

A influência da temperatura nas histórias de vida de vertebrados

The influence of temperature on the life history of vertebrates

Adriele Karlokoski Cunha de Oliveira^{1,*}, Igor Soares de Oliveira²

¹Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brasil

²Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, Brasil

*Contato do autor: adrikcoliveira@gmail.com

Resumo. Reconhecidamente as histórias de vida dos animais são influenciadas por variáveis ambientais e podemos considerar que a temperatura possui grande importância nesse contexto. Dessa maneira, a compreensão da magnitude dessas influências é fundamental para o estudo da dinâmica de populações. Vertebrados ectotérmicos e endotérmicos são afetados, ainda que de maneira distinta, pelas amplitudes de temperatura e a adaptação das populações a essas condições permite a permanência e consequentemente a evolução das mesmas. Além das variações inerentes de temperatura de cada ambiente, atualmente há a realidade das mudanças climáticas, sendo o aquecimento global uma pressão adicional que tem se tornado cada vez mais importante na persistência das populações em todo o mundo.

Palavras-chave. Adaptação; Populações; Variabilidade ambiental; Mudanças climáticas; Aquecimento global.

Abstract. The life history of animals is influenced by environmental variables and the temperature has significant importance in this context. Thus, understanding the magnitude of these influences is essential to studies of population dynamics. Endothermic and ectothermic vertebrates are affected by temperature, and the adaptation to these conditions allows the persistence of populations. In addition to the inherent variations in the environments temperature, now there is the reality of climate change and the global warming as an additional pressure to biological populations throughout the world.

Keywords. Adaptation; Populations; Environmental variability; Climate change; Global warming.

Recebido 07mai13

Aceito 09mai14

Publicado 30jul14

Introdução

Embora exista uma grande diversidade de ambientes naturais em diferentes escalas, até mesmo ambientes considerados estáveis estão sujeitos a variações físicas. Consequentemente, populações biológicas precisam estar aptas a lidar com essas variações para persistirem e as respostas dessas populações ao ambiente que as cerca reflete a magnitude de como, direta ou indiretamente, as interações biológicas dependem dos componentes ambientais (Chesson, 2003). Dessa forma podemos afirmar que populações biológicas são dinâmicas ao longo da dimensão temporal e isso é um produto das suas histórias de vida (Smith e Smith, 2012).

Variáveis ambientais são os componentes abióticos dos ecossistemas. São diversificadas e muitas vezes correlacionadas de formas complexas, nem sempre compreendidas de maneira intuitiva ou mesmo de fácil aferição. Dentre os diversos fatores abióticos existentes, como regime de chuvas, pH, umidade, salinidade e tantos outros, destacamos aqui a temperatura como um fator de influên-

cia preponderante sobre as histórias de vida em animais. Para ilustrar a importância da temperatura podemos usar como exemplo os gradientes de diversidade latitudinais, onde a temperatura frequentemente é destacada como um fator de influência (e.g. Hau, 2001). Em outro exemplo, podemos considerar as previsões sobre as mudanças climáticas futuras, onde o aumento da temperatura aparece em destaque como uma fonte de preocupação (IPCC, 2007). Sendo assim, é notório o papel da temperatura como componente estruturador em diversos níveis de organização.

No nível de organismos, podemos dizer que o “objetivo” primário de qualquer indivíduo é a reprodução bem sucedida, o que garante a propagação de seus genes através das gerações futuras e auxilia no sucesso evolutivo da espécie como um todo (Roff, 1992). Sendo assim, o investimento reprodutivo pode ser influenciado por variações físicas no ambiente e a compreensão da interação entre esses fatores com os organismos leva a aproximações robustas acerca da evolução de suas histórias de vida (Sterns, 1976; Roff, 1992). Portanto, as condições ambientais

se tornam cruciais para os organismos e reconhecidamente exercem influência sobre suas populações. Desse modo, o entendimento desses fatores é uma parte intrínseca da teoria da história de vida (Leibold et al., 2005).

Tendo em vista o exposto acima sobre a importância da temperatura e o papel das histórias de vida para os estudos ecológicos, ao longo deste ensaio exploraremos a influência da temperatura sobre as histórias de vida dos animais. Primeiramente, abordaremos as variáveis ambientais e conceitos fundamentais da dinâmica de populações. Em seguida discutiremos o papel da temperatura sobre histórias de vida animal (com foco em vertebrados) através de estudos publicados e, por fim, exploraremos brevemente a questão das mudanças climáticas globais e seus potenciais efeitos sobre populações naturais.

As variáveis ambientais

Primeiramente, para a compreensão da atuação das diferentes variáveis ambientais sobre as histórias de vida, precisamos definir o que é ambiente. Após intenso debate entre diversos autores, ambiente pode ser definido como a interação entre quatro componentes: clima, recurso, habitat e organismos (Ranta et al., 2007). Portanto, tomando por base esta definição, vamos considerar aqui que a variação ambiental é a variabilidade em qualquer fator do ambiente que afeta a sobrevivência, o crescimento, a reprodução e a distribuição dos organismos na natureza, podendo ocorrer em inúmeras escalas temporais e espaciais (Cyr et al., 2003).

Sendo assim, avaliar a contribuição relativa da variabilidade ambiental e dos processos biológicos intrínsecos no desenvolvimento dos organismos e nas dinâmicas populacionais não é uma tarefa fácil, pois requer o conhecimento detalhado sobre os processos bióticos em relação às forças abióticas (Leirs et al., 1997). Para facilitar o entendimento sobre o funcionamento dos ecossistemas, muitas vezes precisamos assumir uma relação linear simples entre a variabilidade ambiental e os processos biológicos, o que nem sempre é verdadeiro, pois essas respostas podem se apresentar de maneira não linear (Laakso et al., 2001). Também é importante salientar que não somente diferentes espécies respondem de diferentes maneiras às alterações ambientais, mas populações da mesma espécie podem apresentar respostas distintas de acordo com suas características intrínsecas, tais como o local de ocorrência e representatividade das classes etárias (Keyl e Wolff, 2008).

Várias pesquisas com abordagem empírica e modelagem ecológica têm demonstrado que os organismos e as suas interações são influenciados por fatores abióticos (Keyl e Wolff, 2008). Embora exista um consenso de que a variabilidade ambiental desempenhe um importante papel nas histórias de vida e na sua evolução, vários estudos demonstram que a magnitude dessas influências não é compreendida (Orzack e Tuljapurkar, 2001). Alguns estudos, empíricos e teóricos, indicam que a variação ambiental realmente tem muitos efeitos sobre a evolução das histórias de vida (Orzack e Tuljapurkar 1989; Pascarella e Horvitz, 1998). Todavia, alguns estudos empíricos indicam que a estruturação das histórias de vida é mais influenciada por valores médios do

que propriamente por sua amplitude (Benton et al., 1995). Assim, tendo em vista estes resultados, alguns autores chegam a afirmar que a variação ambiental não é um fator importante na evolução ou na determinação das histórias de vida dos animais (e.g. Cooch e Ricklefs, 1994; Ricklefs 1997; 2000).

Apesar de haver visões controversas, é importante ressaltar que o foco principal dos modelos teóricos das dinâmicas de populações e comunidades não está sobre a influência do ambiente físico nas populações, mas sim na forma de como as populações dependem das densidades de seus próprios indivíduos ou de populações de outros organismos (Chesson, 2003). Sendo assim, tendo em vista os padrões de distribuição dos ecossistemas, as estratégias de vida de seus componentes e sua relação com as condições ambientais (Whittaker, 1975), nesse ensaio partimos do pressuposto de que a variabilidade ambiental atua como fator determinante das histórias de vida em animais.

Populações biológicas são dinâmicas

Antes de iniciarmos nossa discussão central, é importante lembrarmos certos conceitos e o comportamento das populações biológicas. Uma população pode ser definida como um conjunto de indivíduos de uma mesma espécie que habita uma determinada área (Smith e Smith, 2012). Nesse contexto, é importante observarmos duas características fundamentais inerentes às populações biológicas. A primeira é o fato de constituírem o pool gênico de uma espécie, o que é essencial lembrarmos, pois é nesse nível de organização onde a evolução atua. A segunda característica notável dessa definição é que existe um limite espacial definido, reflexo de outros dois componentes fundamentais: a necessidade de um habitat adequado e a presença de barreiras; sejam elas físicas (e.g. barreiras topográficas, como montanhas e rios que limitam a dispersão) ou biológicas (e.g. interações bióticas como competidores ou predadores).

Por outro lado, em um contexto matemático, populações também podem ser definidas de acordo com a influência das migrações sobre sua dinâmica, podendo ser consideradas abertas (i.e. migrações afetam a dinâmica) ou fechadas (i.e. sem efeitos de migrações) (Gotelli, 2009). Tal qual a definição mencionada anteriormente, é importante notarmos novamente as propriedades das populações, como abundância (número de indivíduos), estrutura (classes etárias) e dinâmica (mudança ao longo do tempo) (Smith e Smith, 2012). Sendo assim, o estudo da dinâmica de populações visa entender como o número de indivíduos de uma população muda ao longo do tempo (Smith e Smith, 2012) e para entendermos tais padrões, é necessário compreender as histórias de vida dos organismos que formam as populações biológicas e como fatores ambientais as influenciam.

A influência da temperatura sobre as histórias de vida

Ao tratar das características da história de vida dos

animais, não podemos deixar de discutir brevemente a teoria clássica da história de vida (Stearns, 1976). O principal objetivo dessa teoria, um ramo da ecologia evolutiva, é estudar a diversidade de histórias de vida entre as espécies (Fabian e Flatt, 2012), procurando explicar como a seleção natural juntamente com outras forças evolutivas moldam os organismos a fim de otimizar a sobrevivência e a reprodução em face aos desafios impostos pelo ambiente (Stearns, 2000).

Nesse sentido, a análise da evolução dos componentes da aptidão (geralmente referida como *fitness*) e a forma como eles interagem facilita a compreensão das diferentes dinâmicas às quais as populações estão sujeitas (Roff, 1992). A aptidão pode ser definida como a capacidade de adaptação do genótipo que permite a sobrevivência em determinado ambiente, e seus componentes são conhecidos como traços de história de vida (Roff, 1992). Dentre os traços de história de vida, podemos citar: tamanho no nascimento; padrão de crescimento; idade e tamanho na maturidade; número, tamanho e sexo da prole; idade, estágio ou a dimensão do esforço reprodutivo; idade, estágio ou a dimensão das taxas de sobrevivência; longevidade (Fabian e Flatt, 2012). O balanço adequado da alocação de recursos durante o desenvolvimento dos organismos é necessário para a maximização da aptidão (Houle, 1992). No entanto, os traços da história de vida estão sujeitos a trade-offs (cujo conceito não discutiremos aqui) intrínsecos, que ocorrem quando há um aumento de um traço de história de vida (que aumenta a aptidão) simultaneamente a uma diminuição de outro traço (que reduz a aptidão) (Stearns, 2000; Flatt e Heyland, 2011). Trade-offs entre o investimento reprodutivo e o crescimento somático e/ou a sobrevivência futura tendem a definir as dinâmicas das populações (Roff 1992; Charnov, 2002).

Além das ideias que envolvem os trade-offs, Stearns (2000) cita que os fatores ambientais atuam diretamente sobre a aptidão e o entendimento dessas interações torna-se essencial para o estudo das histórias de vida. Durante o desenvolvimento de qualquer organismo o primeiro evento decisivo está relacionado ao início da reprodução e notoriamente as condições ambientais afetam o investimento reprodutivo dos animais de várias maneiras (Kawecki e Ebert, 2004). A amplitude das respostas proporcionadas pelos organismos depende de componentes ligados à heterogeneidade temporal, tais como: a escala da variação ambiental (diária, mensal, anual); a magnitude das flutuações (em períodos, ao longo da vida); a previsibilidade da variação (Via et al., 1995; Meyers e Bull, 2002). Assim, as condições climáticas influenciam as taxas em que reações biológicas ocorrem e conseqüentemente afetam a história de vida (Chapin et al., 2002). Como exemplo, podemos citar alguns padrões fenológicos movidos por interações entre limitações fisiológicas e variações no ambiente físico (Morin, 2011).

A temperatura é um dos fatores ambientais mais estudados e fisiologicamente determinantes nas histórias de vida e a sua influência elucida a importância potencial evolutiva da variação ambiental (Ragland & Kingsolver, 2008; Wilzbach e Cummins, 2009). De maneira geral, os

organismos estão sujeitos a temperaturas ótimas onde suas funções metabólicas não são prejudicadas. Os efeitos da temperatura sobre as taxas de crescimento, taxas de desenvolvimento e sobre o tamanho corporal final dos organismos tendem a determinar a sobrevivência, a reprodução e o movimento (Begon, 2006). Além das influências diretas da variação da temperatura na vida dos animais, há também as influências indiretas, como na disponibilidade de alimento (Visser et al., 2009).

Ainda no contexto da temperatura, duas características fundamentais na sazonalidade de um ambiente são a amplitude das flutuações sazonais e a precisão com que ocorrem a cada ano (Wingfield et al., 1992). Em geral, há um gradiente de altas para baixas latitudes, tanto na amplitude de flutuações sazonais quanto na precisão entre períodos, o que é refletido na história de vida (Hau, 2001). Notoriamente, durante a variação sazonal há períodos favoráveis e desfavoráveis ao crescimento e à reprodução, onde alterações geralmente acarretam em conseqüências sobre a aptidão (Visser et al., 2009). Os períodos favoráveis compõem a “estação do crescimento” que pode ser variável entre os anos, enquanto que os períodos desfavoráveis podem ser compostos por um ou mais estágios de quiescência, tais como hibernação, diapausa e estivação (Roff, 1992). A época de reprodução é uma condição que pode ser considerada fenotipicamente plástica, pois o mesmo genótipo pode expressar diferentes fenótipos se submetido a diferentes condições ambientais (Pigliucci, 2001). Para algumas espécies de mamíferos e de aves, o período frio pode representar um desafio para a sobrevivência, i.e., se as condições climáticas forem muito rígidas, haverá um balanço, inclusive de alocação reprodutiva, para que não haja custos de sobrevivência no período mais severo (e.g. Erikstad et al., 1998; Bårdsen et al., 2008).

De acordo com Roff (1992) ao considerar um organismo que nasce no início da estação de crescimento, este poderá alocar a energia de uma maneira mais adequada para maximizar a sua aptidão. Teoricamente, em ambientes com variações sazonais, o tipo de história de vida que confere a maior aptidão é aquele que resulta em maior número de descendentes, com uma fase de quiescência ao final da estação de crescimento.

A temperatura afeta a maioria dos aspectos fisiológicos dos animais e conseqüentemente essa influência é refletida na ecologia e evolução das histórias de vida e tanto animais ectotérmicos quanto os endotérmicos respondem às variações de temperatura, ainda que de maneiras distintas (Schmidt-Nielsen, 1997; Ragland e Kingsolver, 2008). Exposições a temperaturas extremas podem ser prejudiciais e acarretar em custo energético tanto para ectotérmicos quanto para endotérmicos (Begon, 2006).

A maioria dos animais explora a heterogeneidade térmica do meio através do comportamento (Shine, 2005). Entre os ectotérmicos, anfíbios são sensíveis às variações climáticas, principalmente pela pele úmida que os torna vulneráveis à desidratação quando expostos à luz solar direta e alta temperatura (Wells, 2007). Os répteis terrestres controlam seu comportamento a fim de controlar a temperatura interna do corpo e diferentemente dos anfí-

bios, não são tão sensíveis às flutuações (Shine, 2005). Em ectotérmicos aquáticos, a alta condutividade térmica da água reduz a heterogeneidade espacial térmica, limitando a capacidade de um animal modificar a sua própria temperatura através do comportamento. Para contornar isso o organismo precisa se deslocar para um local mais frio ou mais quente (Shine, 2005). Por outro lado, na maioria dos mamíferos e aves, a regulação térmica comportamental mantém o animal dentro de um conjunto de condições ambientais em que a homeostase é mantida (Schmidt-Nielsen, 1997).

Com relação à alocação de energia para as atividades reprodutivas, em ectotérmicos os custos com termorregulação podem prejudicar o crescimento, reprodução e movimento. Por exemplo, em peixes a temperatura é um fator fundamental na regulação do ciclo de vida e este efeito é expresso no controle dos processos reprodutivos, como desenvolvimento e maturação de gametas, ovulação, desova, embriogênese, eclosão, desenvolvimento e sobrevivência (Pankhurst e Munday, 2011). A elevação da temperatura ambiental pode aumentar de forma drástica a mortalidade dos ovos de peixes, principalmente em espécies tropicais (Gagliano et al., 2007). A temperatura também tem um efeito significativo sobre a taxa de desenvolvimento embrionário, pois com a elevação de poucos graus na temperatura, há elevação dessas taxas (Rombough, 1997). O aumento da temperatura da água também traz consequências indiretas, como a diminuição da solubilidade do oxigênio dissolvido, ao mesmo tempo em que há um aumento na demanda metabólica dos animais. Sendo assim, as preferências de certos peixes como os salmonídeos de águas frias podem ter tanto a ver com os efeitos da temperatura sobre a disponibilidade de oxigênio, como com os efeitos da temperatura per se (Cummins e Wilzbach, 2009).

Ainda em ectotérmicos, os anfíbios são sensíveis às alterações ambientais por possuírem relação estreita com seu ambiente de vida (Duellman e Trueb, 1994). Vários de seus processos fisiológicos são dependentes da temperatura (e.g. taxa metabólica, taxa de processamento do alimento, crescimento e desenvolvimento, duração da metamorfose, ciclos de reprodução, locomoção e biologia sensorial) (Wells, 2007). Além disso, os limites de tolerância e a dependência das características de vida da temperatura, tanto de larvas quanto de adultos, limitam a distribuição altitudinal, latitudinal e espacial em anfíbios, assim como determinam os ciclos ecológicos (Corn, 2005). Primeiramente, os ciclos de reprodução e a gametogênese são muito dependentes da temperatura e, em geral, anfíbios de regiões tropicais e subtropicais possuem estações reprodutivas mais longas e desenvolvimento embrionário mais acelerado, se comparados às regiões temperadas (Jørgensen, 1992). Anfíbios que vivem em altitudes elevadas enfrentam longos períodos frios e estão sujeitos a curtos períodos de atividade reprodutiva, além da grande exposição às variações diárias de temperatura nessas regiões (Navas, 2006). O crescimento das larvas também é dependente da temperatura e a duração da metamorfose é extremamente influenciada por essas mudanças (Wells,

2007).

Em répteis, reconhecidamente o clima exerce influência, uma vez que a determinação sexual de muitas espécies é estabelecida pela temperatura durante a incubação dos ovos. Determinadas faixas de temperatura produzem apenas machos, enquanto que outras originam apenas fêmeas e há ainda intervalos em que são produzidos ambos os sexos (Shine, 2005). A determinação do sexo é consequência do efeito cumulativo da temperatura, sendo que no estágio inicial da incubação, há possibilidade de reversão caso ocorra variação térmica (Bull e Vogt, 1981). Além disso, a temperatura também pode alterar o tempo de incubação dos ovos, sendo que em algumas espécies de tartarugas, a diminuição de 2°C na temperatura média, pode aumentar em até 20 dias a duração dessa fase (Yntema, 1976).

Para os endotérmicos, a manutenção da temperatura custa energia, que precisa ser balanceada, pois a sua alocação para obtenção de recursos e manutenção da prole pode ser prejudicada. Por exemplo, em aves o período de reprodução é claramente relacionado com a temperatura, sendo que em anos mais quentes, a postura média de ovos tende a ser maior (Dunn, 2004). O desenvolvimento reprodutivo e o início da procriação de aves mostram diferenças populacionais em resposta ao clima. Temperaturas baixas atrasam o desenvolvimento gonadal e retardam o início da reprodução de muitas espécies (Dawson, 2005). A temperatura desempenha um papel direto no momento da formação do ovo, pois há custos associados no desenvolvimento dos órgãos reprodutivos, e na quantidade dos ovos produzidos (Williams e Ames, 2004). A baixa temperatura torna esses custos mais elevados, podendo também restringir o momento de postura (Stevenson e Bryant, 2000). Em mamíferos, o estresse térmico pode ter claros efeitos sobre a maioria dos aspectos reprodutivos do grupo (Hansen, 2009). A diminuição na temperatura do ambiente aumenta a demanda de energia para a manutenção da temperatura corporal e consequentemente diminui a quantidade de energia disponível para alocação na reprodução (Sicard et al., 1993). Alguns mamíferos podem usar a temperatura do ambiente como um sinal para a reprodução e o desenvolvimento no período pré-natal pode ser alterado, o que pode afetar a aptidão dos indivíduos e a temporada de nascimentos de uma população (Albon et al., 1992). Em ambientes com oscilação na temperatura, a reprodução pode ser adiada a fim de não comprometer a sobrevivência da prole (Prendergast et al., 2001).

Mudanças climáticas globais

Ao tratar da variabilidade ambiental e seus efeitos sobre os animais, precisamos destacar as mudanças climáticas globais, foco de intensas discussões no meio científico, sobretudo o aquecimento global (Vale et al., 2009). Essas mudanças podem ser consideradas como uma das ameaças mais significativas à diversidade mundial, com vários efeitos potenciais sobre indivíduos, populações e comunidades (Walther et al., 2002), os quais já começam a ser detectados (e.g. Todd et al., 2011; Lurgi et al., 2012).

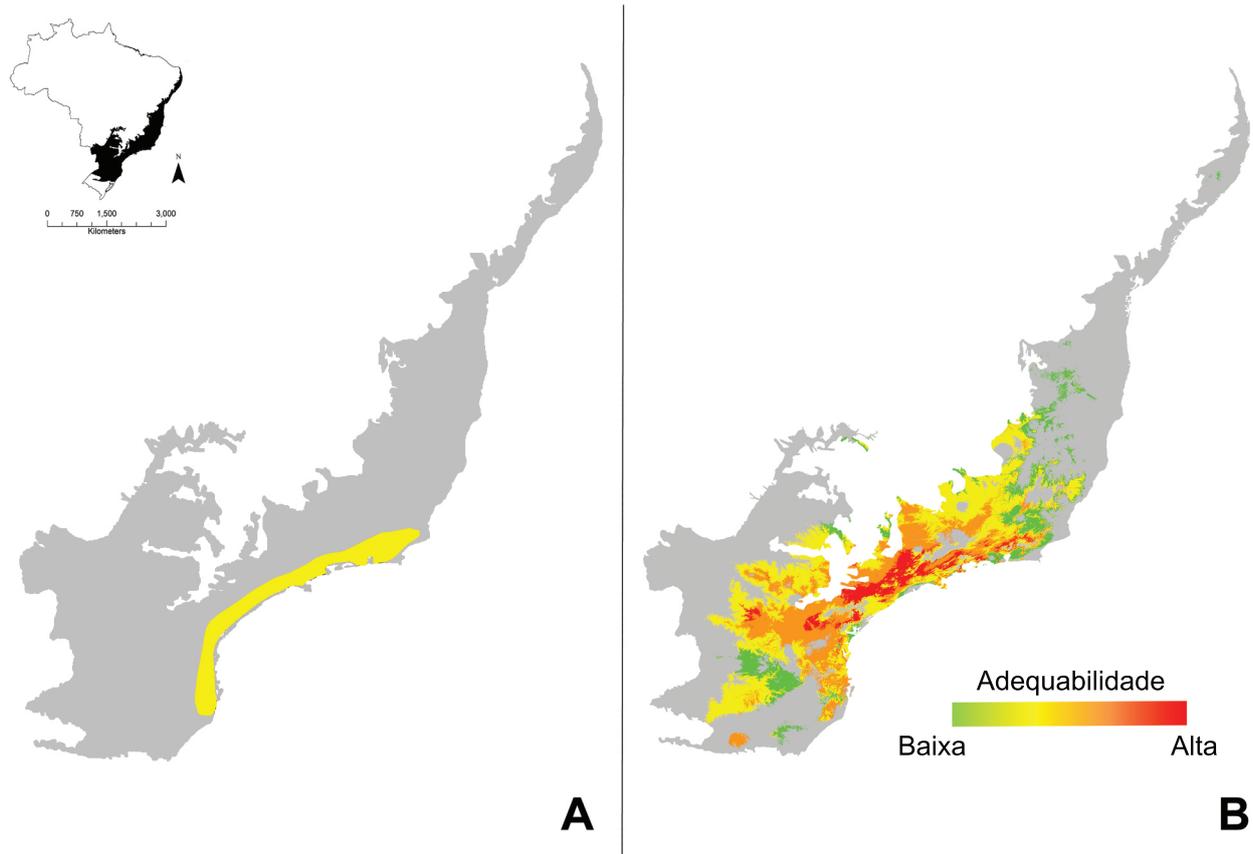


Figura 1: Uma vez que 11 das 19 variáveis bioclimáticas são relacionadas com a temperatura, a figura ilustra como algumas espécies podem expandir sua ocorrência no futuro; A) área de ocorrência atualmente conhecida para o anuro *Aplastodiscus albosignatus*, de acordo com o mapa de distribuição proposto pela IUCN (<http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=55380>); B) modelagem de nicho climático evidenciando a adequabilidade climática futura potencial (cenário A2A, IPCC, para o ano 2080) para a mesma espécie, demonstrando tendência de aumento de áreas climaticamente adequadas. Para a modelagem de nicho climático foi utilizado o algoritmo BIOCLIM. Os dados climáticos foram obtidos através do WorldClim (<http://www.worldclim.org/download>), com posterior utilização de quatro autovetores com valor acima de 1 obtidos através de uma Análise de Componentes Principais (PCA).

Alguns dos efeitos negativos dessas mudanças estão alterando dinâmicas em ecossistemas e padrões de vários táxons (Walther et al., 2002, Lurgi et al., 2012). Estudos têm conseguido ligar alterações em padrões biológicos às mudanças climáticas, como: aumento da mortalidade (e.g. Sheppard, 2003), mudanças na abundância das populações, alterações nas distribuições geográficas, mudanças fenológicas na cronologia dos eventos reprodutivos e migratórios (Hughes, 2000; Todd et al., 2011). Os impactos do aquecimento global sobre os organismos dependem não só da magnitude da mudança de temperatura do ambiente, mas também do comportamento, morfologia, fisiologia e ecologia dos organismos (Helmuth et al., 2005). Por outro lado, um dos problemas relacionados às mudanças climáticas frequentemente alertado pelos cientistas é a velocidade com a qual o clima está previsto mudar (Bertheaux et al., 2004), o que seria mais um obstáculo impeditivo para as espécies se adaptarem. Outros afirmam que muitas espécies viverão próximo de seus limites fisiológicos, comprometendo funções vitais (Helmuth et al., 2005; Duarte et al., 2012) e consequentemente suas histórias de vida. E há ainda estudos que mostram uma tendência de que poucas espécies generalistas e com maior plasticidade em alguns aspectos de sua biologia, como algumas aves (Reif et al., 2013),

mamíferos (Falcucci et al., 2013) e anfíbios (Oliveira et al., 2013, submetido) podem permanecer e até expandir suas distribuições futuras (Figura 1) ao passo que outras podem desaparecer. Tal panorama caracterizaria perda de diversidade (Blois et al., 2013). Sendo assim, o destino das espécies sob as condições climáticas futuras será determinado pela adaptação das histórias de vida (Isaac, 2008), i.e., da capacidade de adaptação no nível de populações.

Além das alterações diretas da variação climática sobre a história de vida, há ainda o risco de que as espécies que ficarem restritas geograficamente sofram com ameaças do ponto de vista de diversidade genética (e.g. Furlan et al., 2012). Tais espécies podem se tornar vulneráveis em áreas suscetíveis a efeitos estocásticos (e.g. furacões ou secas), principalmente com previsões de se tornarem cada vez mais frequentes em certas regiões (Nicholls e Alexander, 2007). Sob estas condições, comunidades pouco resilientes serão incapazes de se adaptar às novas condições climáticas, sobretudo alguns vertebrados que exibem características ecológicas e de história de vida (e.g. reprodução sazonal com gestação longa), que os tornam mais vulneráveis às extinções ocasionadas por mudanças súbitas (Purvis et al., 2000).

A variação climática afetará o sucesso reprodutivo

de vários grupos animais, através de alterações na sazonalidade da reprodução e no período de acasalamento, além das alterações diretas no desenvolvimento embrionário. No entanto, estas relações podem ser negativas ou positivas dependendo das espécies e da região envolvida (e.g. Russell et al., 2002; Isaac, 2008).

Considerações finais

Como discutimos nesse texto, os diversos tipos de história de vida estão sujeitos às variações ambientais, sobretudo com relação à temperatura. As relações e interações podem ocorrer de várias maneiras, formando um panorama geral complexo e dificultando o estabelecimento de um conceito generalizado. Todavia, é a partir dessas características que são definidas as histórias de vida e as dinâmicas das populações biológicas. Porém, além da influência da temperatura, outros fatores ambientais podem alterar essas dinâmicas. A área de estudo que abrange a evolução das histórias de vida é tão complexa que não é possível chegar a uma conclusão única sem simplificar demais as interações. Além disso, é importante entender como cada história de vida varia entre os grupos taxonômicos, além das flutuações e adaptações individuais que podem nos mostrar como a evolução das características de história de vida pode ter acontecido no passado, o que pode nos fornecer pistas para compreensões futuras.

Embora o entendimento completo das interações entre as variações genéticas e fenotípicas com as variáveis ambientais requeiram a combinação de esforços de pesquisadores de diferentes áreas biológicas, ainda há diversos traços a se explorar e estudos futuros podem trazer luz sobre diversas questões. Além disso, mesmo sem o conhecimento completo dessa área, por conta das mudanças climáticas previstas, os pesquisadores ainda enfrentam o desafio de compreender e antecipar estas questões, juntamente com a necessidade de atuar com o propósito de amenizar as perdas inevitáveis.

Agradecimentos

Ao CNPq pelo auxílio financeiro.

Referências

Albon SD, Clutton-Brock TH, Guinness FE. 1987. Early development and population-dynamics in red deer. 2. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology* 56: 69-81.

Bårdsen B-J, Fauchald P, Tveraa T, Langeland K, Yoccoz NG, Ims RA. 2008. Experimental evidence of a risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Ecology* 89: 829-837.

Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Oxford: Blackwell Publishing.

Benton TG, Grant A, Clutton-Brock TH. 1995. Does environmental stochasticity matter? Analysis of red deer life-histories on Rum. *Evolutionary Ecology* 9: 559-574.

Berteaux D, Réale D, McAdam AG, Boutin S. 2004. Keeping pace with fast climate change: can arctic life count on evolution?

Integrative and Comparative Biology 44: 140-151.

Blois JL, Zarnestke PL, Fitzpatrick MC, Finnegan S. 2013. Climate change and the past, present and future of biotic interactions. *Science* 341: 499-504.

Bull JJ, Vogt RC. 1981. Temperature-sensitive periods of sex determination in Emydid turtles. *Journal of Experimental Zoology* 218: 435-440.

Chapin III ST, Matson PA, Mooney HA. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York: Springer.

Charnov, EL. 2002. Reproductive effort, offspring size and benefit-cost ratios in the classification of life histories. *Evolutionary Ecology Research* 4: 749-758.

Chesson P. 2003. Understanding the role of environmental variation in population and community dynamics. *Theoretical Population Biology* 64: 253-254.

Cooch EG, Ricklefs RE. 1994. Do variable environments significantly influence optimal reproductive effort in birds? *Oikos* 69: 447-459.

Corn PS. 2005. Climate change and amphibians. *Animal Biodiversity and Conservation* 28: 59-67.

Cummins KW, Wilzbach MA. 2009. Rivers and streams: physical setting and adapted biota. In: Jørgensen SE, editor. *Ecosystem Ecology*. Copenhagen, Elsevier p351-362.

Cyr H, Dillon PJ, Parker JE. 2003. The temporal scaling of environmental variability in rivers and lakes. In: Seuront L, Strutton P, editors. *Handbook of scaling methods in aquatic ecology: measurement, analysis, simulation*. Boca Raton: CRC Press p201-213.

Dawson A. 2005. The effect of temperature on photoperiodically regulated gonadal maturation, regression and molt in starlings: potential consequences of climate change. *Functional Ecology* 19: 995-1000.

Duarte H, Tejado M, Katzenberger M, Marangoni F, Baldo D, Beltrán JF, Martí DA, Richter-Boix A, Gonzalez-Voyer, A. 2012. Can amphibians take the heat? Vulnerability to climate warming in subtropical and temperate larval amphibian communities. *Global Change Biology* 18: 412-421.

Duellman WE, Trueb L. 1994. *Biology of Amphibians*. New York: McGraw-Hill Book Company.

Dunn P. 2004. Breeding dates and reproductive performance. *Advanced Ecology Research* 35: 69-87.

Erikstad KE, Fauchald P, Tveraa T, Steen H. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology* 79: 1781-1788.

Fabian D, Flatt T. 2012. Life History Evolution. *Nature Education Knowledge* 3(8):24.

Falcucci A, Maiorano L, Tempio G, Boitani L, Ciucci P. 2013. Modeling the potential distribution for a range-expanding species: Wolf recolonization of the Alpine range. *Biological Conservation* 158: 63-72.

Flatt T, Heyland A. 2011. Mechanisms of life history evolution. The genetics and physiology of life history traits and trade-offs. Oxford: Oxford University Press.

Furlan E, Stoklosa J, Griffiths J, Gust N, Ellis R, Huggins RM, Weeks AR. 2012. Small population size and extremely low levels of genetic diversity in island populations of the platypus, *Ornithorhynchus anatinus*. *Ecology and Evolution* 2: 844-875.

Gagliano M, McCormick MI, Meekan MG. 2007. Temperature-induced shifts in selective pressure at a critical developmental transition. *Oecologia* 152: 219-225.

Gotelli NJ. 2009. *Ecologia*. Londrina: Editora Planta.

Hansen PJ. 2009. Effects of heat stress on mammalian reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences* 364: 3341-3350.

- Hau M. 2001. Timing of breeding in variable environments: tropical birds as model systems. *Hormones and Behavior* 40: 281-290.
- Helmuth B, Kingsolver JG, Carrington E. 2005. Biophysics, physiological ecology, and climate change: does mechanism matter? *Annual Review of Physiology* 67:177-201.
- Houle, D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* 130: 195-204.
- IPCC. 2007. Climate change 2007: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: IPCC.
- Hughes L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15(2): 56-61.
- Isaac JL. 2008. Effects of climate change on life history: implications for extinction risk in mammals. *Endangered Species Research* 7: 115-123.
- Jørgensen CB. 1992. Growth and reproduction. In: Feder ME, Burggren WW, editors. *Environmental physiology of the amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press p439-466.
- Kawecki TJ, Ebert D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7: 1225-1241.
- Keyl F, Wolff M. 2008. Environmental variability and fisheries: what can models do? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18: 273-299.
- Laakso J, Kaitala V, Ranta E. 2001. How does environmental variation translate into biological processes? *Oikos* 92: 119-122.
- Leibold MA, Holt RD, Holyoak M. 2005. Adaptive and coadaptive dynamics in metacommunities - tracking environmental change at different spatial scales. In: Holyoak M, Leibold MA, Holt RD, editors. *Metacommunities - spatial dynamics and ecological communities*. Chicago: The University of Chicago Press p439-464.
- Leirs H, Stenseth NC, Nichols JD, Verhagen R, Verheyen W. 1997. Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature* 389: 176-180.
- Loyola RD, Lemes P, Brum FT, Provete DB, Duarte LDS. 2013. Clade-specific consequences of climate change to amphibians in Atlantic Forest protected areas. *Ecography* 36: 001-008.
- Lurgi M, López BC, Montoya JM. 2012. Climate change impacts on body size and food web structure on mountain ecosystem. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 367: 3050-3057.
- Meyers LA, Bull JJ. 2002. Fighting change with change: adaptive variation in an uncertain world. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 551-557.
- Morin PJ. 2011. *Community Ecology*. Oxford: Blackwell Science.
- Navas, C. A. 2006. Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integrative and Comparative Biology* 46: 82-91.
- Nicholls N, Alexander L. 2007. Has the climate become more variable or extreme? *Progress* 1992-2006. *Program of Physics Geography* 31: 77-87.
- Oliveira IS, Rödder D, Toledo LF. Potential impacts of sea level rise on coastal lowland anurans worldwide. *Journal for Nature Conservation*, submetido.
- Orzack SH, Tuljapurkar SD. 1989. Population dynamics in variable environments. VII. The demography and evolution of iteroparity. *American Naturalist* 133: 901-923.
- Orzack SH, Tuljapurkar S. 2001. Reproductive effort in variable environments or environmental variation is for the birds. *Ecology* 82: 2659-2665.
- Pankhurst NW, Munday PL. 2011. Effects of climate change on fish reproduction and early life history stages. *Marine and Freshwater Research* 62: 1015-1026.
- Pascarella JB, Horvitz CC. 1998. Hurricane disturbance and the population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity analysis. *Ecology* 79: 547-563.
- Pigliucci M. 2001. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Syntheses in ecology and evolution. Baltimore: John Hopkins University Press.
- Prendergast BJ, Kriegsfeld LJ, Nelson RJ. 2001. Photoperiodic polymorphism in rodents: neuroendocrine mechanisms, costs, and functions. *Quarterly Review of Biology* 76: 293-325.
- Purvis A, Gittleman JL, Cowlishaw G, Mace GM. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings Royal Society of London Biological Science* 267: 1947-1952.
- Ragland GJ, Kingsolver JG. 2008. The effect of fluctuating temperatures on ectotherm life-history traits: comparisons among geographic populations of *Wyeomyia smithii*. *Evolutionary Ecology Research* 10: 29-44.
- Ranta E, Kaitala V, Fowler MS, Lindström J. 2007. Environment forcing populations. In: Vasseur DA, McCann KS, editors. *The impact of environmental variability on ecological systems*. Dordrecht: Springer p89-110.
- Reif J, Prylová K, Šizling AL, Vermouzek Z, Štátný K, Bejček V. 2013. Changes in bird community composition in the Czech Republic from 1982 to 2004: increasing biotic homogenization, impacts of warming climate, but no trend in species richness. *Journal of Ornithology* 154: 359-370.
- Ricklefs RE. 1997. Comparative demography of new world populations of thrushes (*Turdus* spp.). *Ecological Monographs* 67: 23-43.
- Ricklefs RE. 2000. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories. *Condor* 102: 9-22.
- Roff DA. 1992. *The evolution of life histories*. New York: Chapman and Hall.
- Rombough PJ. 1997. The effects of temperature on embryonic and larval development. In: Wood CM, McDonald DG, editors. *Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish*. Cambridge: Cambridge University Press p177-223.
- Russell AF, Clutton-Brock TH, Brotherton PNM, Sharpe LL. 2002. Factors affecting pup growth and survival in cooperatively breeding meerkats *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology* 71: 700-709.
- Sheppard CRC. 2003. Predicted recurrences of mass coral mortality in the Indian Ocean. *Nature* 425: 294-297.
- Schmidt-Nielsen K. 1997. *Animal Physiology: adaptation and environment*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Shine R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 23-46.
- Sicard B, Fuminier F, Maurel D, Boissin J. 1993. Temperature and water conditions mediate the effects of day length on the breeding cycle of a Sahelian rodent, *Arvicanthis niloticus*. *Biology of Reproduction* 49: 716-722.
- Smith TM, Smith RL. 2012. *Elements of ecology*. San Francisco: Pearson.
- Stearns SC. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51: 3-47.
- Stearns SC. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87: 476-486.
- Stevenson IR, Bryant DM. 2000. Climate change and constraints

- on breeding. *Nature* 406: 366-367.
- Todd BD, Scott DE, Pechmann JHK, Gibbons JW. 2011. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. *Proceedings of The Royal Society B* 278: 2191-2197.
- Vale MM, Alves MA, Lorini ML. 2009. Mudanças climáticas: desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade brasileira. *Oecologia Brasiliensis* 13: 518-535.
- Via S, Gomulkiewicz R, De Jong G, Scheiner SM, Schlichting CD, van Tienderen PH. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 212-217.
- Visser ME, Holleman LJM, Caro Sp. 2009. Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proceedings of The Royal Society Biological Science* 276: 2323-2331.
- Walther GR, Post E, Convery P, Menzel A. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Wells KD. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Whittaker R. 1975. *Communities and Ecosystems*. New York: MacMillan.
- Williams TD, Ames CE. 2004. Top-down regression of the avian oviduct during late oviposition in a small passerine bird. *Journal of Experimental Biology* 207: 263-268.
- Wingfield JC, Hahn TP, Levin R, Honey P. 1992. Environmental predictability and control of gonadal cycles in birds. *Journal of Experimental Zoology* 261: 214-231.
- Yntema CL. 1976. Effects of incubation temperatures on sexual differentiation in the turtle, *Chelydra serpentina*. *Journal of Morphology* 150: 453-462.