

Balanço hídrico e a distribuição geográfica dos anfíbios

Water balance and geographical distribution of amphibians

Braz Titon Junior*, **Fernando Ribeiro Gomes**

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

Resumo. Dado que os anfíbios são geralmente caracterizados por uma elevada permeabilidade tegumentar, a variação interespecífica em aspectos do balanço hídrico poderia estar associada a padrões de distribuição dos anfíbios em ambientes que diferem quanto à disponibilidade hídrica. Análises comparativas de espécies que habitam diferentes biomas fornecem evidências de adaptações em diversas variáveis fisiológicas associadas ao balanço hídrico, tais como tolerância à desidratação, resistência da pele à perda de água e taxas de reidratação. Entretanto, aspectos ecológicos e comportamentais devem ser integrados aos fisiológicos, sob um enfoque histórico da diversificação dos clados e de sua ocupação ambiental, para o entendimento das bases funcionais da distribuição geográfica e da tolerância às alterações ambientais dos anfíbios.

Palavras-chave. *Desidratação, reidratação, tolerância à desidratação, anuros, disponibilidade hídrica.*

Abstract. Given the high cutaneous permeability of amphibians, their inter-specific variation in aspects of water balance could be associated to patterns of distribution in environments that differ in water availability. Comparative studies including species from different biomes evidence adaptations of several variables associated to water balance, such as dehydration tolerance, skin resistance to water loss, and rates of water uptake. However, to understand the underlying mechanisms of amphibian geographical distribution and sensitivity to environmental change, ecological and behavioral aspects must be integrated to physiology under a historical approach of clade diversification and environmental occupancy.

Keywords. *Dehydration, rehydration, tolerance to dehydration, anuran, water availability.*

Introdução

Quando se pensa na ocupação do ambiente terrestre pelos vertebrados, os anfíbios enfrentam um desafio hídrico particularmente pungente devido à necessidade de manutenção de uma alta permeabilidade de seu tegumento, que representa um importante órgão de troca de gases respiratórios neste grupo. A alta permeabilidade tegumentar, característica da maior parte das espécies de anfíbios, acarreta em taxas de perda de água particularmente elevadas quando comparados a outros tetrápodes, e expõe estes animais a um alto risco de desidratação em ambiente terrestre (McNab, 2002).

Embora um processo de redução severa das populações de anfíbios venha sendo detectado ao redor do mundo (Houlahan e col., 2000, Stuart e col., 2004, Stuart e col. 2008), ainda não existe uma compreensão básica dos fatores que controlam a distribuição geográfica e diversidade destes animais em ampla escala espacial (Buckley e Jetz, 2007). As limitações fisiológicas peculiares dos anfíbios estão bem documentadas e sugerem forte sensibilidade a determinadas condições ambientais (Feder e Burggren, 1992). Por exemplo, a riqueza de espécies de anfíbios aumenta dos pólos em direção à linha do equador, apresentando altas concentrações nas florestas tropicais úmidas,

particularmente na Bacia Amazônica e Mata Atlântica. Outras regiões de grande riqueza de espécies incluem ainda a Bacia do Congo e sudeste da Ásia (Buckley e Jetz, 2007). Embora estes padrões sejam muito semelhantes aos observados em aves (Orme e col., 2005) e mamíferos (Ceballos e col., 2005), algumas características dos anfíbios mostraram que múltiplos fatores parecem trabalhar em conjunto, restringindo a riqueza de espécies deste grupo em particular (Currie, 1991, Jetz e Rahbek, 2002). Como a água é uma restrição fundamental para os anfíbios, devido à sua pele altamente permeável e necessidades de água para a reprodução (Feder e Burggren, 1992), já era esperado que a disponibilidade hídrica representasse, juntamente com a temperatura, um fator muito consistente na restrição da riqueza dos anfíbios (Buckley e Jetz, 2007), contrastando com os padrões de distribuição de mamíferos e aves, que estão principalmente associados a restrições energéticas (Hawkins e col. 2003, Whittaker e col. 2007).

Fisiologia do balanço hídrico em anuros

Por limitar potencialmente a manutenção das atividades normais, o alto risco de desidratação em ambiente terrestre moldou diversos aspectos da história de vida dos anfíbios, como por exemplo, a evolução de hábitos noturnos

Contato do autor:

titonjr.b@usp.br

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun2012

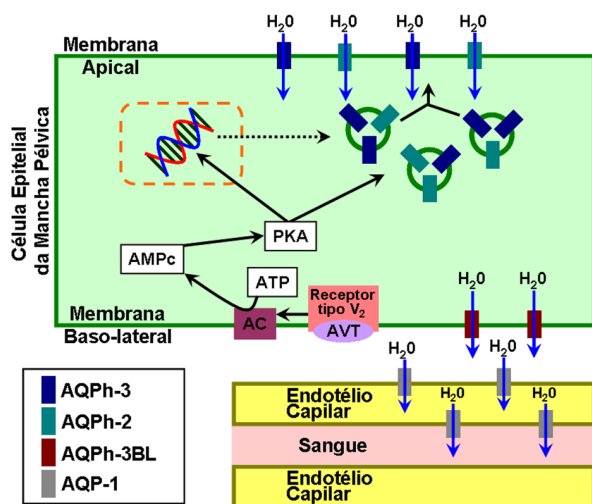


Figura 1. Modelo de translocação de aquaporinas nas células epiteliais da mancha pélvica de *Hyla japonica*, modificado à partir de Suzuki (2007). O AVT se liga a um receptor específico (Receptor tipo V_2), na membrana basolateral das células epiteliais da mancha pélvica, ativando-o. Esse receptor ativado estimula uma proteína de membrana chamada Adenilato-Ciclase (AC), que quebra ATP em AMPc. O AMPc ativa uma proteína citoplasmática chamada Proteína-Quinase A (PKA). A PKA vai agir na célula de duas formas: em curto prazo ela age sobre vesículas citoplasmáticas que armazenam as aquaporinas AQP-2 e AQP-3 (ambas aquaporinas do tipo 2a) promovendo a translocação dessas vesículas para a membrana apical da célula e aumentando assim a densidade dessas aquaporinas na membrana; e a longo prazo, estimula a transcrição de RNAm para AQP-2 e AQP-3. A água é transportada do citoplasma para o interstício através das AQP-3BL (aquaporinas ortólogas às AQP3 de mamíferos), que estão permanentemente ancoradas na membrana basolateral da célula. Do interstício, a água passa para o sangue através de AQP-1 presente na membrana plasmática das células do endotélio capilar.

nos (Haddad, 1995, mas veja também Navas e col., 2007). Porém, a resposta fisiológica mais comum de anfíbios às altas taxas de desidratação em ambiente terrestre é a tolerância à dessecação (McNab, 2002). Essa habilidade de tolerar a perda de água é variável entre os anfíbios, sendo algumas espécies capazes de tolerar uma perda de água de até 50% de sua massa corpórea total, representando cerca de 60% da água corpórea total (McNab, 2002). Essa capacidade de tolerar a perda de água encontra-se associada a alguns fatores como, o hábito das diferentes espécies, em que espécies terrestres e fossoriais apresentam uma maior tolerância à desidratação que espécies aquáticas (Thorson e Svihla, 1943). Diferenças inter-específicas em tamanho também influenciam a tolerância à desidratação, sendo que espécies menores toleram uma perda de água proporcionalmente maior que as espécies maiores. Porém, apesar da maior tolerância, devido à maior relação entre superfície e volume, indivíduos pertencentes a espécies menores tendem a apresentar maiores taxas de desidratação, chegando mais rapidamente em um nível letal (Geise e Linsenmair, 1988).

Alguns autores têm proposto uma associação positiva entre massa cardíaca e níveis de tolerância à desidra-

tação (Withers e Hillman, 2001), dado que um importante determinante da queda do desempenho aeróbio com a desidratação é o declínio no volume plasmático, com concomitante aumento no hematócrito, na concentração de solutos plasmáticos e na pressão coloidosmótica (Hillman, 1978, 1980, 1982, 1984; Hillman e col., 1987). Como consequência, a resistência periférica aumenta, devido ao aumento da viscosidade sanguínea e de um aumento do grau de vasoconstrição, e o débito cardíaco é reduzido (Hillman, 1978, 1987). Essa combinação de hiperosmolaridade, hipovolemia e hiperviscosidade do sangue associada ao estresse hídrico pode resultar na morte por incapacidade de sustentar o metabolismo basal (Hillman, 1987).

Como visto anteriormente, a necessidade de manter o tegumento permeável aos gases respiratórios acarreta em altas taxas de perda de água por evaporação na maioria dos anfíbios, sendo estas equivalentes àquela apresentada por uma superfície de água livre. Estas espécies são consideradas como anfíbios “típicos” (Wygoda, 1984). Entretanto, algumas poucas espécies podem apresentar níveis de resistência à perda evaporativa de água comparáveis aos de répteis adaptados a desertos, sendo esse grupo de anfíbios considerados atípicos ou “a prova de água” (Christian e Parry, 1997; Lillywhite e col., 1997). Embora alguns estudos tenham sugerido a importância das relações entre a espessura da pele em anuros e o ambiente (Toledo e Jared, 1993), a espessura da pele por si só não é o principal mecanismo para reduzir a perda evaporativa de água (Lillywhite, 2006). Além disso, a camada de queratina na pele dos anuros é muito pequena, e um tegumento altamente queratinizado não parece ter sido selecionado ao longo da evolução dos anfíbios (Lillywhite, 2006). Em alguns casos, uma co-ossificação de determinadas regiões do corpo confere grande aumento da resistência à perda de água para essas regiões (Seibert e col., 1974, Ruibal e Shoemaker, 1984, Navas e col., 2002, Jared e col., 2005). A secreção de fluidos, por outro lado, pode ser um importante determinante das relações hídricas, principalmente em espécies que apresentam pele glandular, capaz de secretar toxinas, muco e lipídeos (Lillywhite, 2006). Destas secreções, o muco e os lipídeos vêm sendo funcionalmente associadas ao balanço hídrico na literatura. Alguns estudos conjecturaram uma possível função da secreção mucosa na redução da perda de água por evaporação, seja selando os espaços extracelulares do *stratum corneum* (Toledo e Jared, 1993), seja selando pequenas fendas entre o corpo e os membros de alguns anuros (Geise e Linsenmair, 1986, Kobelt e Linsenmair, 1986). Entretanto, a composição da secreção mucosa não foi determinada nestes estudos, de forma que seu conteúdo de lipídeos permanece não conhecido (Lillywhite, 2006). Em algumas espécies de anfíbios, assim como nos demais tetrápodes, os lipídeos secretados parecem ser o principal fator controlador do movimento transepitelial de água. Essa substância produzida por glândulas da pele é geralmente espalhada através da superfície do corpo por movimentos estereotipados conhecidos como “body wiping” realizado geralmente em local no qual o animal não necessite se mover e permaneça em uma situação semelhante a um torpor evitando

rupturas na camada de cera devido à movimentação sendo este comportamento geralmente associado à busca de um local onde o animal permanece praticamente imóvel por longo período do dia, em uma situação semelhante a um torpor (Lillywhite, 2006).

Quando desidratados, os anuros captam água principalmente através da mancha pélvica, uma região especializada da pele ventral caracterizada por alta permeabilidade e com rica vascularização (Roth, 1973, Boutilier e col., 1992)., sendo a taxa de absorção de água uma função da osmolalidade plasmática (Boutilier e col., 1992, Warburg, 1972), com apoio hormonal e neural na mediação de aumentos de condutância hidráulica e da circulação sanguínea na mancha pélvica (Boutilier e col., 1992, Parsons e col., 1993). A diminuição da pressão oncótica do fluido intersticial, dada pela entrada de água através da pele da mancha pélvica, bem como uma possível redução de pressão hidrostática capilar devido ao efeito vasodilatador da arginina vasotocina (AVT), favorecem o fluxo de água do espaço intersticial para o sangue e mantém um gradiente osmótico favorável à absorção de água pela mancha pélvica (Word e Hillman, 2005). Segundo os mesmos autores, a absorção de água se dá através de uma via transcapilar, não havendo a passagem intermediária pelos vasos linfáticos. As taxas de reidratação podem atingir níveis de até 20-30% da massa corpórea por hora (Niels e col., 2007).

Fora de seu período reprodutivo, alguns grupos de anuros, tais como os bufonídeos, mantêm pouco contato com corpos de água livre em seu ambiente. Neste período, o hormônio antidiurético dos anfíbios, arginina vasotocina (AVT), reduz a filtração glomerular e estimula a reabsorção de água armazenada na bexiga (Bentley, 1966), além de aumentar a permeabilidade da pele, quando em contato com a água, para facilitar a rápida reidratação (Viborg e Rosenkilde, 2004). O movimento de água através de epitélios ocorre através de duas vias, transcelular e paracelular. Apesar de haver algum transporte através da via paracelular nos anfíbios, a principal rota é a via transcelular (Guo e col., 2003; Orce e col., 2004), com auxílio de estruturas características. Durante a década de 90, uma classe de proteínas integrais de membrana, que formam poros específicos para o transporte de água foi descoberta, recebendo o nome de aquaporinas (AQP) (Agre e col., 1993). As AQPs já foram descritas para vários organismos, desde bactérias até animais e plantas, e estas podem ser divididas em duas subfamílias: aquaporinas ortodoxas, que transportam exclusivamente água, impedindo a passagem de íons, e as aquagliceroporinas, que transportam água e alguns solutos, como glicerol e uréia (Borgnia e col., 1999, Takata e col., 2004, Itoh e col., 2005, Gorelick e col., 2006). Análises filogenéticas demonstraram que as AQPs de anuros e mamíferos são evolutivamente próximas (Ogushi e col., 2007). Em anuros, encontramos 6 grupos de AQPs, sendo as pertencentes aos grupos 1, 2, 3 e 5 comuns para anuros e mamíferos, além daquelas pertencentes a dois grupos específicos para anuros: 1a e 2a (a letra "a" representa anuro) (Suzuki e col., 2007).

AQP 1 (tipo 1) é expressa no endotélio dos capilares de diversos tecidos, incluindo a mancha pélvica e bexiga

urinária, possivelmente desempenhando papel central no transporte da água absorvida a partir destes epitélios para a circulação (Hasegawa e col., 2003). AQP 1 é também expressa no mesotélio da bexiga urinária, provavelmente mediando o movimento de água da bexiga para o restante do corpo (Suzuki e col., 2007). Dois tipos de AQPs, exclusivas de anuros, são translocadas para a membrana apical das células granulares a partir de um estoque citoplasmático em resposta ao AVT, sendo uma delas caracteristicamente expressa na bexiga urinária e outra na mancha pélvica (Hasegawa e col., 2005, Suzuki e col., 2007). O tipo de AQP responsiva ao AVT, normalmente encontrada na bexiga urinária, também foi encontrado na mancha pélvica de *Bufo japonicus* e *Hyla japonica*, sugerindo que a expressão dos dois tipos de AQPs exclusivas de anuros na mancha pélvica pode representar uma adaptação de espécies terrestres e arbóreas a micro-ambientes com menor disponibilidade hídrica (Ogushi e col., 2010). De acordo com Suzuki e colaboradores (2007) (Figura 1), com a desidratação o AVT é liberado e se liga a um receptor tipo V_2 específico, na membrana basolateral das células epiteliais da mancha pélvica ativando uma cascata de sinalização intracelular que resultará num aumento da permeabilidade, facilitando a reidratação.

Após esta breve apresentação dos aspectos fisiológicos associados ao balanço hídrico em anfíbios, apresentaremos a seguir algumas relações encontradas entre a fisiologia do balanço hídrico e a variação em hábito e habitat neste grupo filogenético.

Balanço hídrico e o meio ambiente

A destruição do habitat é certamente a maior ameaça à diversidade de anfíbios (Duellman, 1999b), sendo a pouca informação a respeito do desmatamento sobre as populações de anfíbios, alarmante. Na Amazônia, por exemplo, 90% das espécies de anfíbios estão restritos a fragmentos de florestas tão pequenos quanto 350 ha (Zimmerman e Bierregaard, 1986). Segundo Parsons (1983), a exposição de populações a condições ambientais extremas, mesmo que por curtos períodos durante a vida dos indivíduos, pode representar um importante fator modulador tanto da distribuição geográfica quanto da evolução de caracteres associados à habilidade de sobreviver sob condições de estresse ambiental.

Carnaval (2002) relatou que espécies encontradas em fragmentos da Mata Atlântica do Nordeste apresentam padrões de divergência genética associados às necessidades ambientais táxon-específicas. Tais diferenças interespecíficas na susceptibilidade ao desmatamento, encontradas por Carnaval (2002), demonstram que, enquanto a destruição do habitat é prejudicial para muitas espécies, para outras pode não resultar em nenhum efeito ou até mesmo beneficiá-las. O desmatamento da Floresta Amazônica para a construção de rodovias ou fazendas, por exemplo, pode criar ambientes que são rapidamente ocupados por *Rhinella marina* e *Scinax ruber*, espécies que não são encontradas na floresta preservada (Duellman, 1999b). Assim, é interessante observar que dentro de famílias ou até mesmo de gêneros de anuros é possível

distinguir espécies estritamente dependentes de ambientes florestados e espécies que se ajustam bem à ambientes alterados e/ou naturalmente abertos. Porém, é importante ressaltar que a maior parte das espécies que se beneficiam com a ocupação humana, representa uma pequena parcela da diversidade de anuros, com numerosas populações e ampla distribuição geográfica (Duellman, 1999b). Como diferenças inter-populacionais em caracteres fisiológicos obedecendo a um padrão espacial sugerem que o clima pode limitar a distribuição geográfica através de restrições fisiológicas (Chown e Gaston 1999, Hochachka e Somero, 2002), diferenças de susceptibilidade às modificações ambientais de origem antrópica talvez também possam ser fundamentadas em restrições em nível fisiológico.

Assim, as características hidricamente contrastantes de ambientes alterados e/ou naturalmente abertos e áreas florestadas, podem constituir sistemas ideais para estudos comparativos da relação entre aspectos fisiológicos do balanço hídrico e distribuição de anuros. A seguir, apresentaremos alguns estudos que vêm demonstrando relações entre variáveis fisiológicas do balanço hídrico e variações interespecíficas em hábito (arborícola, terrícola, entre outros) e habitat.

No tocante à tolerância à desidratação, Jaeger (1971) comparou duas espécies de salamandras do gênero *Plethodon* que ocupam uma mesma área, porém são encontradas em microambientes distintos em termos de disponibilidade hídrica, sendo que *Plethodon cinereus* apresenta uma maior taxa de mortalidade quando exposta a condições de baixa umidade quando comparada à *P. richmondi*. Segundo o autor, *P. cinereus* deve habitar os solos mais baixos e úmidos devido à sua baixa tolerância à desidratação, enquanto que *P. richmondi* seria excluída dessa região pela presença de *P. cinereus* e, portanto, sua sobrevivência dependeria da sua capacidade de tolerar as condições de baixa umidade presentes nas escarpas desta mesma localidade.

Dado que a locomoção é um aspecto fundamental de diversos comportamentos de claro valor adaptativo, tais como captura de alimentos, fuga de predadores, dispersão pós-metamórfica e busca de parceiros reprodutivos, a tolerância à desidratação estimada através do seu efeito sobre a habilidade locomotora apresenta uma forte correlação ecológica para estes animais. Embora um controle filogenético não tenha sido aplicado até então, o impacto da perda de água sobre o desempenho locomotor parece variar entre diferentes grupos filogenéticos, como demonstram os estudos de Gatten (1987) e Hillman (1987), onde as taxas de consumo de oxigênio durante a locomoção parecem cair mais drasticamente em espécies de *Rana* que em espécies de *Bufo* com a desidratação.

A influência da variação conjunta de diferentes temperaturas e níveis de hidratação sobre o desempenho locomotor também tem sido investigada em estudos intraespecíficos com anuros. Preest e Pough (1989) mostraram que a desidratação e temperatura corpórea têm efeito sinérgico sobre o desempenho locomotor em *Anaxyrus americanus*. Enquanto o desempenho de animais completamente hidratados ou ligeiramente desidratados

foi maior nas temperaturas mais altas, o desempenho máximo de animais desidratados passou a ser maior nas temperaturas mais baixas testadas (Preest e Pough, 1989). Surpreendentemente, essa abordagem multivariada, utilizando temperatura e nível de hidratação como fatores simultaneamente, foi aplicada em poucos trabalhos para testar hipóteses de adaptação do desempenho locomotor, comparando espécies e/ou populações de anuros. Beuchat e colaboradores (1984) demonstraram que dentre três espécies de *Eleutherodactylus* da Costa Rica, *E. antillensis*, encontrada em terras mais baixas, quentes e muitas vezes secas, apresenta uma menor sensibilidade do desempenho locomotor à desidratação com o aumento da temperatura. Por outro lado, as duas espécies que habitam florestas de maiores altitudes (*E. coqui* e *E. portoricensis*), apresentaram sensibilidade à desidratação equivalente a diferentes temperaturas. Já Rogowitz e colaboradores (1999) compararam duas espécies de *Eleutherodactylus* de Porto Rico, sendo *E. coqui* uma espécie que apresenta uma ampla ocupação de habitats, enquanto *E. cooki*, uma ocupação restrita à cavernas úmidas. Este estudo mostrou que apesar destas espécies não diferirem quanto à resistência à perda de água por evaporação, *E. coqui* se mostrou mais apto a saltar sob condições de desidratação quando comparado com *E. cooki*. Por fim, um estudo realizado com bufonídeos do Estado de São Paulo, demonstrou que *Rhinella schneideri*, cuja distribuição esta associada a áreas abertas e com maiores temperaturas, apresenta uma menor sensibilidade do desempenho locomotor à desidratação a temperaturas mais altas dentre aquelas testadas, quando comparada a *R. icterica* e *R. ornata*, cuja distribuição encontra-se mais associada à ambientes florestados e com temperaturas mais amenas (Titon e col., 2010, Figura 2). Adicionalmente, *R. ornata*, uma espécie pertencente a um grupo cuja distribuição encontra-se estritamente associada à Floresta Atlântica, apresenta uma queda mais pronunciada do desempenho locomotor com a desidratação quando comparada às outras duas espécies, em todas temperaturas testadas (Titon e col., 2010, Figura 2).

A resistência à perda evaporativa de água em anuros também apresenta grande variação interespecífica e encontra-se associada aos hábitos das diferentes espécies, sendo que anuros com hábitos arbóreos, em geral, apresentam uma maior resistência à perda de água quando comparados a espécies terrestres e aquáticas (Whithers e col., 1984; Wýgoda, 1984). Em um estudo comparativo com 25 espécies de anuros australianos, Young e colaboradores (2005) demonstraram uma clara influência do hábito na evolução da resistência à perda evaporativa de água, que permanece significativa mesmo após correção das análises para as relações filogenéticas das espécies incluídas. Tal resultado sugere que o aumento da resistência surgiu múltiplas vezes ao longo da história evolutiva deste grupo.

A partir de um estudo comparativo de espécies de anuros de Floresta Atlântica e Cerrado, realizado por Titon (2010), as duas espécies pertencentes ao gênero *Phyllomedusa* (*P. distincta* e *P. tetraploidea*) se destacaram por apresentar alta resistência à perda evaporativa de

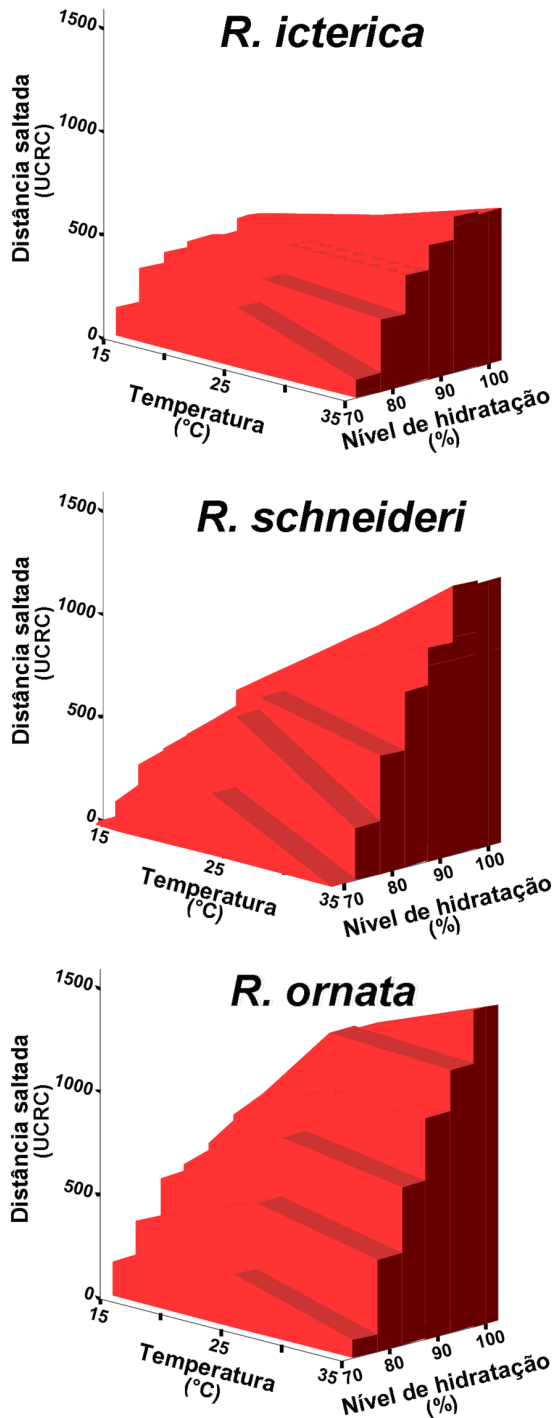


Figura 2. Distância média saltada por três espécies de *Rhinella* do Estado de São Paulo, durante 10 minutos de locomoção forçada a diferentes temperaturas (15, 25, 35°C) e níveis de hidratação (100%, 95%, 90%, 85%, 80%, 75%, 70% de hidratação). Os dados de distância percorrida foram corrigidos pelo comprimento rostro-cloacal. UCRU: unidades de comprimento rostro-cloacal. Dados a partir de Titon e col., (2010).

água, que apesar de ser característica do gênero *Phyllomedusa*, apresentou valores que quando comparados à outras espécies de *Phyllomedusa* consideradas à prova de água (Tabela 1), são menores. Nesta tabela, é interessante ainda observar que as espécies de *Phyllomedusa* consideradas à prova de água ocorrem em ambientes xéricos, en-

quanto *P. distincta* e *P. tetraploidea* ocorrem em ambientes mais méxicos. Adicionalmente, os valores de resistência à perda de água por evaporação para estas duas espécies de *Phyllomedusa* são equivalentes aos obtidos para duas espécies de *Pachymedusa* de ambientes xéricos, e mais altos que o apresentado por outro *Phyllomedusinae* de ambientes méxicos, *Agalychnis annae* (Tabela 1). Este quadro sugere que tanto fatores históricos quanto seleção natural devem ter desempenhado importantes papéis na história evolutiva da resistência à perda de água por evaporação no gênero *Phyllomedusa*. Embora as espécies pertencentes à este gênero sejam caracterizadas por uma alta resistência à perda de água por evaporação, a ocupação de ambientes xéricos parece associada à seleção direcional desta característica. Por outro lado, podemos observar também na Tabela 1, que anuros à prova de água de outros grupos filogenéticos também ocorrem em ambientes méxicos. Esta observação reforça a necessidade da inclusão dos fatores históricos de filogeografia para entendermos a evolução de caracteres fisiológicos, sendo que a observação estanque das diferenças de habitat atuais parecem não ser suficientes para explicar essa diferença de valor de resistência à perda de água por evaporação. Outra fonte de variação que permanece até ao momento inexplorada para este grupo, é o papel da plasticidade fenotípica da resistência à perda de água por evaporação em espécies méxicas e xéricas.

Outro caso a se destacar do estudo de Titon (2010) é *Proceratophrys boiei*, uma espécie com distribuição geográfica claramente associada à Mata Atlântica, mas que apresentou resistência à perda de água por evaporação e sensibilidade do desempenho locomotor à desidratação apenas moderadas, além de uma grande taxa de reidratação à partir de água livre. Aparentemente, essas características fisiológicas permitiriam a ocupação de ambientes mais abertos e/ou xéricos por esta espécie, sugerindo a possibilidade de que Cycloramphidae, a família à qual *P. boiei* pertence, tenha surgido em ambientes mais xéricos, que foram posteriormente substituídos pela mata em parte da distribuição deste grupo ao longo de sua história evolutiva. Desta forma, *P. boiei* poderia expressar características associadas à pressões seletivas atuantes em ambientes do passado. Porém, essa hipótese só poderá ser testada com a inclusão de dados fisiológicos para mais espécies, bem como com uma proposta filogenética com datações para este grupo.

A produção periódica de “cocoon” (casulos) em alguns grupos de anfíbios certamente é uma exceção a esta generalização (Lillywhite 2006). Estes casulos podem ser constituídos por cerca de 40-60 camadas de células do estrato cornificado, com lipídios e materiais protéicos secretados e imprensados entre estas camadas (McClanahan e col., 1976, Ruibal e Hillman, 1981, Withers, 1995, Christian e Parry, 1997). Estes casulos conferem uma considerável resistência à passagem de água, permitindo que anuros com hábito de se enterrar estabeleçam-se a profundidades mais rasas durante a seca do que as espécies que não formam casulos (Lee e Mercer, 1967, Ruibal e Hillman, 1981, McClanahan e col., 1983, Withers, 1998).

Tabela 1. Hábitat, hábito e resistência à perda de água por evaporação de espécies consideradas à prova de água e espécies com resistência moderada.

Espécie	Hábitat	Hábito	Resistência (s.cm ⁻¹)	Referência
<i>Agalychnis annae</i>	Mésico	Arborícola	10	Wygoda, 1984
<i>Pachymedusa dacnicolor</i>	Xérico	Arborícola	14	Wygoda, 1984
<i>Phyllomedusa azurea</i>	Xérico	Arborícola	242	Withers e col., 1984
<i>P. hypochondrialis</i>	Xérico	Arborícola	364	Wygoda, 1984
<i>P. iherengi</i>	Xérico	Arborícola	277	Wygoda, 1984
<i>P. pailoma</i>	Xérico	Arborícola	336	Wygoda, 1984
<i>P. sauvagei</i>	Xérico	Arborícola	206	Wygoda, 1984
<i>P. tetraploidea</i>	Mésico	Arborícola	27	Titon, 2010
<i>P. distincta</i>	Mésico	Arborícola	23	Titon, 2010
<i>Hyperolius nasutus</i>	Mésico	Semi-Arborícola	96 – 257	Withers e col., 1982
<i>Chiromantis petersi</i>	Xérico	Arborícola	347	Withers e col., 1984
<i>C. rufescens</i>	Mésico	Arborícola	404	Withers e col., 1984

Finalmente, com relação à taxa de reidratação, Viborg e Hillyard (2005) estimaram o fluxo sanguíneo para a mancha pélvica de *Bufo punctatus* e *B. alvarius* através da quantificação do fluxo de células sanguíneas (FCS), que é o produto do número de glóbulos vermelhos e sua velocidade média no volume de tecido explorado. Estes autores demonstraram que indivíduos de *B. punctatus* e *B. alvarius*, desidratados a 18-26% da massa corpórea, apresentaram um aumento do fluxo cutâneo durante a exposição à água, sendo o tempo para alcançar máximo FCS variável entre as espécies. *B. punctatus* (20 - 25 g) alcançou o valor máximo em cerca de 20 segundos (Viborg e Hillyard, 2005), enquanto *B. alvarius* (200-400 g) levou de 2 a 3 minutos. Os resultados para esta última espécie são equivalentes aos obtidos para *R. marina*, sendo a massa corpórea destas duas espécies semelhante (Viborg e col., 2006). Como *B. alvarius* são encontrados em ambientes xéricos, enquanto *R. marina* são encontrados em ambientes mais mésicos, a diferença no tempo para atingir máximo FCS parece estar relacionada com a variação em massa corpórea, e não com hábitat (Viborg e Hillyard, 2005). Por outro lado, o valor máximo de FCS é maior nas espécies de deserto, *B. punctatus* e *B. alvarius*, que nas mesófilas, *R. marina* e *B. bufo* (Viborg e Hillyard, 2005). Tais resultados se coadunam com as observações morfológicas feitas por Roth (1973), de que espécies de ambientes xéricos têm uma rede de capilares mais desenvolvida na pele ventral abdominal.

Conclusões

Apesar das evidências apresentadas sobre a re-

lação entre caracteres fisiológicos e distribuição de anfíbios, devemos sempre levar em consideração que outros aspectos da história de vida dos anuros, como diferenças nos modos de reprodução, podem também influenciar a distribuição das espécies em adição ou substituição aos ajustes fisiológicos. Anuros que não realizam oviposição aquática, por exemplo, são muito mais diversificados nas regiões da América do Sul com alta umidade atmosférica (Duellman, 1999a). Adicionalmente, muitos grupos de anuros em que as larvas se desenvolvem em corpos d'água lóticos são restritos a áreas com relevo dissecado no sudeste brasileiro e Andes (Duellman, 1999a). A duração da estação reprodutiva também se encontra associada aos desafios impostos pelo ambiente. A maioria das espécies de áreas caracterizadas por longos períodos de seca e curtos períodos de chuva intensa, por exemplo, apresentam reprodução explosiva e adaptações comportamentais a ambientes xéricos, tais como construção de ninhos de espuma, hábito de escavação, estivação em tocas de roedores ou cupinzeiros, ou ocupação de bromélias durante a estação seca (Gallardo, 1979, Duellman, 1999a). Conseqüentemente, não devemos nunca perder de vista que os padrões de distribuição e biodiversidade não são somente resultado de necessidades fisiológicas, mas também da complexa interação com aspectos do comportamento e história de vida, bem como do histórico das diferentes regiões e das linhagens que as habitam (Duellman, 1999a).

Estudos comparativos têm demonstrado a existência de padrões de adaptação a condições xéricas em diversos parâmetros associados ao balanço hídrico em anfíbios. A associação entre estes padrões de adaptação fisiológica e de distribuição geográfica tem sido identificada para alguns grupos filogenéticos, mas contraditória para outros. Uma análise mais cuidadosa dos resultados provenientes de diferentes grupos filogenéticos aponta para a necessidade de integrar aspectos ecológicos e comportamentais aos fisiológicos, levando-se em consideração o histórico de diversificação filogenética e de ocupação dos diferentes biomas, para um melhor entendimento do papel das adaptações do balanço hídrico nos padrões atuais de distribuição geográfica e sensibilidade às alterações ambientais.

Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer ao Marco Katzenberger pela revisão do artigo. Apoio financeiro: FAPESP (JP:2006/54699-1 – F.R.G. e ME: 2008/01917-7 – B.T.J.).

Contribuição dos autores

Ambos os autores contribuíram igualmente para a concepção e redação do artigo.

Referências

- Agre, P., Preston, G. M., Smith, B. L., Jung, J. S., Raina, S., Moon, C., Guggino, W. B. e Nielsen, S., (1993). Aquaporin CHIP: the archetypal molecular water channel. *American Journal of Physiology* 265, F463–F476.
- Bentley, P.J. (1966). Adaptations of amphibians to arid

- environments. *Science* 152, 619–623.
- Beuchat, C. A., Pough, F. H. e Stewart, M. M. (1984). Response to simultaneous dehydration and thermal stress in three species of Puerto Rican frogs. *Journal of Comparative Physiology* 154B, 579-585.
- Borgnia, M., Nielsen, S., Engel, A. e Agre, P. (1999). Cellular and molecular biology of the aquaporin water channels. *Annual Review of Biochemistry*. 68, 425–458.
- Boutilier, R. G.; Stiffler, D. Fe Toews, D. P. (1992). Exchange of respiratory gases, ions, and water in amphibious and aquatic amphibians. In: Feder, M. E.; Burggren, W. W. (eds). *Environmental Physiology of the Amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press, 81-124pp.
- Buckley, L. e Jetz, B. W. (2007). Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B* 274, 1167-1173.
- Carnaval, A. C. O. Q. (2002). Phylogeography of four frog species in forest fragments of northeastern Brazil – a preliminary study. *Integrative and Comparative Biology* 42, 913-921.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Soberon, J., Salazar, I. e Fay, J. P. (2005). Global mammal conservation: what must we manage? *Science* 309, 603–607.
- Chown, S. L. e Gaston, K. J. (1999). Exploring links between physiology and ecology at macro scales: the role of respiratory metabolism in insects. *Biological Reviews* 74, 87-120.
- Christian K. e D. Parry. (1997). Reduced rates of water loss and chemical properties of skin secretions of the frogs *Litoria caerulea* and *Cyclorana australis*. *Australian Journal of Zoology* 45, 13-20.
- Currie, D. J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal species and plant-species richness. *American Naturalist* 137, 27-49.
- Duellman, W. E. (1999a). Distribution patterns of amphibians in South America. In: *Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective*. Duellman W. E. (ed.), Baltimore: The John Hopkins University Press., pp. 255-328.
- Duellman, W. E. (1999b). Global distribution of amphibians: patterns, conservation, and future challenges. In: *Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective*. Duellman W. E. (ed.), Baltimore: The John Hopkins University Press, pp. 1-30.
- Feder, M. E. e Burggren, W. W. 1992. *Environmental physiology of the amphibians*. Chicago, IL: University of Chicago Press 646pp.
- Gallardo, J. M. (1979). Composicion, distribuicion y origen de la herpetofauna chaquena. Pp. 299-307 in: *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. Monogr. Mus. Nat. Hist. Kansas University. 7, 1-485.
- Gatten, R. E. (1987). Activity metabolism of anuran amphibians: tolerance to dehydration. *Physiological Zoology*. 60, 576-585.
- Geise, W. e Linsenmair, K. E. (1986). Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment. II. Some aspects of the water economy of *Hyperolius viridiflavus nitidulus* under wet and dry season conditions. *Oecologia* 68, 542-548.
- Geise, W. & K. E. Linsenmair. (1988). Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment. IV. Ecological significance of water economy with comments on thermoregulation and energy allocation. *Oecologia*. 77, 327-338.
- Gorelick, D. A., Praetorius, J., Tsunenari, T., Nielsen, S. e Agre, P. (2006). Aquaporin-11: a channel protein lacking apparent transport function expressed in brain. *BMC Biochemistry* 7, 14.
- Guo, P., Hillyard, S. D. e Fu, B. M. (2003). A two-barrier compartment model for volume flow across amphibian skin. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology* 285, R1384–R1394.
- Haddad, C. F. B. (1995). Comunicação em anuros. *Anais de Etologia*. 13, 116-132.
- Hasegawa, T., Tani, H., Suzuki, M. e Tanaka, S. (2003). Regulation of water absorption in the frog skins by two vasotocin-dependent water-channel Aquaporins, AQP-h2 and AQP-h3. *Endocrinology* 144(9), 4087-4096.
- Hasegawa, T., Suzuki M. e S. Tanaka. (2005). Immunocytochemical studies on translocation of phosphorylated aquaporin-h2 protein in granular cells of the frog urinary bladder before and after stimulation with vasotocin. *Cell and Tissue Research*. 322, 407-515.
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J. F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E. e Turner, J. R. G. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84, 3105-3117.
- Hillman, S. S. (1978). The roles of oxygen delivery and electrolyte levels in the dehydrational death of the frog *Xenopus laevis*. *Journal of Comparative Physiology* 128B, 169-175.
- Hillman, S. S. (1980). The effect of anemia on metabolic performance in the frog, *Rana pipiens*. *Journal of Experimental Zoology* 211, 107-111.
- Hillman, S. S. (1882). The effects of in vivo and in vitro hyperosmolality on skeletal muscle performance in the amphibians *Rana pipiens* and *Scaphiopus couchii*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 73A, 709-712.
- Hillman S. S. (1984). Inotropic influence of dehydration and hyperosmolal solutions on amphibians cardiac muscles. *Journal of Comparative Physiology* 154, 325-328.
- Hillman, S. S. (1987). Dehydrational effects on cardiovascular and metabolic capacity in two amphibians. *Physiological Zoology* 60, 608-613.
- Hillman S. S., Zygmunt, A. e Baustian, M. (1987). Transcapillary fluid forces during dehydration in two amphibians. *Physiological Zoology* 60, 339-345.
- Hillman, S. S., Withers, P. C. e Drewes, R. C. (2000). Correlation of ventricle mass and dehydration tolerance in amphibians. *Herpetologica* 56, 413-420.
- Hochachka, P. W. e Somero, G. N. (2002). *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution*. New York: Oxford University Press, 466 pp.
- Houlahan, J. E., Findlay, C. S., Schmidt, B. R., Meyer, A. H. e Kuzmin, S. L. (2000). Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404, 752–755.
- Itoh, T., Rai, T., Kuwahara, M., Ko, S. B., Uchida, S., Sasaki, S. e Ishibashi, K. (2005). Identification of a novel aquaporin, AQP12, expressed in pancreatic acinar cells. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 330, 832-838.
- Jaeger, R. G. (1971). Competitive exclusion as a factor influencing the distribution of two species of terrestrial salamanders. *Ecology*. 54, 632-637.
- Jared, C., Antoniazzi, M. M., Navas, C. A., Katchburian, E., Freymuller, E., Tambourgi, D. V. e Rodrigues, M. T. (2005). Head co-ossification, phragmosis and defence in the casque-headed tree frog *Corythomantis greeningi*. *Journal of Zoology (London)* 265, 1-8.
- Jetz, W. e Rahbek, C. (2002). Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science* 297, 1548-1551.
- Kobelt, F. e Linsenmair, K. E. (1986). Adaptations of the reed frog

- Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment. I. The skin of *Hyperolius viridiflavus nitidulus* in wet and dry season conditions. *Oecologia* 68, 533-541.
- Lee, A. K. e Mercer, E. H. (1967). Cocoon surrounding desert-dwelling frogs. *Science* 157, 87-88.
- Lillywhite H. B. (2006). Review: Water relations of tetrapod integument. *Journal of Experimental Biology* 209, 202-226.
- Lillywhite H. B., Mittal, A. K., Garg, T. K. e Agrawal, N. (1997). Integumentary structure and its relationship to wiping behaviour in the common Indian tree frog, *Polypedates maculatus*. *Journal of Zoology (London)* 243, 675-687.
- McClanahan, L. L., Shoemaker, V. H. and Ruibal, R. (1976). Structure and function of the cocoon of a ceratophryd frog. *Copeia* 1976, 176-185.
- McClanahan, L. L., Ruibal, R. and Shoemaker, V. H. (1983). Rate of cocoon formation and its physiological correlates in a ceratophryd frog. *Physiological Zoology* 56, 430-435.
- McNab, B. K. (2002). *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View From Energetics*. Cornell University Press, New York. 576 pp.
- Navas, C. A., Jared, C. e Antoniazzi, M. M. (2002). Water economy in the casque-headed tree-frog *Corythomantis greening* (Hylidae): role of behaviour, skin and skull skin co-ossification. *Journal of Zoology* 257, 525-532.
- Navas, C. A., Antoniazzi, M. M., Carvalho, J. E., Suzuki, H. e Jared, C. (2007). Physiological basis for diurnal activity in dispersing juvenile *Bufo granulosus* in the Caatinga, a Brazilian semi-arid environment. *Comparative Biochemistry and Physiology* 147, 647-657.
- Niels J. W., Viborg, A. L. e Hillyard, S. D. (2007). Vascular aspects of water uptake mechanisms in the toad skin: Perfusion, diffusion, confusion. *Comparative Biochemistry and Physiology* A148, 55-63.
- Ogushi Y., Moshida H., Nakakura T., Suzuki M. e Tanaka S. (2007). Immunocytochemical and Phylogenetic Analyses of an Arginine Vasotocin-Dependent Aquaporin, AQP-h2K, Specifically Expressed in the Kidney of the Tree Frog, *Hyla japonica*. *Endocrinology* 148(12), 5891-5901.
- Ogushi, Y., Akabane, G., Hasegawa, T., Mochida, H., Matsuda, M., Suzuki, M. e Tanaka, S. (2010). Water adaptation strategy in anuran amphibians: molecular diversity of aquaporin. *Endocrinology*. 151, 165-173.
- Orce, G., Castillo, G., Chanampa, Y. e Bellomio, A. (2004). Permeability to water in a tight epithelium: possible modulating action of gap junctions. *Canadian Journal of Physiology And Pharmacology* 82, 417-421.
- Orme, C. D. L., Davies, R. G., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V. A., Webster, A. J., Ding, T., Rasmussen, P. C., Ridgely, R. S., Stattersfield, A. J., Bennett, P. M., Blackburn, T. M., Gaston, K. J. e Owens, I. P. F. (2005). Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436, 1016-1019.
- Parsons, P. A. (1983). *The evolutionary biology of colonizing species*. Cambridge University Press, New York.
- Parsons, R. H.; McDevitt, V., Aggerwal, V., Le Blang, T., Manley, K., Kim, N., Lopez, J. e Kenedy A. A. (1993). Regulation of pelvic patch water flow in *Bufo marinus*: Role of bladder volume and ANG II. *American Journal of Physiology* 264, R1260-R1265.
- Pough, F. H., Magnusson, W. E., Ryan, M. J., Wells, K. D. e Taigen, T. L. (1992). Behavioral energetics. In: Feder, M. E., Burggren, W. W. (eds) *Environmental Physiology of the Amphibians*. Chicago: University of Chicago Press, pp. 395-436.
- Preest, M. R. e Pough, F. H. (1989). Interaction of temperature and hydration on locomotion of toads. *Functional Ecology* 3, 693-699.
- Rogowitz, G. L., Cortes-Rivera, M. e Nieves-Puigdoller, K. (1999). Water loss, cutaneous resistance, and effects of dehydration on locomotion of *Eleutherodactylus* frogs. *Journal of Comparative Physiology* 169B, 179-186.
- Roth J. J. (1973). Vascular supply to the ventral pelvic region of anurans as related to water balance. *Journal of Morphology* 140, 443-460.
- Ruibal, R. e Hillman, S. S. (1981). Cocoon structure and function in the burrowing hylid frog, *Pternohyla fodiens*. *Journal Of Herpetology* 15, 403-408.
- Ruibal, R. e Shoemaker, V. H. (1984). Osteoderms in anurans. *Journal of Herpetology* 18, 313-328.
- Seibert, E. A., Lillywhite, H. B. e Wassersug, R. J. (1974). Cranial coossification in frogs: relationship to rate of evaporative water loss. *Physiological Zoology* 47, 261-265.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L. e Waller, R. W. (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306, 1783-1786.
- Stuart, S. N., Hoffmann, M., Chanson, J. S., Cox, N. A., Berridge, R. J., Ramani, P. e Young, B. E. (eds) (2008). *Threatened amphibians of the world*. Lynx Editions, Barcelona, Spain, IUCN, Gland Switzerland, and Conservation International, Arlington, Virginia, USA.
- Suzuki, M., Hasegawa, T., Ogushi, Y. e Tanaka, S. (2007). Amphibian aquaporins and adaptation to terrestrial environments: A Review. *Comparative Biochemistry and Physiology* 148A, 72-81.
- Takata, K., Matsuzaki, T. e Tajika, Y. (2004). Aquaporins: water channel proteins of the cell membrane. *Progress In Histochemistry And Cytochemistry* 39, 1-83.
- Thorson, T. B. e Svihla, A. (1943). Correlation of the habitats of amphibians with their ability to survive the loss of body water. *Ecology*. 24, 374-381.
- Titon, B. Jr. (2010). *Balanço Hídrico e Desempenho Locomotor em Espécies de Anuros de Mata Atlântica e Cerrado*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, S.P., Brasil.
- Titon Jr. B., Navas, C. A., Jim, J., e Gomes, F. R. (2010). Water balance and locomotor performance in three species of neotropical toads that differ in geographical distribution. *Comparative Biochemistry and Physiology* 156A, 129-135.
- Toledo, R. C. e Jared, C. (1993). Cutaneous adaptations to water balance in amphibians. *Comparative Biochemistry and Physiology* 105A, 593-608.
- Viborg A. L. & P. Rosenkilde. 2004. Water Potential in the Skin Blood Perfusion in the Ventral Pelvic Patch of Toads. *Physiological and Biochemical Zoology* 77(1), 39-49.
- Viborg, A. L. e Hillyard, S. D. (2005). Cutaneous blood flow and water absorption by dehydrated toads. *Physiological and Biochemical Zoology* 78, 394-404.
- Viborg, A. L., Wang, T. e Hillyard, S. D. (2006). Cardiovascular and behavioural changes during water absorption in toads, *Bufo alvarius* and *Bufo marinus*. *Journal of Experimental Biology* 209, 834-844.
- Warburg, M. R. (1972). Water economy and thermal balance of Israeli and Australian amphibia from xeric habitats. *Symposia of the Zoological Society of London* 31, 79-111.
- Whittaker, R. J., Noguez-Bravo, D. e Araujo, M. B. (2007). Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins e col. (2003) using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography* 16, 76-89.

- Withers, P. C., Hillman, S. S. e Drewes, R. C. (1984). Evaporative water loss and skin lipids of anuran amphibians. *Journal of Experimental Zoology* 232, 11-17.
- Withers, P. C. e Hillman, S. S. (1988). A steady-state model of maximal oxygen and carbon dioxide transport in anuran amphibians *Journal of Applied Physiology* 64, 860-868.
- Withers, P. C. e Hillman, S. S. (2001). Allometric and ecological relationships of ventricle and liver mass in anuran amphibians. *Functional Ecology* 15, 60-69.
- Withers, P. C. (1995). Cocoon formation and the structure in the aestivating Australian desert frogs, *Neobatrachus* and *Cyclorana*. *Australian Journal of Zoology* 43, 429-441.
- Withers, P. C. (1998). Evaporative water loss and the role of cocoon formation in Australian frogs. *Australian Journal of Zoology* 46, 405-418.
- Word, J. M. e Hillman, S. S. (2005). Osmotically Absorbed Water Preferentially Enters the Cutaneous Capillaries of the Pelvic Patch in the Toad *Bufo marinus*. *Physiological and Biochemical Zoology* 78(1), 40-47.
- Wygoda M. L. (1984). Low cutaneous evaporative water loss in arboreal frogs. *Physiological Zoology* 57, 329-337.
- Young, J. E., Christian, K. A., Donnellan, S., Tracy, C. R. e Parry D. (2005). Comparative Analysis of Cutaneous Evaporative Water Loss in Frogs Demonstrates Correlation with Ecological Habits. *Physiological and Biochemical Zoology* 78(5), 847-856.
- Zimmerman, B. L. e Birregaard, B. L. (1986). Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia. *Journal of Biogeography* 13, 133-143.