

Respostas dos animais ectotermos terrestres à variação microclimática

Responses of terrestrial ectothermic animals to microclimatic variation

Agustín Camacho

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo

Resumo. Entender de maneira útil os efeitos da variação climática sobre os seres vivos requer de, ao menos, três passos: 1) Conhecer os princípios que explicam a variação dos parâmetros climáticos e as respostas dos seres vivos a esta variação. 2) Detectar os padrões de variação do clima nas escalas em que este interage com os organismos, e os padrões de resposta dos seres vivos. 3) Sintetizar teorias preditivas a partir deste conhecimento. Estudos dos efeitos da temperatura em animais ectotermos terrestres (AET) são extremamente abundantes, o que faz possível e necessário avançar sua síntese teórica. Neste texto, aplico os três passos referidos para propor um primórdio de teoria preditiva dos efeitos da temperatura sobre a biologia dos AETs em diferentes níveis organizacionais. Este mesmo procedimento pode ser aplicado a outras variáveis climatológicas ou características dos ectotermos não tratadas aqui, em um caminho de síntese teórica de abrangência cada vez maior.

Palavras-chave. *Mudanças ambientais, microclima, fisiologia termal.*

Abstract. Understanding the effects of microclimatic variation on living beings requires, at least, three steps: 1) Knowing the principles for variation of climatic parameters and the responses of living beings to these variations. 2) Detecting climatic variation patterns in the scales within climate interacts with living beings, and response patterns of living beings. 3) Synthesizing predictive theories from this knowledge. Studies about the effects of temperature and AETs are extremely abundant and it is necessary to advance in the direction of producing a theoretical synthesis. In this paper, I apply the above mentioned steps for proposing a primordial theory about temperature effects on AETs, along several organizational levels. The same procedure may be applied to other climatic variables or ectotherm's characteristics in a path of theoretic synthesis of increasing generality.

Keywords. *Environmental change, microclimate, thermal physiology.*

Próximos à superfície terrestre, a amplitude das variações térmicas em diversas escalas espaço-temporais podem superar o espectro onde os seres vivos conseguem se reproduzir (Tansey e Brock 1972; angilletta 2009, Geiger, 1950, e estudos revisados em Panikov e col., 2006). É nestas escalas que o clima interage diretamente com os seres vivos. Por este motivo, para entender os efeitos do clima sobre os AET, precisamos conhecer a variação do clima e das características dos organismos nestas escalas.

Segundo, Holmes e Dingle (1965), microclimatologia é a disciplina encarregada de estudar a dinâmica dos parâmetros físicos do clima (ex. temperatura, umidade relativa) em escalas em que estes são marcadamente afetados por elementos da superfície terrestre (ex. florestas, acidentes geográficos), ou bem como pelos tipos de superfícies existentes sobre ela (ex. gelo, areia, rochas). Nestas escalas, o efeito da radiação e condução da energia domina sobre o das temperaturas das grandes massas de ar (Geiger, 1950).

Há pelo menos um século que uma formidável força de trabalho científico tem-se focado em descobrir padrões e efeitos das variações microclimatológicas sobre diversos

aspectos da biologia dos seres vivos. Entre os parâmetros físicos mais estudados, destaca-se a temperatura (ex. (Angilletta, 2009; Ashton e Feldman, 2003; Huey e Slatkin, 1976; Bartholomew, 1964; Carnaval e col. 2009; Cowles e Bogert, 1944; Geiger, 1950; Hertz e col. 1993; Huey e col. 2003; Huey e Stevenson, 1979; Kearney e Porter, 2004; Kearney e Porter, 2004; Kingsolver e Huey, 1998; Kraus, 1911; Navas, 2006; Porter, e col. 2010; Huey e Slatkin 1976; Root e col. 2005; Sunday e col. 2010; Vitt e Sartorius, 1999; Vitt, e col. 1998). Esses estudos tem resultado no acúmulo de modelos estendendo-se por diferentes escalas espaço-temporais e níveis de organização biológica (ex. Grant e Porter, 1992, Porter e col., 1973). Alguns destes modelos permitem prever de maneira espacial os efeitos do aumento da temperatura sobre a persistência e distribuição das espécies (ex, Sinervo e col., 2010, Cassemiro e col., 2012, Costa e col., 2012)

Revisões sobre a relação entre as características do microclima e os seres vivos também são muitas e começaram a aparecer há mais de meio século (Angilletta, 2002; 2003; 2009; Chown e Terblanche, 2006; Cloudsley-

Contato do autor:

agustincamacho@usp.br

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun12

-Thompson, 1962; Geiger, 1950; Navas e Carvalho, 2009; Withers, 1992), inclusive em português (Rocha e col., 2009; Closesl e Kohlsdorf, 2012; Assis, 2012; Ribeiro e Moreira, 2012; Costa e col., 2012; Titon e Gomes, 2012). Entretanto, o firme avanço da pesquisa nesta área, requer de contínuos esforços pela sumarização dos resultados obtidos. Além disto, ainda faltam sínteses teóricas preditivas com estrutura formalizada que atinjam diferentes escalas e níveis de organização.

Para serem úteis ao avanço da ciência e sociedade, facilitando a transmissão do conhecimento estabelecido e guiando novos experimentos, teorias devem cumprir com alguns requerimentos. De acordo com Scheiner (2010), uma teoria biológica formal deveria conter os seguintes elementos: 1) domínio de aplicação: parcela da realidade a qual se aplica as predições da teoria (Scheiner, 2010; Weber, 1999). 2) princípios: enunciados gerais, de cuja validade depende do resto da teoria (Scheiner, 2010). 3) premissas: enunciados com o mesmo papel que os princípios, que são considerados como verdadeiros provisoriamente, portanto, podem ser refutados (Popper, 1959; Scheiner, 2010). Exemplo de uma teoria assim é a teoria da evolução de Darwin (Scheiner, 2010).

Teorias com esta estrutura têm poder preditivo e permitem transformar fatos em um objeto de estrutura explícita, operável e passível de difusão e transferência a outros segmentos da sociedade. Além disso, teorias assim favorecem a crítica, a integração, e a determinação do que é preciso para estendê-la dentro de teorias de domínio mais abrangente (Scheiner, 2010).

Este trabalho tem como foco avançar na construção de uma síntese teórica sobre o impacto do microclima em populações de animais ectotermos não estritamente aquáticos (aqui referidos como AET). Para isso, dividi o presente texto em três fases:

1) Resumo dos princípios que explicam a variação do parâmetro microclimático de interesse e as respostas dos seres vivos a esta variação.

2) Descrição de padrões termobiológicos, combinando padrões de variação microclimática e de resposta dos seres vivos em diferentes níveis de organização.

3) Síntese destes princípios, processos e padrões em uma teoria preditiva, formalmente estruturada e testável.

Para a realização desta síntese foram apenas escolhidos representantes dos elementos que a teoria abrange. Entre os parâmetros microclimáticos, escolhi a temperatura, motivado pela grande quantidade de estudos realizados sobre sua variação e influência. Dos fatores que afetam a temperatura experimentada pelos seres vivos, apenas alguns foram escolhidos, os quais atuam sobre diferentes estágios da transferência de energia desde sua chegada e distribuição na superfície terrestre, até os indivíduos (ex. latitude e altitude, topografia, cavernas e presença de elementos sobre a superfície terrestre, propriedades dos materiais irradiados pelo sol e propriedades do corpo dos próprios indivíduos).

Princípios básicos de fisiologia térmica em AETs

Os processos fisiológicos necessários para a vida do

Princípios básicos de Termodinâmica: como se geram os gradientes de temperatura

Para entender a formação dos gradientes de temperatura são necessários alguns princípios básicos e definições de termodinâmica. Consulte Moran e Shapiro (2006) ou Lienhard e Lienhard (2011), para maiores detalhes.

A temperatura é uma medida da quantidade de energia dos corpos. A energia de um corpo pode aumentar através da sua transferência a partir de outros, mais quentes. Calor é o processo de transferência de energia que provoca variações de temperatura. Neste texto, a expressão gradiente de temperatura representa qualquer variação espacial de temperatura. Variações temporais de temperatura serão representadas pela expressão ciclos de temperatura.

Existem três formas diferentes de transferência de energia por calor: Radiação, transferência de energia através de um meio em forma de partículas ou ondas. Todos os corpos intercambiam energia por radiação, principalmente influenciados pela sua temperatura. Convecção: transporte de energia feito através do movimento das partículas em um fluido. Condução: transmissão de energia entre corpos em contato direto, sem que haja transporte de massa (Moran e Shapiro, 2006). Condutividade térmica (CT) é um parâmetro que representa a facilidade com que a energia é transmitida por condução através de um material. Quanto maior é a CT, menores serão os gradientes de temperatura formados por condução térmica (Lienhard e Lienhard, 2011). Os diferentes modos de transferência de energia atuam sinergicamente e de acordo com a segunda lei da termodinâmica (Lienhard e Lienhard, 2011). Isto é, em ausência de fatores externos, a transferência de energia será feita de corpos mais quentes para os mais frios. Capacidade térmica é a relação entre a quantidade de energia que um corpo intercambia com o ambiente e as mudanças de temperatura que sofre, derivadas deste intercambio elementos com maior capacidade térmica tendem a demorar mais para aquecer-se e esfriar-se.

conjunto dos AETs acontecem em um espectro conhecido que vai de -39 a 110 graus (Tansey e Brock 1972; Angilletta 2009, Geiger, 1950, Panikov e col., 2006 e estudos revisados nesse trabalho). Dentro das margens de tolerância térmica dos AETs, a relação entre a temperatura e o desempenho de variáveis fisiológicas termodependentes, seja para um indivíduo ou conjunto destes, pode ser representada como uma curva com forma de seno. Na fase ascendente da curva, a velocidade de muitas reações e processos fisiológicos aumenta. Porém, em certo nível de temperatura, o desempenho diminui rapidamente, sem que ainda estejam claros os processos bioquímicos associados a esta diminuição. Diferentes espécies têm diferentes curvas para as mesmas variáveis (Angilletta, 2009), ao mesmo tempo, em uma mesma espécie, diferentes variáveis podem ter diferentes parâmetros em suas curvas de sensibilidade (Du e col., 2000). Uma explicação detalhada em português des-

tes parâmetros se encontra em Katzenberger e col., (2012), neste mesmo número especial.

Temperaturas mais altas aceleram os processos de desenvolvimento em ectotermos (Gillooly e col. 2002), desde que não superem o valor máximo das suas curvas específicas de desempenho.

AETs podem modificar sua temperatura corporal via termorregulação comportamental, como, por exemplo, buscando lugares mais quentes ou mais frios, mudando posturas, etc. Porém, algumas espécies de animais consideradas tradicionalmente AETs podem também produzir energia metabólica (Bartholomew e Casey, 1977; Bartholomew, 1964).

Em gradientes experimentais no laboratório, AETs apresentam temperaturas preferenciais (Tprfs) (Licht, Dawson, Shoemaker, e Main, 1966) que podem representar o compromisso entre as T_{opt} dos diferentes processos fisiológicos que acontecem nos indivíduos. Geralmente, Tprfs são próximas a T_{opt}, um pouco mais baixas (Martin e Huey, 2008). A Tprf de um indivíduo ou espécie pode mudar com o tempo (Angilletta, 2006; Trullas e col. 2007). Porém, com suficiente número de observações, é possível determinar uma faixa de temperaturas preferenciais características de um indivíduo, população ou espécie. A amplitude destas faixas pode variar de maneira importante em indivíduos de certas espécies, o que tem sido particularmente evidente em anfíbios (Kour e Hutchison, 1970).

As características termobiológicas de muitos AETs podem mudar com o tempo em processos de ajuste fisiológico a novas condições (Hutchison, 1976; Hutchison e Maness, 1979). Este processo, conhecido como aclimação, pode acontecer como consequência da exposição a uma temperatura durante períodos de variadas magnitudes (Angilletta, 2006). Por regra geral, aclimação tende a aumentar o valor do desempenho às temperaturas expostas (Hazel, 2002; Packard e col., 2001).

Variação da temperatura em duas dimensões: tempo e espaço

Em decorrência dos intercâmbios de energia entre os corpos, a temperatura varia ao longo do tempo e do espaço de acordo com o balanço da entrada e saída de energia, em função do efeito de diferentes fatores.

No tempo, a entrada de radiação solar sobre a superfície terrestre experimenta, ao menos, ciclos em três escalas temporais diferentes: diária, anual (Strahler e Strahler, 1987) e a infra-anual (Friis-Christensen e Lassen, 1991). Os fatores que geram esta variação são: a posição da superfície terrestre em relação ao sol, o ângulo do eixo terrestre e distância da terra com relação ao sol e os ciclos solares (Strahler e Strahler, 1987, Friis-Christensen e Lassen, 1991). Na escala diária, a temperatura de uma superfície exposta ao sol é determinada, maioritariamente, pela quantidade de radiação incidente por unidade de superfície. Durante a noite, a temperatura diminui pela radiação emitida pela própria superfície em direção ao espaço (Geiger, 1950). Processos de evaporação e intercâmbio de energia aportada pelas capas inferiores do solo, aquecidas

durante o dia (Geiger, 1950), são também importantes no controle da temperatura de uma superfície durante a noite. A magnitude do intercâmbio de energia é muito maior na presença de luz solar (Geiger, 1950). Por este motivo, o ambiente térmico é mais homogêneo à noite, na superfície terrestre. Na escala anual, a diferente inclinação do eixo terrestre afeta à intensidade e número de horas de radiação solar na superfície terrestre (Geiger, 1950). Infra-anualmente, existem ciclos relacionados com a radiação proveniente do sol, porém seu efeito nos AETs não é suficientemente conhecido como para ser revisado aqui.

Um fator térmico temporal, não necessariamente cíclico é a nebulosidade do céu. Durante o dia, as nuvens diminuem a fração da radiação que chega à superfície terrestre, diminuindo a intensidade das variações de temperatura entre o sol e a sombra. Durante a noite, a presença de nuvens reduz a transmissão de energia desde a superfície para capas mais altas da atmosfera, desacelerando a diminuição da temperatura ambiental perto da superfície terrestre (Geiger, 1950).

Frequentemente em ecossistemas terrestres, AETs só podem realizar suas atividades em porções específicas da variação térmica total que ocorre em seus habitats. Por este motivo, horários e épocas de atividade de muitos AETs estão necessariamente reduzidos a períodos nos quais estes segmentos podem ser atingidos (ex. durante a noite, no verão, etc.; John-Alder, Morin, e Lawler, 1988; Porter e col., 1973).

A existência de variações espaciais de temperatura permite aos AETs regular comportamentalmente a temperatura corporal, mudando de lugar conforme suas necessidades (Hutchison e Maness, 1979; Porter e col., 1973). De acordo com Hutchison e Maness, (1979), podemos concluir que a capacidade dos AETs de aproveitar a diversidade espaço-temporal de ambientes térmicos para regular suas atividades e ciclos de vida, influenciará de maneira decisiva o número de horas que estes conseguem manter-se em suas TPRFs ao longo de suas vidas. Seguindo esta dedução, Sinervo e col. (2010) relacionaram a extinção de populações de lagartos de todo o mundo com a redução do tempo que o ambiente disponibiliza TPRFs às espécies estudadas, em resposta a um excessivo aumento da temperatura nas épocas reprodutivas.

Fatores, processos e padrões termobiológicos relacionados ao intercâmbio de radiação do ambiente com o sol e o espaço

Latitude

Com o aumento da latitude, aumenta o número diário de horas de sol no verão e diminui no inverno. Ao mesmo tempo, a intensidade de radiação por unidade de superfície diminui em todas as épocas do ano (Strahler e Strahler, 1987). Isto leva a um aumento da variabilidade anual da temperatura e um aumento da variabilidade diária da temperatura em direção à latitudes médias. O maior tempo diário de radiação em latitudes mais altas permite que superfícies irradiadas possam alcançar temperaturas bastante altas para a maioria dos ectotermos, mesmo em

altas latitudes (ex. 55°C na superfície da areia a 42°N, Geiger, (1950). Ao mesmo tempo, o maior tempo de déficit de entrada de energia solar faz com que as temperaturas mínimas absolutas diminuam muito (Strahler e Strahler, 1987). Em resposta a estas condições, populações de AETs de latitudes mais altas tendem a ter sincronizados seus ciclos de desenvolvimento com as estações do ano e são comuns respostas comportamentais e fisiológicas que permitem evitar o frio ou suportá-lo (ex. busca de micro-habitats mais resguardados, migrações, fases de repouso, ou tolerância ao congelamento) (Bale, 2002; Claussen e col., 1990; Sinclair e col., 2003). Espécies de AETs de latitudes mais altas tendem a possuir T_{max} e T_{min} mais extremas conforme aumenta a latitude, porém, paralelamente ao que acontece com variações altitudinais, o efeito da latitude é maior nas T_{min} do que nas T_{max} das distintas espécies (Sunday e col., 2010). No nível de comunidade, padrões latitudinais de distribuição e riqueza de espécies também podem estar relacionados à latitude em AETs (Cushman e col., 1993). Os efeitos da temperatura e outros fatores ambientais relacionados à latitude podem ser observáveis mesmo quando controlando os efeitos gerados por fatores históricos (Buckley e Jetz, 2007, Morales-Castilla e col. 2010).

Altitude

Ao aumentar a altitude, a densidade e temperatura do ar diminuem (Geiger, 1950), conseqüentemente, aumentam a radiação recebida do sol e a radiação expulsa durante a noite e na sombra (Geiger, 1950). Isto implica que ciclos de aquecimento e esfriamento podem ser muito rápidos e alcançar valores muito extremos em grandes altitudes (ex. Carvajalino-Fernandez, 2010). Ciclos tão rápidos tendem a diminuir o número que os AETs experimentam dentro de qualquer espectro de temperaturas menor do que a amplitude diária local.

Para compensar estes problemas, alguns AETs podem mudar seu comportamento termorregulatório (ex. orientação ao sol; Samietz e col., 2005), ou seus microhabitats preferenciais de maneira a obter as temperaturas adequadas (maior uso de superfícies rochosas e do solo; Adolph, 1990). Outros AETs podem aproveitar gradientes térmicos existentes em microhabitats com maior inércia térmica, como é o caso de algumas salamandras em poças de elevada altitude (Heath, 1975). Para artrópodes, a convecção é o principal modo de transferência de energia com o ambiente (Porter e Gates, 1969). Devido ao declínio de pressão atmosférica, a convecção perde seu poder de esfriá-los fazendo com que estes consigam manter suas temperaturas muito mais tempo (Casey, 1992; Dillon, 2006; Porter e Gates, 1969).

Em resposta ao clima térmico provocado pela altitude, o tempo necessário até a fase adulta dos indivíduos pode aumentar (Angilletta, 2004; Angilletta e Dunham, 2003). Indivíduos de uma mesma espécie procedentes de maiores altitudes podem apresentar maior espectro de tolerância térmica, com efeito mais acusado sobre a CTMIN (ex. besouros, Gaston e Chown, 1999). Porém, os indivíduos podem mudar seu comportamento termoregulatório, assim como sua velocidade de crescimento em função das

condições térmicas da ladeira que habitam (ex. gafanhotos, Weiss e col., 2011).

Quando considerando o nível de população, valores de TPRF e TOPT e TCMAX parecem ser menos influenciadas pela elevação do que a TCMIN, quando comparando populações da mesma espécie de AETs, de diferentes altitudes (Christian e col., 1988; Marquet e col., 1989).

No nível de espécie, é possível observar o mesmo padrão (Christian e col., 1988; Marquet e col., 1989, Gaston e Chown, 1999). Um caso extremo deste ajuste da CTMIN é apresentando por uma espécie de anuro tropical, possuidor de resistência ao congelamento diário parcial (Carvajalino-Fernandez, 2010). Neste nível, as diferentes faixas de temperatura em montanhas influenciam a distribuição de espécies de diversos AETs (Huang e col., 2006; Monasterio e col., 2009; Navas, 2002). Presumivelmente favorecida pela confluência de temperaturas favoráveis para um maior número de espécies,

No nível de comunidade, a riqueza de AETs pode experimentar picos a altitudes médias, mas tende a diminuir fortemente em grandes altitudes (McCain, 2010; Navas, 2002).

Topografia

Geiger (1950) descreve como a ondulação do terreno influencia a circulação do ar e a intensidade e o tempo de radiação que o solo recebe. Em noites sem vento forte, massas de ar mais fresco tendem a ocupar regiões baixas da topografia local, enquanto que massas de ar mais quentes tendem a subir. Isto leva a formação de “poças” de ar frio em depressões ou junto a objetos que impedem este movimento de massas de ar. Estas poças se formam regularmente, sendo de grande importância na distribuição topográfica de geadas em regiões frias. Por este mesmo processo, regiões altas de ladeiras mantêm-se mais quentes à noite, comparadas com fundos de vale e platôs. A diferença de temperaturas entre o fundo do vale e estas regiões altas pode superar os 10°C nas temperaturas mínimas.

A orientação norte-sul das ladeiras afeta ao tempo que estas recebem radiação (maior em ladeiras orientadas ao equador), enquanto que a orientação leste-oeste determinará o horário de incidência de radiação solar (mais cedo quanto mais orientada ao leste).

A inclinação das ladeiras afeta a quantidade de radiação recebida do sol, ou emitida ao céu por unidade de superfície. A quantidade de radiação recebida depende do ângulo de incidência dos raios solares sobre a ladeira. A quantidade de radiação emitida aumenta conforme a ladeira fica horizontal (Geiger, 1950).

Decorrente da existência de espécies com diferentes necessidades térmicas espera-se que diferentes espécies de AETs ocupem ladeiras de diferente orientação, como acontece em artrópodes (Tolbert, 1975). Entretanto, para alguns répteis de áreas temperadas, a orientação da ladeira não teve grande poder preditivo sobre sua distribuição (Guisan e Hofer, 2003).

Superfícies irradiadas

Na superfície terrestre, em dias ensolarados, a pri-

meira superfície alcançada pelos raios do sol recolhe a maior parte da energia enviada pelo sol (ex. nuvens, dossel arbóreo ou solo; Geiger, 1950). Depois de alcançar esta superfície, a energia se transmite para capas inferiores ou superiores através de diferentes processos (ex. radiação, condução, convecção), gerando gradientes de temperatura ao redor da superfície irradiada (Geiger, 1950).

Conforme nos aproximamos de superfícies irradiadas pelo sol, a temperatura tende a aumentar exponencialmente, em direção a estas superfícies (Geiger, 1950). Durante a noite, as superfícies irradiam energia para o espaço esfriando-se mais rápido que o ar justo acima delas. Nas horas mais frias da noite e nas mais quentes do dia, em superfícies não cobertas e em ausência de vento, formam-se perfis térmicos. Em ambos os perfis, as temperaturas mais extremas acontecem na superfície. Conforme nos separamos da superfície, os ciclos diários de variação térmica diminuem e os extremos de temperatura podem acontecer atrasados com relação à superfície irradiada (Geiger, 1950).

Durante a noite, estes gradientes verticais de temperatura podem repetir-se se houver uma segunda superfície radiante (ex. o dossel arbóreo). Nestes casos, a diminuição de temperatura tende a ser menor nas superfícies inferiores (Geiger, 1950). Os gradientes verticais de temperatura provocados por radiação na superfície terrestre podem estender-se por algumas centenas de metros sobre a superfície, mas, geralmente, por poucos metros no subsolo (Geiger, 1950).

Quanto menor a CT do material que compõe a superfície irradiada ou radiante, menos energia é transmitida através dela. Por este motivo, materiais com menor CT sofrem maior variação diária de temperatura na sua superfície e isolam mais as capas de substrato existentes sob ela (Geiger, 1950). Ao mesmo tempo, quanto maior a CT, maior a profundidade do solo que uma geada pode penetrar (Geiger, 1950). Microhábitats podem diferir em termos de CT. Por exemplo, de menor a maior condutividade, podemos ordenar: ar, folhoso, madeiras leves, areia seca, terra, cascalho, solo coberto de erva, solo argiloso úmido, água, gelo, rocha calcária, granito, concreto e ferro (Geiger, 1950; Lienhard e Lienhard, 2011).

Sobre a superfície de um material, a convecção domina a transmissão de energia, devido à baixa condutividade do ar (Geiger, 1950). Abaixo da superfície, a transmissão de energia é feita por condução e convecção do ar e água existentes no material (Geiger, 1950). O conteúdo de ar diminui a CT da superfície do solo (Geiger, 1950). A água aumenta fortemente a CT do solo, podendo multiplicar até por 12 vezes a condutividade da areia seca (Geiger, 1950). Por estes motivos, deveria ser mais fácil termorregular sob solos arejados e secos, do que sob solos compactos ou úmidos.

Gradientes de temperatura permitem e obrigam os AETs a distribuir-se por eles com relação às suas preferências ou tolerâncias. Deste, modo é possível prever a posição de AETs combinando apenas o conhecimento de suas preferências e tolerâncias térmicas com modelos da distribuição microambiental de temperaturas ao lon-

go do dia e do ano (ex. lagartos de deserto; Porter e col., 1973). Gradientes noturnos permitem que AETs possam termorregular também à noite, seja em diferentes capas da atmosfera (ex. insetos voadores (Chapman e col., 2011)), ou em refúgios sob a superfície (ex. iguanas terrestres e lagartos de deserto (Christian e Porter, 1984; Porter e col., 1973)). A posição de repouso, de diversos vertebrados ectotermos em florestas tropicais fica relativamente elevada na vegetação. Esta posição tem sido principalmente interpretada como forma de evitar predadores por alguns autores (ex. Clark e Gillingham, 1990; Martins, 1993). A vista destes fatos é razoável pensar que possa ter também uma função para evitar que estas desçam excessivamente ou para reduzir gastos energéticos durante o repouso (como em Christian e Porter, 1984).

Características físicas dos materiais que rodeiam um corpo também podem afetar à quantidade de energia absorvida por este e os horários em que há calor disponível para termorregular. Por isso, AETs podem regular sua temperatura corporal através da escolha de determinados microhábitats. A seguir, mostrarei como a temperatura pode variar nestes microhábitats e relacionaremos esta variação com diferentes aspectos da biologia dos AETs.

Fatores, processos e padrões termobiológicos derivados de irregularidades da superfície terrestre

A superfície terrestre apresenta irregularidades (ex. estruturas dispostas sobre ela e orifícios) que podem influenciar profundamente o ambiente térmico local.

Estruturas derivadas da vegetação e rochas

Estruturas naturais abundantes na superfície terrestre são capas de folhas (ex. as capas de um dossel arbóreo, ervas ou material vegetal morto sobre o solo), troncos e rochas. Todos eles são opacos e tem relativamente baixa CT pelo que protegem de raios do sol e suas superfícies se aquecem rapidamente. Capas de folhas possuem pouca massa e estão rodeadas por ar, minimizando a transmissão de energia através delas por radiação e condução (Geiger, 1950). Troncos e rochas, apresentam maior CT que capas de folhas. Isto faz com que necessitem maior quantidade de energia para aumentar sua temperatura e que funcionem como armazenadores de energia térmica durante o esfriamento do ambiente. Vejamos agora alguns padrões e processos térmicos relacionados a estes elementos.

Em uma floresta, os ciclos de variação térmica diária seguem aproximadamente o seguinte padrão: raios solares atingem o solo mais tarde, e por menos tempo do que na copa e nos troncos. Por isso, a temperatura na região do tronco-solo tenderá a ser mais elevada do que na copa, nas horas centrais do dia. A continuação, estas igualam-se até que a temperatura do solo cai por baixo antes do pôr-do-sol, uma vez que a radiação também se perde antes na região baixa da floresta (Geiger, 1950). Em relação aos gradientes de temperatura, Geiger (1950) argumenta que as máximas e mínimas temperaturas diárias são alcançadas na metade inferior do dossel de uma floresta. Porém, em florestas tropicais, o folhoso talvez alcance os valores

mais altos durante o dia (50°C Mesquita 2005). Acima das árvores gera-se por evaporação da água esfriamentos do ar que podem ser mensurados a alguns metros de altura sobre a superfície das folhas. Na base, a ascensão de seiva nas plantas pode transportar energia desde o solo, podendo provocar diferenças de 15°C, entre lugares de seiva queta e seiva ascendente.

Clareiras e bordas influenciam o horário e tempo de radiação sobre as superfícies das regiões inferiores das florestas (Geiger 1950). A variabilidade da temperatura do solo e ar em clareiras aumenta em função da relação diâmetro da clareira/altura das árvores (Geiger 1950). Do mesmo modo acontece com a penetração do efeito da clareira na floresta adjacente (Spittlehouse e Stathers, 1990).

Em ausência de vegetação protetora, as superfícies de material vegetal morto experimentam temperaturas extremas em sua superfície (Geiger, 1950).

Esta ampla heterogeneidade espaço-temporal de temperaturas obrigará a qualquer AET a ocupar locais onde suas temperaturas preferenciais ocorram. Por este motivo, mesmo tendo em conta apenas seu efeito sobre as relações terminais dos AETs, a vegetação tem um grande potencial de partilhar a distribuição espaço-temporal destes. Apenas diferenças na TPRF ou massa corporal podem ser suficientes para provocar diferenças na distribuição de AETs com relação à estrutura da vegetação (Asplund, 1974; Hillman, 1969).

Ectotermos de florestas são, em algumas ocasiões, considerados como termorreguladores passivos que deixam flutuar sua temperatura com a do ambiente (ex. Huey e Webster, 1976; Vitt e col., 1998; Huey e col., 2009). Entretanto, nestes habitats, também é possível encontrar termorreguladores bastante precisos, mesmo com temperaturas de atividade relativamente altas (ex. Vitt e Colli, 1994; Vitt, 1992). Ectotermos com preferências térmicas altas podem usar as clareiras e bordas para termoregular, ao tempo que animais de temperaturas em atividades mais baixas as evitam (ex. Dixo e Martins, 2008; Vitt, e col., 1998)

A distribuição preferencial que muitos grupos de ectotermos apresentam, e padrões estáveis de riqueza e composição de espécies relacionados à presença de clareiras ou bordas (Shure e Phillips, 1991; Vitt, e col., 1998) Wermelinger e col., 2007), e a estrutura da vegetação (ex. no folhiço, dossel ou troncos das árvores; Vitt, e col., 2003; Vitt e col., 1998; Wermelinger e col., 2007; em manchas abertas de vegetação; Nogueira e col., 2005) está possivelmente de acordo com suas preferências e tolerâncias térmicas. Porém, poucos estudos demonstram de maneira explícita a influência de variações térmicas, relacionadas à vegetação, na distribuição de AETs (mas veja Monasterio e col., (2009) e O'Neill e col., (1990)). Florestas estão entre os ecossistemas mais diversos do planeta (Myers e col., 2000). Possivelmente, a ampla heterogeneidade térmica existente dentro delas favorece esta alta diversidade biológica.

AETs podem usar troncos e rochas para termoregular. Isto é possível mudando sua posição ou escolhendo lugares de oviposição, com relação aos gradientes térmi-

cos gerados entorno deles (ex. como feito por lagartos em Adolph, 1990; Huey e col., 1989; López e col., 1998; e Vitt e col., 1996; ou larvas de besouros em Geiger 1950). Rochas pequenas podem aquecer rapidamente e ajudar a termoregular nas primeiras horas do dia a AETs refugiados sob elas (López e col., 1998). Rochas com mais de 10 cm de grossura podem diminuir as variações de temperatura no subsolo diretamente em contato com elas, facilitando a termorregulação de AETs que as utilizam como refúgio. Espécies fossoriais podem selecionar pedras maiores em horas avançadas do dia (Huey, 2011; López e col., 1998). Troncos de regiões temperadas podem gerar gradientes espaciais de temperatura de ao menos 20°C (Geiger, 1950).

Orifícios na superfície terrestre: cavernas

Ao contrário de objetos na superfície terrestre, orifícios na superfície terrestre (ex. cavernas, tocas) levam à homogeneização das temperaturas em seu interior (Geiger, 1950; Williams, Tieleman e Shobrak, 1999). Dentro das cavernas, em ausência de fluxos horizontais de ar, as temperaturas se estratificam verticalmente, sendo mais frias as regiões mais baixas. Se estas tiverem duas saídas, fortes ventos podem atravessá-las (Geiger, 1950), afetando a estratificação da temperatura. Os estudos levantados sugerem que AETs podem ser obrigados à atividade em temperaturas mais baixas do que os ótimos para a locomoção (Rogowitz e Sánchez-Rivoledda, 1999) e que a inversão dos gradientes térmicos dentro delas podem ser importantes controladores do período de atividade dentro delas (Resatarits, 1986; Rogowitz e col., 2001). Possivelmente relacionado a estes problemas de homogeneidade térmica e sub-otimicidade das temperaturas para AETs colonizadores, cavernas são ecossistemas com menor riqueza de espécies que os habitats exteriores onde se localizam. Nestes habitats, a heterogeneidade térmica não parece ser tão importante para explicar a riqueza de espécies de cavernas (Christman e Culver, 2001; Culver e col., 2004).

Processos e padrões termobiológicos relacionados ao corpo de AETs

Características físicas dos corpos (ex. tamanho e cor) podem afetar de maneira importante o intercâmbio de energia entre corpos e o ambiente (Lienhard e Lienhard, 2011). Por isto, espera-se que estas características influenciem a temperatura corporal experimentada por AETs.

Tamanho

Para um nível de radiação determinado, corpos de maior tamanho são capazes de absorver mais energia por unidade de radiação em relação à massa do corpo. Ao mesmo tempo, devido a um aumento em sua capacidade térmica, demorarão mais tempo que pequenos corpos em alcançar a temperatura de equilíbrio com o ambiente (Stevenson, 1985). Por estes motivos, dada suficiente entrada de energia por radiação, corpos maiores alcançarão temperaturas mais altas do que corpos pequenos. Ao mesmo tempo, corpos maiores serão mais difíceis de aquecer e esfriar. Este processo pode levar a um problema metodo-

lógico na determinação de temperaturas críticas de AETs (Ex. Ribeiro e col 2012).

Em resposta a estes processos, os indivíduos podem regular o comportamento de termorregulação. Em situações onde a perda de energia é mais rápida que o ganho, enquanto que indivíduos maiores podem precisar regular sua temperatura por mais tempo (ex., tartarugas aquáticas que se aquecem em terra, Lefevre e Brooks, 1995). Em animais muito grandes, a grande produção bruta de energia metabólica (ex. durante o exercício) e a relativamente inferior taxa de perda do mesmo pode levar à manutenção de uma temperatura relativamente estável, quando comparada com o médio. Se a taxa de perda é similar ou inferior ao ganho, em regiões de alta radiação, tamanhos de corpos maiores permitem passar mais tempo sem termorregular e manter a temperatura corporal em habitats mais sombreados (ex. lagartos tropicais, Asplund, 1974; Hillman 1969).

Vantagens termorregulatórias aparentemente explicam as relações intraespecíficas entre o tamanho do corpo e temperatura ambiental em répteis de todo o mundo (Ashton e Feldman, 2003). Entretanto, outros mecanismos possíveis também têm sido propostos por Angilletta (2004) e Angilletta e Dunham (2003).

Cor

A cor externa de um corpo afeta à quantidade de radiação que este pode absorver por unidade de tempo e, portanto, à temperatura máxima que este pode alcançar e sua taxa de aquecimento (Lienhard e Lienhard, 2011). (Geiger, 1950) mostra diferenças de aproximadamente 6 graus na temperatura de pequenos objetos de madeira, em similares condições experimentais, pintados com cores desde o branco ao negro. A revisão de Trullas e col., (2008) suporta a hipótese de que o melanismo é mais freqüente em regiões frias e que é relativamente benéfico para espécies diurnas de áreas mais frias. Segundo estes autores, a relação entre fisiologia, melanismo e comportamento também tem certo suporte, mas ainda requer mais estudos. Porém, nem todas as variações de cor levam a aumentos nas taxas de aquecimento de AETs, como exemplificado por Crisp e col., (2011).

Interações

Os diferentes fatores termobiológicos interagem entre si, gerando uma superfície de variação térmica extremamente irregular e dinâmica sobre a terra.

Fatores termobiológicos podem interagir de maneira aditiva, fazendo com que a temperatura experimentada pelos AETs alcance valores mais extremos; ou não aditiva, suavizando o ambiente térmico. Por exemplo, ladeiras inclinadas e orientadas aos pólos podem suavizar a temperatura ambiental em regiões tropicais, porém, tenderão a aumentar os extremos de temperatura em regiões circumpolares.

A relação entre dois fatores pode não ser linear. Por exemplo, conforme aumenta a latitude o efeito da orientação das ladeiras sobre as diferenças nas temperaturas ambientais também aumenta. Porém, a partir de certa

latitude também ascende a proporção de radiação difusa (procedente da reflexão do ar) com relação à radiação direta do sol (Geiger, 1950). Por este motivo, as diferenças de temperaturas entre ladeiras orientadas ao equador e aos pólos seguem uma relação parabólica com a latitude.

Diferentes fatores termobiológicos podem desencadear o mesmo padrão de variação térmica. Por exemplo, tanto latitude quanto altitude levam a um aumento da amplitude térmica, principalmente por diminuição das temperaturas mínimas absolutas (ex. Sunday e col 2010). Ao mesmo tempo, estes fatores podem ter influências opostas sobre outras características térmicas. Como exemplo, a magnitude do ciclo diário de temperaturas aumenta com a altitude e diminui com a latitude.

As características dos AETs (comportamento, morfologia e fisiologia) também podem interagir favorecendo ou evitando mudanças nas outras. Por exemplo, mudanças no comportamento (ex. uso de microhabitats) permitem evitar variação na temperatura de atividade, ao longo de gradientes térmicos gerados pela altitude (Huey e col., 2003).

Os padrões de variação térmica interagem com as características comportamentais, morfológicas e fisiológicas dos diferentes grupos taxonômicos (Trullas e col 2008, Asplund, 1974; Hillman 1969). Estas interações poderiam determinar qual grupo terá maior sucesso na colonização de gradientes de variação térmica provocados pelo mesmo fator (ex., diferenças latitudinais no sucesso colonizador de gradientes altitudinais entre anuros e lagartos sulamericanos, Navas, 2002).

Síntese

A transmissão de energia térmica acontece ao longo de um contínuo, desde o ambiente até os indivíduos e vice-versa. Porém, para fins didáticos, os processos e padrões termobiológicos que afetam aos ectotermos terrestres poderiam ser categorizados em três grandes grupos:

1) Os relacionados à intensidade e quantidade dos intercâmbios de energia dos ecossistemas (ex. derivados da topografia, altitude e latitude).

2) Os relacionados à distribuição espaço-temporal da energia que chega a superfície terrestre (derivados de propriedades físicas do micro-ambiente e irregularidades da superfície terrestre).

3) Os relacionados ao intercâmbio de energia entre o corpo dos AETs e o microambiente (derivados de propriedades físicas e fisiológicas dos corpos dos AETs).

As respostas dos AETs perante variações em um parâmetro climatológico podem acontecer em diferentes níveis organizacionais (ex. no comportamento ou fisiologia no nível dos indivíduos, na distribuição espacial, no nível das populações, ou na riqueza de espécies, no nível das comunidades).

Parece possível descrever os processos e padrões termobiológicos com um número limitado de fatores, passíveis de serem analisados matematicamente (ex., entrada de energia, propriedades físicas do ambiente e do corpo dos indivíduos, sensibilidade fisiológica à temperatura, capacidade termorregulatória, etc. (ex. como feito por

Grant e Porter, 1992, e Porter e col., 1973).

Finalmente, fatores térmicos podem interagir de maneiras aditiva ou não aditiva e linear ou não linear para afetar a temperatura ambiental e a experimentada pelos ectotermos.

Baseando-se no que foi apresentado nesta revisão, é possível sintetizar uma teoria preditiva sobre o efeito da temperatura nos ectotermos.

De acordo com a escala apresentada por Scheiner (2010), e mesmo em estado rudimentar, esta teoria já prevê relações gerais em mais níveis de organização do que teorias centrais da biologia, tais como a teoria da evolução de Darwin, a teoria da célula, e a teoria dos organismos, ambas propostas por Scheiner (2010).

O processo aplicado aqui pode ser repetido para outros parâmetros microclimáticos e características dos seres vivos (como os comentados por Titon e Gomes, 2012; Assis, 2012 ou Closel e Kolhsdorf, 2012), ou grupos não tratados neste texto (ex. endotermos). Deste modo, poder-se-ia organizar uma teoria bioclimática dos seres vivos preditiva, baseada em dados, e de fácil entendimento, aplicação e crítica.

Teoria termobiológica dos ectotermos

Domínio de aplicação

Respostas dos seres vivos ectotermos à variação térmica.

Premissa

O tempo em que ectotermos passam dentro de suas temperaturas preferenciais aumentaria sua aptidão. Esta premissa é suportada pela relação entre taxas de crescimento populacional (uma medida geral de aptidão) e temperatura em ectotermos (Huey e Berrigan, 2001), assim como por estudos de fisiologia reprodutiva em Peixes (Ribeiro e Moreira, 2012).

Predições

1. Comportamento, fisiologia e morfologia dos indivíduos tenderão a aumentar a proporção do tempo de vida realizado dentro das Tprf, assim como evitar as TC;
2. Animais ectotermos que desenvolvam sua atividade mais perto de superfícies irradiadas pelo sol e com períodos de atividade mais próximos ao meio dia, serão termoreguladores mais ativos;
3. A distribuição e tamanho das populações de ectotermos ao longo de gradientes e ciclos de temperatura será explicada pelo sucesso relativo dos indivíduos de permanecer dentro de suas Tprf, e de evitar TC. Por este motivo, dentro dos referidos gradientes, o espaço-tempo disponível para termorregular em um determinado local determinará um limite superior para o tamanho das populações de AETs;
4. A interação não aditiva de fatores térmicos terá efeito positivo na riqueza de espécies de AETs de um local. Efeitos aditivos terão efeito negativo;
5. Quanto maior for a intensidade e estabilidade espaço-temporal das variações térmicas, maior será seu poder de predição sobre a posição das espécies de AETs

ao longo destas.

Agradecimentos

Os comentários de C. Caselli, E. Sebastian, F. Casemiro e Carlos Navas ajudaram em grande medida a melhorar versões prévias deste manuscrito. Este trabalho foi financiado com uma bolsa CAPES e um auxílio à pesquisa FA-PESP.

Referências

- Abrahamsen, M. S., Johnson, R. R., Clark, T. G. e White, M. W. (1994). Developmental regulation of an *Eimeria* bovis mRNA encoding refractile body-associated proteins. *Mol Biochem Parasitol* 68, 25-34.
- Allen, P. C. e Fetterer, R. H. (2002). Recent advances in biology and immunobiology of *Eimeria* species and in diagnosis and control of infection with these coccidian parasites of poultry. *Clin Microbiol Rev* 15, 58-65.
- Assis, A. B. (2012). Microbiota, secreções e micro clima: Consequências para os anfíbios. *Revista da Biologia* 8, 45-48.
- Belli, S. I., Walker, R. A. e Flowers, S. A. (2005). Global protein expression analysis in apicomplexan parasites: current status. *Proteomics* 5, 918-24.
- Bozdech, Z., Zhu, J., Joachimiak, M. P., Cohen, F. E., Pulliam, B. e DeRisi, J. L. (2003). Expression profiling of the schizont and trophozoite stages of *Plasmodium falciparum* with a long-oligonucleotide microarray. *Genome Biol* 4, R9.
- Brake, D. A. (2002). Vaccinology for control of apicomplexan parasites: a simplified language of immune programming and its use in vaccine design. *International Journal for Parasitology* 32, 509-515.
- Brandt, R. (2012). Mudanças climáticas e os lagartos brasileiros sob a perspectiva da história de vida. *Revista da Biologia* 8, 15-18.
- Bromley, E., Leeds, N., Clark, J., McGregor, E., Ward, M., Dunn, M. J. e Tomley, F. (2003). Defining the protein repertoire of microneme secretory organelles in the apicomplexan parasite *Eimeria tenella*. *Proteomics* 3, 1553-61.
- Cai, X., Fuller, A. L., McDougald, L. R. e Zhu, G. (2003). Apicoplast genome of the coccidian *Eimeria tenella*. *Gene* 321, 39-46.
- Canning, E. U. e Anwar, M. (1968). Studies on meiotic division in coccidian and malarial parasites. *J Protozool* 15, 290-8.
- Chapman, H. D., Cherry, T. E., Danforth, H. D., Richards, G., Shirley, M. W. e Williams, R. B. (2002). Sustainable coccidiosis control in poultry production: the role of live vaccines. *Int J Parasitol* 32, 617-29.
- Casemiro, F. A. S., Gouveia, S. F. e Diniz-Filho, J. A. F. (2012). Distribuição de *Rhinella granulosa*: integrando envelopes bioclimáticos e respostas ecofisiológicas. *Revista da Biologia* 8, 38-44.
- Chapman, H. D. e Shirley, M. W. (2003). The Houghton strain of *Eimeria tenella*: a review of the type strain selected for genome sequencing. *Avian Pathol* 32, 115-27.
- Cleary, M. D., Singh, U., Blader, I. J., Brewer, J. L. e Boothroyd, J. C. (2002). *Toxoplasma gondii* asexual development: identification of developmentally regulated genes and distinct patterns of gene expression. *Eukaryot Cell* 1, 329-40.
- Closel, M. B. e Kolhsdorf, T. (2012). Mudanças climáticas e fossorialidade: implicações para a herpetofauna subterranean. *Revista da Biologia* 8, 19-24.

- Costa, T.R.N., Carnaval, A.C.O.Q., Toledo, L.F. (2012) Mudanças climáticas e seus impactos sobre os anfíbios brasileiros. *Revista da Biologia* 8, 33–37.
- Current, W. L., Upton, S. J. e Long, P. L. (1990). Taxonomy and Life Cycles. In *Coccidiosis of Man and Domestic Animals*, (ed. P. L. Long), pp. 1-17. Boston: CRC Press Inc.
- de Venevelles, P., Chich, J. F., Faigle, W., Loew, D., Labbe, M., Girard-Misguich, F. e Pery, P. (2004). Towards a reference map of *Eimeria tenella* sporozoite proteins by two-dimensional electrophoresis and mass spectrometry. *Int J Parasitol* 34, 1321-31.
- de Venevelles, P., Francois Chich, J., Faigle, W., Lombard, B., Loew, D., Pery, P. e Labbe, M. (2006). Study of proteins associated with the *Eimeria tenella* refractile body by a proteomic approach. *Int J Parasitol* 36, 1399-407.
- del Cacho, E., Gallego, M., Pereboom, D., Lopez-Bernad, F., Quilez, J. e Sanchez-Acedo, C. (2001). *Eimeria tenella*: hsp70 expression during sporogony. *J Parasitol* 87, 946-50.
- Duncan, R. (2004). DNA microarray analysis of protozoan parasite gene expression: outcomes correlate with mechanisms of regulation. *Trends Parasitol* 20, 211-5.
- Durham, A. M., Kashiwabara, A. Y., Matsunaga, F. T., Ahagon, P. H., Rainone, F., Varuzza, L. e Gruber, A. (2005). EGene: a configurable pipeline generation system for automated sequence analysis. *Bioinformatics* 21, 2812-3.
- Ferguson, D. J., Birch-Andersen, A., Hutchinson, W. M. e Siim, J. C. (1978a). Light and electron microscopy on the sporulation of the oocysts of *Eimeria brunetti*. I. Development of the zygote and formation of the sporoblasts. *Acta Pathol Microbiol Scand B* 86, 1-11.
- Ferguson, D. J., Birch-Andersen, A., Hutchinson, W. M. e Siim, J. C. (1978b). Light and electron microscopy on the sporulation of the oocysts of *Eimeria brunetti*. II. Development into the sporocyst and formation of the sporozoite. *Acta Pathol Microbiol Scand B* 86, 13-24.
- Fernandez, S., Pagotto, A. H., Furtado, M. M., Katsuyama, A. M., Madeira, A. M. e Gruber, A. (2003). A multiplex PCR assay for the simultaneous detection and discrimination of the seven *Eimeria* species that infect domestic fowl. *Parasitology* 127, 317-25.
- Fernando, M. A. (1990). *Eimeria*: Infections of the Intestine. In *Coccidiosis of Man and Domestic Animals*, (ed. P. L. Long), pp. 63-75. Boston: CRC Press Inc.
- Fetterer, R. H. e Barfield, R. C. (2003). Characterization of a developmentally regulated oocyst protein from *Eimeria tenella*. *J Parasitol* 89, 553-64.
- Fetterer, R. H., Jenkins, M. C., Miska, K. B. e Barfield, R. C. (2007). Characterization of the antigen SO7 during development of *Eimeria tenella*. *J Parasitol* 93, 1107-13.
- Gardner, M. J., Hall, N., Fung, E., White, O., Berriman, M., Hyman, R. W., Carlton, J. M., Pain, A., Nelson, K. E., Bowman, S. e col. (2002). Genome sequence of the human malaria parasite *Plasmodium falciparum*. *Nature* 419, 498-511.
- Jean, L., Long, M., Young, J., Pery, P. e Tomley, F. (2001). Aspartyl proteinase genes from apicomplexan parasites: evidence for evolution of the gene structure. *Trends Parasitol* 17, 491-8.
- Jenkins, M. C. (2001). Advances and prospects for subunit vaccines against protozoa of veterinary importance. *Veterinary Parasitology* 101, 291-310.
- Katzenberger, M., Tejedo, M., Duarte, H., Marangoni, F., e Beltrán, J. F. (2012). Tolerância e sensibilidade térmica em anfíbios. *Revista da Biologia* 8, 25–32.
- Kinnaird, J. H., Bumstead, J. M., Mann, D. J., Ryan, R., Shirley, M. W., Shiels, B. R. e Tomley, F. M. (2004). EtCRK2, a cyclin-dependent kinase gene expressed during the sexual and asexual phases of the *Eimeria tenella* life cycle. *Int J Parasitol* 34, 683-92.
- Lal, K., Bromley, E., Oakes, R., Prieto, J. H., Sanderson, S. J., Kurian, D., Hunt, L., Yates, J. R., 3rd, Wastling, J. M., Sinden, R. E. e col. (2009). Proteomic comparison of four *Eimeria tenella* life-cycle stages: unsporulated oocyst, sporulated oocyst, sporozoite and second-generation merozoite. *Proteomics* 9, 4566-76.
- Li, L., Brunk, B. P., Kissinger, J. C., Pape, D., Tang, K., Cole, R. H., Martin, J., Wylie, T., Dante, M., Fogarty, S. J. e col. (2003). Gene discovery in the apicomplexa as revealed by EST sequencing and assembly of a comparative gene database. *Genome Res* 13, 443-54.
- Lillehoj, H. S. e Lillehoj, E. P. (2000). Avian coccidiosis. A review of acquired intestinal immunity and vaccination strategies. *Avian Dis* 44, 408-25.
- Ling, K. H., Rajandream, M. A., Rivallier, P., Ivens, A., Yap, S. J., Madeira, A. M., Mungall, K., Billington, K., Yee, W. Y., Bankier, A. T. e col. (2007). Sequencing and analysis of chromosome 1 of *Eimeria tenella* reveals a unique segmental organization. *Genome Res* 17, 311-9.
- Llinas, M. e DeRisi, J. L. (2004). Pernicious plans revealed: *Plasmodium falciparum* genome wide expression analysis. *Curr Opin Microbiol* 7, 382-7.
- Long, P. L. e Joyner, L. P. (1984). Problems in the identification of species of *Eimeria*. *J Protozool* 31, 535-41.
- Long, P. L., Millard, B. J., Joyner, L. P. e Norton, C. C. (1976). A guide to laboratory techniques used in the study and diagnosis of avian coccidiosis. *Folia Vet Lat* 6, 201-17.
- McDonald, V. e Shirley, M. W. (2009). Past and future: vaccination against *Eimeria*. *Parasitology* 136, 1477-89.
- McDougald, L. R. e Reid, W. M. (1995). Coccidiosis. In *Diseases of Poultry*, (ed. B. W. Calnek), pp. 929. Ames: Iowa State University Press.
- Miska, K. B., Fetterer, R. H. e Barfield, R. C. (2004). Analysis of transcripts expressed by *Eimeria tenella* oocysts using subtractive hybridization methods. *J Parasitol* 90, 1245-52.
- Miska, K. B., Fetterer, R. H., Min, W. e Lillehoj, H. S. (2005). Heat shock protein 90 genes of two species of poultry *Eimeria*: expression and evolutionary analysis. *J Parasitol* 91, 300-6.
- Miska, K. B., Fetterer, R. H. e Rosenberg, G. H. (2008). Analysis of transcripts from intracellular stages of *Eimeria acervulina* using expressed sequence tags. *J Parasitol* 94, 462-6.
- Ng, S. T., Sanusi Jangi, M., Shirley, M. W., Tomley, F. M. e Wan, K. L. (2002). Comparative EST analyses provide insights into gene expression in two asexual developmental stages of *Eimeria tenella*. *Exp Parasitol* 101, 168-73.
- Novaes, J. (2009). Análise da expressão diferencial entre merozoítos e esporozoítos de *Eimeria tenella* empregando a técnica de LongSAGE. In Instituto de Ciências Biomédicas vol. Doutorado, pp. 219. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Novaes, J., Kashiwabara, A. Y., Varuzza, L., Nagao, L. T., Manha, A. P. S., Fernandez, S., Durham, A. M., Gruber, A. e Madeira, A. M. B. N. (2005). Survey of *Eimeria* spp. transcripts using open reading frame ESTs (ORESTES). In In: The IXth International Coccidiosis Conference, pp. 150. Foz do Iguassu, Parana, Brazil.
- Ribeiro, C. S. e Moreira, R. G. (2012) Fatores ambientais e reprodução dos peixes. *Revista da Biologia* 8, 58–61.
- Ribeiro, P. L. e Navas, C. (2012). A macrofisiologia e sua importância em estudos sobre mudanças climáticas. *Revista da Biologia* 8, 1–4.
- Romano, C. M. (2004). Caracterização molecular e análise

- comparativa de genomas mitocondriais de *Eimeria* spp. de galinha doméstica, pp. 138. São paulo: Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo.
- Roos, D. S. (2005). Genetics. Themes and variations in apicomplexan parasite biology. *Science* 309, 72-3.
- Ryan, R., Shirley, M. e Tomley, F. (2000). Mapping and expression of microneme genes in *Eimeria tenella*. *Int J Parasitol* 30, 1493-9.
- Schaap, D., Arts, G., van Poppel, N. F. e Vermeulen, A. N. (2005). De novo ribosome biosynthesis is transcriptionally regulated in *Eimeria tenella*, dependent on its life cycle stage. *Mol Biochem Parasitol* 139, 239-48.
- Schmatz, D. M. (1997). The mannitol cycle in *Eimeria*. *Parasitology* 114 Suppl, S81-9.
- Schwarz, R. S., Fetterer, R. H., Rosenberg, G. H. e Miska, K. B. (2010) Coccidian merozoite transcriptome analysis from *Eimeria maxima* in comparison to *Eimeria tenella* and *Eimeria acervulina*. *J Parasitol* 96, 49-57.
- Shirley, M. W. (1994). The genome of *Eimeria tenella*: further studies on its molecular organisation. *Parasitol Res* 80, 366-73.
- Shirley, M. W. (2000). The genome of *Eimeria* spp., with special reference to *Eimeria tenella*--a coccidium from the chicken. *Int J Parasitol* 30, 485-93.
- Shirley, M. W., Blake, D., White, S. E., Sheriff, R. e Smith, A. L. (2004a). Integrating genetics and genomics to identify new leads for the control of *Eimeria* spp. *Parasitology* 128 Suppl 1, S33-42.
- Shirley, M. W., Ivens, A., Gruber, A., Madeira, A. M., Wan, K. L., Dear, P. H. e Tomley, F. M. (2004b). The *Eimeria* genome projects: a sequence of events. *Trends Parasitol* 20, 199-201.
- Striepen, B., White, M. W., Li, C., Guerini, M. N., Malik, S. B., Logsdon, J. M., Jr., Liu, C. e Abrahamsen, M. S. (2002). Genetic complementation in apicomplexan parasites. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99, 6304-9.
- Sutton, C. A., Shirley, M. W. e Wisner, M. H. (1989). Characterization of coccidial proteins by two-dimensional sodium dodecyl sulphate-polyacrylamide gel electrophoresis. *Parasitology* 99 Pt 2, 175-87.
- Wan, K. L., Chong, S. P., Ng, S. T., Shirley, M. W., Tomley, F. M. e Jangi, M. S. (1999). A survey of genes in *Eimeria tenella* merozoites by EST sequencing. *Int J Parasitol* 29, 1885-92.
- Williams, R. B. (1998). Epidemiological aspects of the use of live anticoccidial vaccines for chickens. *Int J Parasitol* 28, 1089-98.
- Williams, R. B. (2002a). Anticoccidial vaccines for broiler chickens: pathways to success. *Avian Pathol* 31, 317-53.
- Williams, R. B. (2002b). Fifty years of anticoccidial vaccines for poultry (1952-2002). *Avian Dis* 46, 775-802.