luminescência ou qualquer outro tipo de identificação específica, são dióicos ou monóicos (aliás como os outros Anguilliformes) e os ovos, que se

conhecem, são epipelágicos. O estado larvar epipelágico é de longa duração e o leptocefalo atinge dimensões consideráveis durante o período em que sofre metamorfoses, antes de descer até maiores profundidades.

Os ceratióides, que vivem normalmente entre 1 000 e 3 000 m apresentam um dimorfismo sexual levado ao máximo. Os machos, de pequenas dimensões e anatomicamente atrofiados, vivem prêsos à fêmea e são parasitas desta, o que constitui sem dúvida uma adaptação à vida a grande profundidade. A fêmea assegura a nutrição do macho através do aparelho circulatório de ambos, pois apresentam solução de continuidade. O macho funciona apenas como produtor de esperma. Segundo os dados existentes a fertilização é sempre externa e os estados larvares epipelágicos. Os jovens ceratióides efectuem assim migrações de cerca de 3 000 m até atingirem o fundo. São espécies normalmente solitárias.

De um modo geral os peixes de profundidade asseguram a continuidade da sua espécie de um dos três modos seguintes : produção de grande número de ovos de pequenas dimensões que se desenvolvem nas águas superficiais; produção de um pequeno número de ovos de grandes dimensões, que dão origem, a grande profundidade, a jovens em fase adiantada de desenvolvimento; ou viviparidade .

Apesar do meio abissal apresentar estabilidade física, sem modificações sazonárias aparentes, como já referimos, a fauna pode apresentar periodismo no que respeita à reprodução, como alguns autores puseram em evidência, relativamente aos isópodes e aos equinodermos (cf. Menzies et al., 1973). Em relação aos primeiros, os estudos efectuados em seis espécies sub-antárticas, do género Storthyngura, tipicamente abissal, demonstraram claramente a existência de uma actividade reprodutora sazonal nos organismos profundos. Esta questão levanta o problema de como, num meio em que os parâmetros físicos são praticamente constantes, prevalece a ritmicidade reprodutora, na sua qualidade de fenómeno biológico sazonal.

No que diz respeito aos equinodermes, alguns ofiurídeos abissais apresentam um período em que aumenta a actividade reprodutora e que corresponde aos meses de verão no noroeste do Atlântico.

Relativamente aos isópodes Asellota, investigações levadas a cabo no Atlântico Norte, ao largo da costa americana, demonstraram a existência de um máximo na actividade reprodutora no mês de Novembro. A reprodução efectuar-se-ia entre Julho e Janeiro. Em Novembro, 14 das 15 fêmeas colhidas, em cinco estações, encontravam-se na fase de reprodução. Em contraste, nenhuma das 74 fêmeas de outra

amostra de 152 isópodos obtidos por arrasto em Março se encontrava em estado de efectuar a postura, ou numa fase antecessora desta. No que diz respeito a espécies da Antártida do género Storthyngura, a intensidade máxima da reprodução é atingida em Julho, na espécie S. birsteini. De um modo geral o período de reprodução das espécies daquele género, tomadas em conjunto, é mais curto a latitudes mais baixas (entre Julho e Outubro a 60° S, por exemplo). É curioso notar que o período de reprodução dos isópodos, na zona abissal de ambas as regiões polares, parece durar quatro meses e ocorrer na mesma época do ano (Julho-Novembro).

É possível que determinados grupos de animais se reproduzem durante todo o ano. No entanto, a opinião de Orton (1920, in Menziés et al., op. cit.) sobre a generalização da reprodução contínua em todos os animais das regiões estenotérmicas, como os mares polares, os trópicos e o meio abissal, pode^{não} ser totalmente correcta. Determinados fenómenos biológicos, como o periodismo da época da reprodução poderão talvez ocorrer relativamente a qualquer grupo de animais, no mesmo período em qualquer ponto do oceano, independentemente da latitude. A causa da periodicidade da reprodução num ambiente de características físicas uniformes, como é o meio abissal, ainda não foi esclarecida e por enquanto apenas existem hipóteses justificativas.

Outro problema relativo à periodicidade de determinados fenómenos biológicos é o que diz respeito ao facto das escamas de determinados peixos abissais apresentarem zonas de crescimento (comunicação pessoal do Prof. Th. Monod). Deverá pensar-se na existência de um ciclo interno, independente da acção do meio? Só futuras e aturadas investigações o poderão dizer.

Demonstrou-se recentemente que a ritmicidade solar e lunar interna, é conservada pelos organismos, mesmo em condições laboratoriais constantes. É talvez razoável supor que o facto dos animais das grandes profundidades apresentarem ciclos sexuais periódicos, na ausência de modificações sazonais do meio, pode reflectir a sua origem a partir dos organismos das pequenas profundidades. Outra explicação pode ser a de existir periodicamente, nas massas de água profunda, uma penetração indetectável de energia, proveniente de nutrientes e introduzida por correntes (cf. Menziés et al., 1973).

V - ORIGEM E EVOLUÇÃO DA FAUNA ABISSAL E HADAL

O problema da antiguidade da fauna de profundidade tem suscitado desde há anos, uma grande controvérsia, pois enquanto uns autores lhe atribuem uma origem antiga outros são de opinião que a sua origem é relativamente recente.

Zenkovitch & Birstein (1960) que atribuem uma grande antiguidade à fauna abissal dizem que a zona abissal foi povoada na sequência de um grande e longo processo de migração das espécies de águas pouco profundas e que se existem espécies cuja origem é antiga, como Neopilina galathea (molusco monoplacóforo que apresenta afinidades com espécies do Paleozóico), os Pogonophora, os asterídeos Porcellanastoridae, etc., outras são de origem recente. Assim, um dos objectivos do estudo da fauna de profundidade é determinar a taxa de espécies relativamente antigas (espécies primárias) e relativamente modernas (espécies secundárias).

Também para os mesmos autores certos grupos, representados a nível genérico e específico nas grandes profundidades, têm poucos (se é que têm alguns) representantes em águas pouco profundas podendo a grande diversidade de elementos desses grupos nas profundidades ser interpretada de dois modos : ou são relíquias de uma fauna que existiu no passado, em águas pouco profundas, ou tiveram o tempo suficiente, durante a sua permanência no abismo para evoluir em numerosas espécies. Em ambos os casos esses grupos deveriam ser de origem muito antiga uma vez que desapareceram das águas superficiais e desceram para a profundidade, assim como o processo de especiação se deve ter estendido durante um longo período. Na opinião de Zenkovitch & Birstein (op. cit.) a formação de categorias taxonómicas supra-genéricas não ocorreu em condições abissais, tendo apenas existido uma adaptação irradiante em espécies e géneros.

Bruun (1956) baseando-se no teor em isótopos de oxigénio das conchas de foraminíferos, presentes em amostras dos fundos abissais, concluiu que a temperatura das águas do fundo diminuiu de 8° durante a última notada do Terciário. Este abaixamento de temperatura teria sido o responsável pelo desaparecimento da maioria dos elementos da fauna abissal e hadal, tendo tido apenas possibilidade de sobreviver as espécies relativamente euritérmicas e euribáticas. Teria sido apenas durante o Quaternário que as grandes profundidades tornaram a ser povoadas. Zenkovitch & Birstein (1960) põem em dúvida a hipótese de Bruun (op. cit.) pelo facto de não haver a certeza que os foraminíferos estudados tenham vivido na zona abissal na referida época geológica e ainda porque as conchas de

de animais mortos poderiam ter sido arrastados de profundidades menores. Segundo os mesmos autores outro facto que estaria em desacordo com as alterações da temperatura nas águas abissais seria, sem dúvida, a existência nelas, durante muito tempo, de várias espécies não euritéricas cuja antiguidade não é posta em causa por Bruun, como por exemplo Neopilina galathea, que este autor considera um fóssil vivo. Para Zonkevitch & Birstein (op. cit.) o segundo Yonge (1957) Neopilina teria migrado para as profundidades abissais num passado longínquo não havendo razão para atribuir a este molusco um alto grau de euritermia e resistência a modificações bruscas de temperatura, as quais segundo Bruun seriam letais para grande número de espécies da fauna abissal de origem antiga. Além disso a história da formação de grupos abissais como os Pogonophora e os Porcellanasteridae não se enquadra nos estreitos limites do Quaternário, por não ter havido o tempo suficiente para a formação de uma verdadeira fauna profunda, como o demonstram as regiões profundas do mar do Japão, do Mediterrâneo e do Mar Vermelho, de formação relativamente recente.

Menzies & Imbrie (1958, in Zonkevitch & Birstein, 1960) tentaram determinar a idade geológica da fauna bentónica de diferentes profundidades. Para isso calcularam a proporção de géneros e de famílias de diferentes idades geológicas, relativamente a seis grupos de animais bentónicos (espongiários, escleratinídeos, briozoários ciclóstomos e quicilóstomos, braquiópodes e foraminíferos, de diferentes profundidades. Nos grupos seleccionados, excepto nos foraminíferos, a idade relativa dos géneros decresce com a profundidade e assim a fauna abissal possuiria menos géneros arcaicos do que a fauna de pequena profundidade e consequentemente deveria ser considerada como mais recente.

Zonkevitch & Birstein (op. cit.) comentam as conclusões de Menzies & Imbrie (op. cit.), dizendo que os grupos estudados apresentam numerosos fósseis mas nenhum deles, excepto os foraminíferos, são característicos da actual fauna abissal. Apenas 11 % de todas as espécies encontradas abaixo de 3 000 m se incluem nos grupos seleccionados por Menzies e Imbrie. Assim a explicação das conclusões destes autores para toda a fauna abissal não parece ser correcta, pois é baseada numa pequena fracção desta.

Quando se pretende determinar a idade geológica ^{de espécies} de géneros e de famílias que vivem actualmente a determinada profundidade, não se está a tentar avaliar a sua idade real mas apenas a estabelecer a sua relação com a fauna de pequena profundidade de determinado período geológico. Se um grupo de animais tiver emi-

grado para as grandes profundidades durante o Pré-Câmbrico, por exemplo, não haverá probabilidade de encontrar os seus representantes no estado fóssil.

Por essa razão a antiguidade da fauna não pode ser determinada pelo método seguido por Menzies e Imbrie. Quanto mais cedo se tiver realizado a migração de uma espécie menos possibilidade haverá de estabelecer a ligação entre um grupo recente de águas profundas e um grupo antigo de águas superficiais. O facto destes autores terem encontrado uma mais alta proporção de elementos antigos na fauna da plataforma continental, em comparação com as profundidades abissais pode ser facilmente explicado se se considerar que não é a fauna abissal mas sim a da plataforma continental que pode ser encontrada no estado fóssil (cf. Zonkevitch & Birstein *op. cit.*).

Zonkevitch & Birstein (*op. cit.*) fazem uma breve síntese dos táxones de animais abissais que consideram como antigos e dos que consideram como mais recentes. Nesta última categoria estão incluídos, por exemplo, os Sipunculídeos, em que os géneros abissais são os mesmos que existem em águas pouco profundas, o que indica a migração recente daqueles animais em direcção às grandes profundidades.

Segundo os mesmos autores as formas abissais antigas e as relativamente recentes (ou secundárias) embora adaptadas às grandes profundidades diferem no que diz respeito à amplitude da sua distribuição vertical. Na maioria dos animais abissais secundários o número de espécies decresce regular e rapidamente com o aumento de profundidade, enquanto nas formas antigas o número de espécies tende a aumentar com a profundidade, começando a diminuir apenas na zona inferior do andar abissal e no hadal. Os autores citados dizem finalmente que existem assim critérios não paleontológicos que permitem distinguir as formas relativamente antigas e as relativamente recentes, das grandes profundidades marinhas.

Madsen (1961 b) estudou o problema da origem da fauna abissal baseando-se, em parte, nos caracteres taxonómicos, filogenéticos e zoogeográficos dos asterídeos Porcellanasteridae.

As espécies da família Porcellanasteridae são essencialmente abissais, isto é, a sua zona de distribuição preferencial encontra-se abaixo de 2 500 m de profundidade. Não se conhece a existência de nenhuma espécie acima de cerca de 900 m e há espécies que vivem nas profundidades hadais.

Cerca de 20 espécies pertencentes aos géneros - Hyphalaster, Abyssaster, Thoracaster, Styracaster, Eremicaster e Porcellanaster - vivem nas profundidades abissais. Algumas espécies dos dois últimos géneros ocorrem também a profundidades de 1 200 m e 1 600 m respectivamente. Uma espécie de Eremicaster atinge 7 200 m. As espécies dos géneros Sidonaster, Benthogenia e Lysaster parecem ser exclu-

sivamente batiais, distribuindo-se entre 900 e 2 300 m (cf. Madsen, op. cit.).

As espécies de Porcellanasteridae presentes no andar abissal, ocorrem apenas quando a temperatura é inferior a 4° C e parecem portanto ser estenotérmicos. As espécies batiais suportam temperaturas mais altas.

Na opinião do autor citado a família Porcellanasteridae deve ter tido origem num tronco comum de formas semelhantes à dos astropectinídeos, no Mesozóico tardio, admitindo-se dado a ausência de fósseis, que o grupo tenha evoluído na zona abissal.

Com base nas características embriológicas dos Porcellanasteridae, Madsen (op. cit.) sugeriu que a evolução desta família fosse caracterizada por um lento desenvolvimento morfológico, acompanhado por uma maturação sexual gradual mas precoce que se traduz pela existência de adultos com características embrionárias.

Dos géneros de Porcellanasteridae de origem mais recente (que evoluíram provavelmente segundo o processo acabado de citar) são Porcellanaster e Eremicaster os que apresentam uma mais vasta distribuição batimétrica, respectivamente de 1 160 m a 6 035 m e 1 570 m a cerca de 7 200 m. É provável que tenham sido as formas a penetrar mais recentemente nas grandes profundidades.

Madsen (op. cit.) contrariamente a Zonkevitch & Birstein (1960) não é de opinião que a fauna abissal possa ser considerada como arcaica e crítica em vários aspectos os autores citados. Concorde, no entanto quando afirmam que as grandes profundidades não se formaram categorias taxonómicas supra-genéricas (se se abrirem excepções), o que para Madsen significa que a idade geológica (determinada através de fósseis) das formas antigas de pequena profundidade relacionadas taxonomicamente com formas abissais actuais, é a máxima que pode ser atribuída a estas últimas.

Madsen (op. cit.) diz que os Porcellanasteridae e as Elasipodas, que Zonkevitch & Birstein (op. cit.) classificam como relíquias existentes nas grandes profundidades, são exemplos de categorias taxonómicas elevadas que evoluíram na parte superior da zona abissal, no fim do era Mesozóica e que se estenderam no sentido da zona abissal durante o Neocénico. O mesmo autor não considera a família Porcellanasteridae como arcaica, mas sim de uma origem recente, omitindo a mesma opinião relativamente às holotúrias Elasipoda. Quanto ao facto de Zonkevitch e Birstein considerarem que as grandes profundidades teriam constituído um refúgio para os grupos primitivos, Madsen é antes de opinião que esses grupos (que não considera primitivos), como os Porcellanasteridae (cujo aparente arcaísmo é mais

de ordem embrionária) e os Elasipoda, abundantemente representados nos fundos abissais, invadiram estes fundos como conquistadores e não como refugiados. As diferenças na distribuição vertical das formas profundas secundárias e formas profundas antigas (decréscimo do número das primeiras, com a profundidade e acréscimo nas segundas) são devidas, segundo Madsen (op. cit.), não somente a uma possível diferença de idade geológica, mas também sobretudo ao facto das formas antigas serem aquelas que estão melhor adaptadas à vida nas profundidades, sendo animais de fundos: móveis por excelência.

Segundo Madsen (op. cit.) determinadas características das formas endémicas abissais, associadas aos conhecimentos sobre a sua idade geológica, demonstram que a sua origem remonta ao final do Mesozóico.

Embora existam na zona abissal várias espécies pertencentes a ordens que se conhecem desde o Paleozóico, a antiguidade das respectivas famílias não pode geralmente ser estabelecida para além do Mesozóico. Deve-se também ter em consideração que a migração de vários grupos para as profundidades abissais pode ter tido lugar num período tardio da sua história geológica.

Os táxons não endémicos abissais, supra-gonéricos, que apresentam afinidades com as formas de pequena profundidade das regiões frias devem ter invadido a zona abissal no final do Terciário. Outra invasão das profundidades por espécies euribáticas das águas frias polares pouco profundas, que migraram para águas com temperaturas idênticas poderá ter ocorrido recentemente no Quaternário (após as glaciações).

A fauna abissal actual inclui, na sua generalidade, um grande número de espécies cuja zona preferencial de distribuição é o andar batial e que se encontram no andar abissal ou acidentalmente, ou porque estão em fase de progressão batimétrica.

A existência na zona abissal de uma maior percentagem de espécies com origem no Terciário, pode ser uma indicação de que a colonização das profundidades abissais foi mais tardia do que na zona batial. Do aspecto geológico quanto maior é a profundidade, mais recente é a origem dos seus habitantes. Esta afirmação é comprovada pela penetração batimétrica dos diversos géneros de Porcellanasteriidae (cf. Madsen, 1961 b).

Clarke (1962) ao fazer um estudo sobre a composição zoogeográfica, origem e idade da fauna malacológica de profundidade chegou à conclusão de que a invasão das grandes profundidades se deu provavelmente num passado geológico recente.

Em 1961 Monzies et al. contestam a opinião de Zenkevitch & Birstein (1960)

sobre inexistência de modificações abissais no decorrer do tempo. Assim segundo Monzies et al. (1961) se considerarmos as grandes profundidades como um meio ecológico dinâmico, em vez de estático, poderemos aceitar mais facilmente a complexidade da fauna nelas existentes. Com efeito, estudos efectuados por diversos autores (cf. Monzies et al., op. cit.) demonstraram a variação ao longo do tempo de diversos factores que influenciaram a constituição e distribuição da fauna abissal, como sejam a quantidade de oxigénio dissolvido, as variações de temperatura e de salinidade a taxa de sedimentação, as correntes de turbidez, as modificações na constituição dos sedimentos e muitos outros (cf. também Monzies et al., 1973).

Os mares do final do Jurássico, de temperaturas uniformemente tropicais são o marco para a interpretação da fauna existente actualmente, tanto a de profundidade como a das camadas de água superficiais, uma vez que esse período quente deu origem aos diversos tipos climatológicos em que se pode enquadrar a fauna actual. Consequentemente, toda a fauna existente deve ser proveniente de águas quentes como a do mar de Tétis, no Jurássico. Este ponto de vista também se aplica à fauna de profundidade que na sua generalidade se admite ter tido uma origem Jurássica ou pos-Jurássica. Depois do Jurássico a primeira vez que ocorreram temperaturas frias de 2° C, nas profundidades, foi entre o Eocénico e o Miocénico e parece ter sido entre estes dois últimos períodos que a fauna profunda acumulou os poucos táxones arcaicos que hoje apresenta (cf. Monzies et al., 1973).

Os trabalhos de Monzies et al., (1961), Madsen (1961 b), Clarke (1962) e Monzies et al. (1973) parecem de facto demonstrar que a origem da fauna abissal é relativamente recente.

Monzies et al., (1973) verificaram que de uma série de espécies pertencentes a 44 géneros considerados arcaicos nenhuma delas tinha origem anterior ao Jurássico (grande número datava do Cretácico encontrando-se actualmente a maioria na plataforma e no talude continental. Os ouriços Cidaroidae, cujas 80 espécies actuais têm a sua origem no Carbonífero, apresentam 90 % das espécies confinadas à plataforma e talude continentais. Noopilina, a única reliquia Paleozóica presente na fauna abissal pode também ocorrer na zona batial (Monzies et al., 1961) e portanto a sua presença na zona abissal desde o Paleozóico poderá ser posta em causa.

A maioria das espécies dos géneros e famílias com uma longa história geológica, traduzida pela presença de fósseis, ocorre actualmente em águas super-

ficiais (como Lingula e Xiphosura), na plataforma e no talude continentais e não nas profundidades abissais (Menzies et al., 1973).

A história das variações do nível dos mares epicontinentais, que por vezes secaram completamente, no decorrer dos tempos geológicos, é de grande importância para a compreensão da origem da fauna abissal. Bourlon (1931 cf. Menzies et al., 1973) sugeriu, em relação aos decápodos, que nos períodos em que o nível do mar baixou a fauna dos mares epicontinentais ter-se-à concentrado na plataforma continental e o super-povoamento resultante teria obrigado diversas formas a migrar para maiores profundidades. Segundo Menzies et al (op. cit.) é uma hipótese interessante que merece a melhor atenção.

Segundo Menzies et al., (1973) se se tiver verificado a existência de um mar profundo no Cretácico, este terá constituído um período muito favorável à penetração da fauna em águas mais profundas pois as temperaturas superficiais e as do fundo devem ter sido idênticas, existindo uma temperatura uniforme em toda a coluna de água (excepto talvez nos trópicos). Nesse período, as condições climáticas eram talvez de carácter temperado, ^{mesmo} na Antártida e a temperatura do fundo deveria ser de 15° a 17° C. Admite-se que as formas Paleozóicas bentónicas, de água fria, se encontravam extintas por terem copiado com um período período quente no final do Pérmico não existindo nessa altura águas frias. É possível que o leito das grandes profundidades, durante o Cretácico, tivesse sido desabitado por questões de estagnação.

Para os mesmos autores as formas do Cretácico penetraram nas profundidades principalmente a partir da Antártida e expandiram-se, seguindo a isotérmica de 15° a 17°C, na plataforma e no talude continentais dos mares equatoriais. Nestas regiões e a partir do Cretácico essas formas puderam encontrar as mesmas temperaturas em qualquer local dos mares do globo.

Desde o Cretácico, que as águas profundas ~~arrefeceram~~ arrefeceram gradualmente cerca de 3° C por cada 10 a 16 milhões de anos. Este período de tempo deve ter sido suficiente para permitir uma evolução gradual da fauna no sentido do aparecimento de formas adaptadas a temperaturas mais baixas, que se localizaram na zona batial da Antártida.

Com o decurso dos tempos geológicos a Antártida continuou a arrefecer e determinados elementos da sua fauna, em evolução, puderam penetrar nas grandes profundidades com grande facilidade. Menzies et al., (op. cit.) dizem também que as espécies endémicas abissais devem-se ter formado entre o Miocénico e o momento presente e que actualmente, as migrações que possam existir no sentido das

grandes profundidades devem ter como local de origem as regiões polares, onde predominam baixas temperaturas.

Quanto à expansão destas espécies abissais de origem polar no sentido horizontal julgamos que deverá ser certamente condicionado por diversos factores, nomeadamente pelos acidentes topográficos dos fundos dos oceanos.

A idade dos acidentes topográficos, como seja a idade das ravinas abissais, estabelece, dentro de largos limites, o período durante o qual esse acidente foi povoado por animais bentónicos (Monzies et al., 1973).

Zonkevitch & Birstein (1956) sugerem que a fauna das ravinas abissais, que constituem o andar hadal, se tenha originado logo a seguir à formação dessas ravinas a partir da fauna da parte inferior do andar abissal. O grau de isolamento da fauna hadal em determinada ravina, relativamente à forma abissal que lhe é vizinha, pode constituir um índice da idade dessa ravina. Segundo os conhecimentos geológicos de que se dispõem as diversas ravinas formaram-se em épocas diferentes o que pressupõe que cada uma delas contém uma fauna diferente.

Wolff (1960) é da mesma opinião que Zonkevitch & Birstein (op. cit.) quanto à origem da fauna hadal a partir da fauna abissal. Essa origem pode ser traduzida por um dos seguintes processos:

- Os taxões de categoria superior à sub-espécie (ou talvez à espécie) exclusivamente hadais, são relíquias de uma fauna abissal e hadal pré-glaciária, podendo este facto ser exemplificado pelas espécies da família Nectanaidae, que são provavelmente arcaicas e, actualmente, quase todas abissais e hadais.

- Deu-se uma nova invasão de espécies suficientemente euribáticas, desde o início da primeira glaciação.

Para ilustrar esta última possibilidade, Wolff (op. cit.) cita o caso de algumas espécies hadais de isópodos dos géneros Macrostylis e Storothyngura apresentarem formas muito próximas nas águas frias das altas latitudes de ambos os hemisférios, que são o local mais provável de origem de uma invasão de profundidades hadais. No que diz respeito aos Malacostraca, existe uma dominância de grupos antigos nas zonas abissal e hadal. A existência de uma fauna antiga, no seio das ravinas abissais, não estaria de acordo com a idade recente destas, mas é necessário ter em conta que essas formas podem ter migrado para as ravinas depois da sua formação na zona abissal e terem-se depois extinguido nesta última zona.

Segundo Belyaev (1970) a separação geográfica das ravinas abissais entre si e o seu isolamento ecológico dos fundos abissais que as rodeiam em combina-

ção com a variedade de biótopos que apresentam aliada a condições tróficas favoráveis, devem ter conduzido a uma especiação mais rápida (em comparação com o que se passa na zona abissal). Devem também estar na origem da fauna endêmica de cada uma das ravinas. Bolyaev (op. cit.) considera tal como os autores atrás citados, a fauna hadal como tendo derivado da fauna abissal.

Diz também que as espécies que existem tanto no andar hadal como no abissal são caracterizadas por uma estreita ocorrência local e limitadas a uma só ravina e à área abissal que lhe é imediatamente adjacente. A adaptação ao ambiente das ravinas de algumas dessas espécies é recente, encontrando-se estas ainda incompletamente isoladas das populações que vivem fora da ravina.

Os elementos faunísticos mais recentes, presentes nas ravinas, são espécies euribáticas provenientes de profundidades menores - batiais e abissais - mas a sua proporção é pequena. São estes elementos que podem conferir semelhança a diferentes ravinas. O número de espécies endêmicas hadais comuns a duas ou mais ravinas ocorre, na sua maioria, em ravinas contíguas, ligadas por áreas em que a profundidade não é inferior a 6 000 m. Um menor grau de endemismo numa ravina traduz, como é obvio, uma origem mais recente desta última (Bolyaev, op. cit.).

Não se conhece ainda com exactidão qual a taxa de evolução das espécies abissais sendo escassos os dados relativos às espécies marinhas (Menzies, 1965). Day (1963) indica um mínimo de 2,7 milhões de anos na formação de espécies do género Micraster (de águas pouco profundas) em concordância com a opinião de Zeuner (1958, in Day, op. cit.) segundo a qual a especiação no mar é muito ^{rápida} mais do que no meio terrestre. Day (op. cit.) sugere que a baixa taxa de mutação apresentada pelas espécies marinhas pode ser devida, entre outros factores, à absorção dos raios cósmicos nas camadas superficiais, mas não atribuiu significado à concentração de rádio nas vases abissais. No entanto a elevada percentagem de rádio nas vases de radiolários (vases calcárias) e nas argilas vermelhas pode induzir mutações que favorecem a especiação nas espécies abissais que neles habitam. Esta hipótese necessita contudo de dados sólidos que possam fornecer informações sobre o processo de especiação no mar (Menzies, 1965).

Em face das duas diferentes opiniões existentes quanto à idade da fauna profunda, uma que considera a referida fauna muito antiga, em que as espécies evoluíram muito lentamente e outra que admite a formação recente dessa fauna, a partir de espécies de pequenas profundidades que sofreram uma de especiação

intensa, dentro de um relativo curto espaço de tempo, Birstein (1970) diz que foram emitidas diversas hipóteses para as apoiar baseadas na genética das populações, no passado geológico do oceano relativamente à possível existência de uma fauna profunda nos primeiros períodos geológicos e na posição taxonómica dos animais das águas profundas e sua relação estreita com as espécies de águas pouco profundas e com espécies fósseis.

Segundo o mesmo autor o estudo da genética das populações da fauna profunda depara com problemas insolúveis devidos à falta de informações existentes sobre a estrutura dessas populações. Carter (1961, in Birstein, 1970) considera uma característica própria da fauna profunda a ausência de populações geneticamente isoladas, que em função do ambiente estável em que vivem, podiam talvez ser caracterizadas por baixas taxas de evolução. A opinião de Menzies (1965) sobre uma evolução mais rápida devido à existência de radiações foi há pouco citada. Zo Bell (1960, in Birstein, op. cit.) atribui uma maior rapidez evolutiva à grande pressão hidrostática. Segundo Birstein (op. cit.) é preciso contudo não esquecer que não é a frequência de mutação, mas sim a direcção e a intensidade da selecção natural que determinam as taxas de evolução e que faltam os dados a este respeito relativos à fauna abissal.

O problema da especiação nas grandes profundidades marinhas não está ainda bem esclarecido. O conceito geralmente aceite do papel fundamental desempenhado pela especiação em populações alopátricas não é concordante com os dados existentes sobre a distribuição das espécies bentónicas e pelágicas, assim como é difícil imaginar a natureza das barreiras isoladoras no fundo dos oceanos e a diferenciação de espécies a diferentes profundidades.

Birstein (op. cit.) é de opinião que a análise pormenorizada da posição sistemática dos diversos táxones pode dar origem a conclusões mais sólidas no que diz respeito à taxa e direcção da evolução da fauna de profundidade do que as considerações que acabam de ser apresentadas. Segundo o mesmo autor é preciso estabelecer em primeiro lugar o grau de independência da fauna profunda de modo a obter uma ideia da direcção evolutiva que seguiu, ou seja aferir até que grau é distinta taxonomicamente da fauna de águas pouco profundas. Para tal poder-se-à usar a percentagem dos géneros e de famílias que vivem exclusivamente nas profundidades em comparação com o número total de géneros e de famílias que vivem a mais de 2 000 m de profundidade, para o caso do bentos. Os cálculos efectuados demonstraram que o grau de separação taxonómica variava bastante conforme os grupos considerados.

O factor trófico desempenhou sem dúvida um papel bastante importante no que se refere à determinação da direcção e taxa de evolução da fauna profunda. Muitas espécies dos substratos móveis superficiais quando penetraram nas profundidades conservaram os seus hábitos alimentares. Estas espécies são caracterizadas por possuírem um baixo grau de independência taxonómica, na fauna de profundidade. Os que eram primitivamente predadores, devido à escassez de presas nas grandes profundidades, tiveram de se adaptar a uma forma passiva de captura que envolveu um dispêndio mínimo de energia, dando assim origem ao aparecimento de novas espécies agrupadas em novos géneros e até mesmo em novas famílias. Esta direcção tomada pela evolução conduziu os predadores a uma crescente e limitada especialização.

A diminuição gradual, com a grande profundidade, da quantidade de reservas nutritivas potenciais . . . fez diminuir . . . o número de indivíduos e de espécies e limitou assim a penetração na região abissal de muitas espécies que não conseguiram adaptar-se. Este facto criou por outro lado a estrutura de biocenoses simplificadas, de águas profundas e formas simples de relações biológicas, que excluíram a possibilidade de uma evolução rápida e progressiva ^{dirigida} por uma intensa selecção natural.

REFERÊNCIAS

- Autores diversos, 1967 - Deep-sea photography. ed. J. Brackett Hersey.
The Johns Hopkins Press, Baltimore
- ~~Autores diversos~~, 1972 - Bathyscaphe Archimède. Campagne 1966 à Madère. Campagne 1969 aux Açores. Publ. CNEXO. Série: Résultats des campagnes à la mer, 3:124 p.
- Barnard (J. L.), 1961 - Gammaridean Amphipoda from depths of 400 to 6 000 meters. Galathea rep., 5 : 23-128
- Bolyaev (G. M.), 1966 - Hadal bottom fauna of the world ocean. Transl. from Russian. Israel Programs for Scientific Translations Jerusalem, 1972. ed. Wioner Bindery Ltd, Jerusalem : 199p
- , 1970 - The fauna of the deep-sea trenches and the ways in which it originated. Oceanology, Amer. geophys. Union, 9, 5 : 742-743
- Birstein (Y. A.), 1970 - On the evolution of the deep-sea fauna. Oceanology, Amer. geophys. Union, 9, 5 : 741-742
- Bruun (A. F.), 1956 - The abyssal fauna: its ecology, distribution and origin. Nature, Lond., 177, 4520 : 1105-1108
- , 1957 - Deep-sea and abyssal depths. in Hedgcock (J. W.). Treatise on marine ecology and paleoecology, 1. Mem. geol. Soc. Am., 67: 641-672
- , 1957-59 - General introduction to the reports and list of deep-sea stations. Galathea Rep., 1 : 7-48.
- Centro de Estudos de Geologia da Faculdade de Ciências de Lisboa, 1966 - Nomenclatura das formas do fundo oceânico. Bolm. Soc. geol. Port., 16 : 189-195
- Clarke Jr. (A. H.), 1962 - On the composition, zoogeography, origin and age of the deep-sea mollusk fauna. Deep-sea Res., 9 : 291-306
- Day (J. H.), 1963 - The complexity of the biotic environment. in Speciation in the sea. Syst. Assoc. Publ., 5 : 31-49
- Dayton (P. K.) & Hessler (R. R.), 1972 - Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep-sea. Deep-Sea Res., 19 : 199-208
- Doyle (R. W.), 1972 - Genetic variation in Ophiomusium lymani (Echinodermata) populations in the deep-sea. Deep-Sea Res., 19 : 661-664

- Ekman (S.), 1953 - Zoogeography of the sea. ed. Sidgwick & Jackson, London : 417 p
- Fage (L.), 1954 - Remarques sur les conditions de vie de la faune benthique abyssale. Union int. Sci. biol., Naples, (B), 16 : 12-19
- Fisher (R. L.) & Revelle (R.), 1955 - The trenches of the Pacific . in Oceanography, Scientific American, 1952-1971 : 171-176.
- Fontaine (M.), 1930 - Recherches expérimentales sur les réactions des êtres vivants aux fortes pressions. Annls. Inst. océanogr. Monaco, 8, 1 : 1-99
- Gunter (G.), 1957 - Temperature . in Hodgpoth (J. W.), Treatise on marine ecology and paleoecology, 1 Mem. geol. Soc. Am., 67, : 159-184
- Hodgpoth (J. W.), 1957 - Classification of marine environments. in Hodgpoth (J.W.) Treatise on marine ecology and paleoecology. 1. Mem. geol. Soc., 67 : 17-28
- Hessler (R. R.) & Jumars (P. A.), 1974 - Abyssal community analysis from replicate box cores in the central North Pacific. Deep-Sea Res. 21 : 185-209
- Hessler (R. R.) & Sanders (H. L.), 1967 - Faunal diversity in the deep-sea. Deep-Sea Res., 14 : 65-78
- Jones (N. S.), 1969 - The systematics and distribution of Cumacea from depths exceeding 2 000 meters . Galathea Rep., 10 : 99-180
- Kinno (O.), 1963 - The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. I - Temperature . Oceanogr. mar. biol. ann. Rev., 1 : 301-340.
- , 1964 - The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II. Salinity and temperature-salinity combinations. Oceanogr. mar. biol. ann. Rev., 2 : 281-339
- Knight-Jones (E. W.) & Morgan (E.), 1966 - Responses of marine animals to changes in hydrostatic pressure . Oceanogr. mar. biol. ann. Rev., 4 : 267-299
- Knight-Jones (E. W.) & Qasim (S. Z.), 1955 - Responses of some marine plankton animals to changes in hydrostatic pressure. Nature, Lond., 4465 : 941-942
- Madson (F. J.), 1961 a - The Porcellanasteridae. A monographic revision of an abyssal group of sea-stars. Galathea rep., 4 : 33-174

- Madsen (F.J.), 1961 b - On the zoogeography and origin of the abyssal fauna in view of the knowledge of the Porcellanasteridae. Galathea Rep., 4 : 177-218
- Marshall (N. B.), 1963 - Diversity, distribution and speciation of deep-sea fishes. in Speciation in the sea. Syst. Assoc. Publ., 5 : 181-195
- , 1971 - Explorations in the life of fishes. ed. Harvard University Press : 204 p.
- Mauchline (J.) & Templerton (W. L.), 1964 - Artificial and natural radio isotopes in the marine environment. Oceanogr. mar. biol. ann. Rev., 2 : 229-279
- Mayr (E.), 1963 - Animal species and evolution. ed. Harvard University Press : 797 p.
- Mock (R. P.) & Childress (J. J.), 1973 - Respiration and the effect of pressure in the mesopelagic fish Anoplogaster cornuta (Beryciformes). Deep-sea Res., 20 : 1 111-1 118
- Menzies (R. J.), 1965 - Conditions for the existence of life on the abyssal floor. Oceanogr. mar. biol. ann. Rev., 3 : 195-210
- Menzies (R. J.) & George (R. Y.), 1967 - A re-evaluation of the concept of hadal or ultra-abyssal fauna. Deep-sea Res., 14 : 703-723
- Menzies (R. J.), George (R. Y.) & Rowe (G. T.), 1973 - Abyssal environment and ecology of the world oceans. ed. John Wiley & Sons New York : 488p.
- Menzies (R. J.), Imbrie (J.) & Hoozen (B. C.), 1961 - Further considerations regarding the antiquity of the abyssal fauna with evidence for a changing abyssal environment. Deep-sea Res., 8 : 79-94
- Morita (R. Y.), 1966 - Marine psychrophilic bacteria. Oceanogr. mar. biol. ann. Rev., 4 : 105-121
- , 1967 - Effects of hydrostatic pressure on marine microorganisms. Oceanogr. mar. biol. ann. Rev., 5 : 187-203
- Munk (O.), 1964 - The eyes of ^hree benthic deep-sea fishes caught at great depths. Galathea Rep., 7 : 137-149
- , 1966 - Ocular degeneration in deep-sea fishes. Galathea Rep., 8 : 21-31.

- Pérès (J. M.), 1957 - Le problème de l'étagement des formations benthiques. Recl. Trav. Stn. mar. Endoume, 21, 12 : 4-21
- , 1959 - Aperçu bionomique sur les communautés benthiques des côtes sud du Portugal. Res. scient. Camp. NRP Faial dans les eaux côtières du Portugal (1957), 1 : 35 p.
- , 1961 - Océanographie Biologique et Biologie Marine, 1. e Presses Universitaires de France : 541 p.
- , 1967 - The mediterranean benthos. Oceanogr. mar. biol. ann. Rev., 5 : 449-533
- Pérès (J. M.) & Picard (J.), 1959 - On the vertical distribution of benthic communities. First intern. oceanogr. Congress, New-York : 349-350
- Pérès (J. M.), Picard (J.) & Ruivo (M.), 1957 - Résultats de la campagne de recherches du bathyscaphe F.N.R.S. III organisée par le Centre national de la recherche scientifique sur les côtes du Portugal. Bull. Inst. océanogr. Monaco, 1 092 : 29 p.
- Rice (A. L.), 1964 - Observations on the effects of changes of hydrostatic pressure on the behaviour of some marine animals. J. mar. biol. Ass. U. K., 44 : 163-175
- Saldanha (L.), 1972 - Mission du bathyscaphe Archimède aux Açores (1969) . Observations faites au cours de la plongée 7. Publ. CNEXO . Série : Résultats des campagnes à la mer, 3 : 89-91
- Sanders (H. L.), 1968 - Marine benthic diversity : a comparative study . Am. Nat., 102 : 243-282
- Sanders (H. L.) & Hessler (R. R.), 1969 - Ecology of the deep-sea benthos . Science, 163 : 1 419-1 424
- Sano (K.), 1959 - The remarkable survival of fouling organisms subjected to great pressures. Intern. oceanogr. Congr. Preprints. ed. M. Sears, Amer. Ass. Advanc. Sci., Washington : 381-382
- Scholes (R. B.) & Schowan (J. M.), 1964 - The present status of some aspects of marine microbiology. Adv. mar. Biol., 2 : 133-169
- Sokolova (M. N.), 1959 - On the distribution of deep-water bottom animals in relation to their feeding habits and the character of sedimentation . Deep-Sea Res., 6 : 1-4

- Sokolova (M. N.), 1968 - Relationships between feeding groups of bathypelagic macrobenthos and the composition of bottom sediments. Oceanology, 8, 2 : 141-151
- Sverdrup (H. V.), Johnson (M. W.) & Fleming (R. H.), 1949 - The oceans. Their physics, chemistry and general biology. ed. Prentice Hall Inc., New York : 1 087 p.
- Vinogradova (N. G.), 1959 - The zoogeographical distribution of the deep-water bottom fauna in the abyssal zone of the ocean. Deep-Sea Res., 5 : 205-208
- Wolff (T.), 1956 a - Isopoda from depths exceeding 6 000 meters. Galathea Rep., 2 : 85-157
- , 1956 b - Crustacea Tanaidacea from depths exceeding 6 000 meters. Galathea Rep., 2 : 187-241
- , 1960 - The hadal community, an introduction. Deep. Sea Res., 6 : 95-124
- , 1961 - Animal life from a single abyssal trawling. Galathea Rep., 5 : 129-162
- , 1962 - The systematics and biology of bathyal and abyssal isopoda ascellota. Galathea Rep., 6 : 1-320
- , 1970 - The concept of the hadal or ultra-abyssal fauna. Deep-Sea Res., 17 : 983-1 003
- Zenkovitch (L. A.), 1959 - Certain zoological problems connected with the study of the abyssal and ultra-abyssal zones on the ocean. Proc. XV th int. Cong. Zool., London, sect. 3, 29 : 215-218
- Zenkovitch (L. A.) & Birstein (J. A.), 1956 - Studies of the deep water fauna and related problems. Deep-Sea Res., 4 : 54-64
- , 1960 - On the problem of the antiquity of the deep-sea fauna. Deep-Sea Res., 7 : 10-23
- Zo Bell (C. E.) & Morita (R. Y.), 1957-59 - Deep-Sea Bacteria. Galathea Rep., 1 : 139-154