

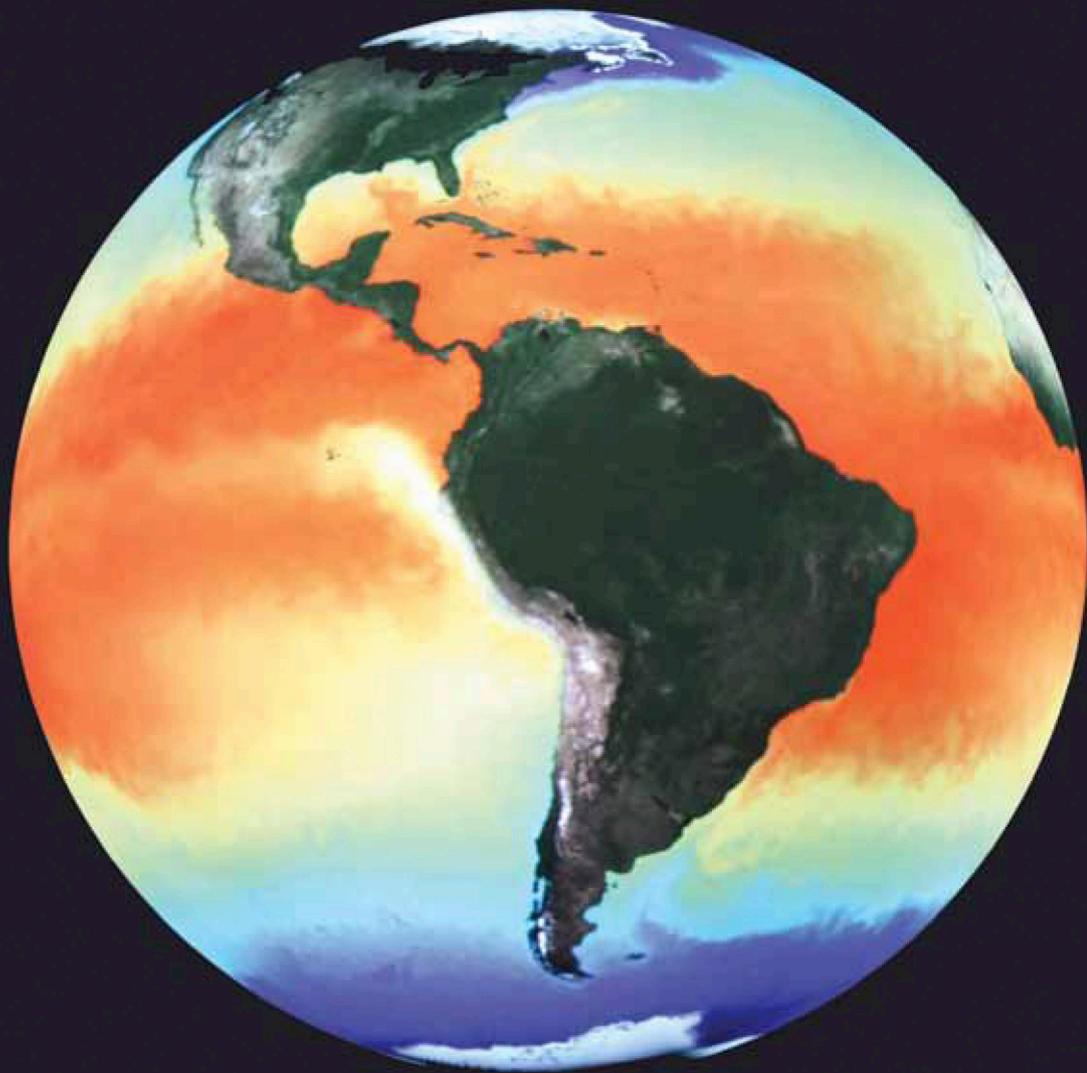
Revista da

Biologia

Volume 8

Junho 2012

ib.usp.br/revista



Especial
Mudanças Ambientais



Revista da Biologia

Publica textos de todas as áreas da Biologia, abordando questões gerais (ensaios e revisões) e específicas (artigos experimentais originais, descrição de técnicas e resumos expandidos).

Há espaço também para perspectivas pessoais sobre questões biológicas com relevância social e política (opinião).

A Revista da Biologia é gratuita e exclusivamente on-line. Sua reprodução é permitida para fins não comerciais.

ISSN1984-5154

www.ib.usp.br/revista

Contato

revistadabiologia@gmail.com

Revista da Biologia

Rua do Matão, trav. 14, 321
Cidade Universitária, São Paulo
São Paulo, SP Brasil
CEP 05508-090

Expediente

Editor Executivo

Carlos Rocha

Coordenadores

Agustín Camacho
Daniela Soltys
Pedro Ribeiro
Rodrigo Pavão

Editor científico

Carlos Navas

Consultores científicos

Agustín Camacho
Ananda Brito de Assis
Braz Titon Junior
Cristiéle da Silva Ribeiro
Fernanda A. S. Cassemiro
Marco Katzenberger
Melissa Bars Closel
Pedro Leite Ribeiro
Renata Brandt
Thais R. N. Costa

Editores gráficos

Juliana Roscito
Leonardo M. Borges

Volume 8 - Especial mudanças ambientais. Publicado em junho de 2012



Foto da capa: National Museum of Natural History Ocean Hall Globe, por Mr. T in DC ([flickr.com/mr_t_in_dc](https://www.flickr.com/photos/mr_t_in_dc/))

Editorial: Efeitos das mudanças ambientais globais e regionais sobre a fauna

Carlos A. Navas

Em 2008 tive a oportunidade de colaborar para o primeiro volume da Revista da Biologia com um breve ensaio sobre por que, se extinções derivadas de mudanças climáticas tem sido consideradas eventos naturais na Terra, deveríamos nos preocupar com o cenário atual de extinções associadas a um clima alterado pela ação antrópica (Navas and Cruz-Neto 2008). Desde essa data até o presente o tema se converteu na principal linha de pesquisa do laboratório sob a minha direção, e as redes de colaboração com colegas interessados em outros tipos de impacto ambiental cresceram significativamente. Este processo não foi casual, mas uma resposta a uma situação para a qual a biologia tem muito a dizer, e que nos afeta a todos por razões científicas, éticas e práticas. Os eventos de extinção limitam progressivamente a nossa capacidade para estudar e entender a vida e afetam a nossa relação com o ambiente, incluindo -além das considerações éticas- aquelas praticas, por exemplo, os serviços ecossistêmicos dos quais fazem uso as populações humanas.

Pelas razões acima expostas, um grande desafio científico é precisamente entender as causas e consequências das mudanças ambientais sobre a biota, desafio esse que pode ser dividido em três grandes componentes: i) por que as mudanças climáticas em associação com outros tipos de alterações ambientais, afetam a biodiversidade, ii) quais são os padrões gerados por tais efeitos, e iii) quais são os impactos de tais padrões em diferentes escalas e níveis de organização. Além disso, tal informação não pode ficar restrita às esferas acadêmicas. A interação entre cientistas, tomadores de decisões e gerenciadores de políticas públicas é parte essencial do problema, e é essencial para implementar soluções e mitigar os impactos.

Obviamente o problema integral citado acima foge das possibilidades de qualquer laboratório isolado, e requer ações globais e conjuntas, além de integração disciplinar. Nesse contexto, um dos subitens que merece atenção é precisamente o que dá o título a este volume especial, o impacto das mudanças ambientais sobre a fauna. Mesmo sendo este um aspecto específico do problema, os desafios são enormes, pois a natureza dos impactos varia enormemente entre grupos sistemáticos, mesmo entre espécies sistematicamente próximas. Certamente o problema faz tempos cruzou as barreiras da disciplinaridade, mas os biólogos podem fazer importantes contribuições às três perguntas acima. Este volume focaliza particularmente em um componente da primeira pergunta do parágrafo acima, quais os mecanismos que fazem com que mudanças no clima causem um impacto sobre o desempenho ecológico dos indivíduos de algumas espécies animais.

É a minha expectativa que esses textos, ilustrando cada um uma problemática específica, sirvam isoladamente e em conjunto para ilustrar um tema de importância global, e mostrar diversas abordagens para o estudo dos impactos das mudanças climáticas sobre a fauna. Os temas neste volume focalizam principalmente em animais ectotérmicos, pois a literatura sugere que os grupos aqui representados são particularmente susceptíveis à ação das variáveis físicas do ambiente, por exemplo, temperatura, disponibilidade de água e outros. Agradeço profundamente a dedicação e esforço dos autores, e o convite da Revista da Biologia, um meio de comunicação que tem crescido enormemente em escopo e impacto desde aquele primeiro volume lançado em 2008.

Navas CA, Cruz-Neto AP. 2008. Se extinções associadas a mudanças climáticas são eventos naturais, por que devemos nos preocupar com o cenário atual? Revista da Biologia 1: 9-11.

Volume 8 - Especial Mudanças Ambientais

Índice

A macrofisiologia e sua importância em estudos sobre mudanças climáticas.....	1
<i>Pedro Leite Ribeiro, Carlos Navas</i>	
Respostas dos animais ectotermos terrestres à variação microclimática.....	5
<i>Agustín Camacho</i>	
Mudanças climáticas e os lagartos brasileiros sob a perspectiva da história de vida.....	15
<i>Renata Brandt</i>	
Mudanças climáticas e fossorialidade: implicações para a herpetofauna subterrânea.....	19
<i>Melissa Bars Closesl, Tiana Kohlsdorf</i>	
Tolerância e sensibilidade térmica em anfíbios.....	25
<i>Marco Katzenberger, Miguel Tejedo, Helder Duarte, Federico Marangoni, Juan Francisco Beltrán</i>	
Mudanças climáticas e seus impactos sobre os anfíbios brasileiros.....	33
<i>Thais R. N. Costa, Ana C. O. Q. Carnaval, Luís Felipe Toledo</i>	
Distribuição de <i>Rhinella granulosa</i>: integrando envelopes bioclimáticos e respostas ecofisiológicas.....	38
<i>Fernanda A. S. Cassemiro, Sidney F. Gouveia, José Alexandre Felizola Diniz-Filho</i>	
Microbiota, secreções cutâneas e microclima: consequências para os anfíbios.....	45
<i>Ananda Brito de Assis</i>	
Balço hídrico e a distribuição geográfica dos anfíbios.....	49
<i>Braz Titon Junior, Fernando Ribeiro Gomes</i>	
Fatores ambientais e reprodução dos peixes.....	58
<i>Cristiéle da Silva Ribeiro, Renata Guimarães Moreira</i>	

A macrofisiologia e sua importância em estudos sobre mudanças climáticas

Macrophysiology and their importance in studies on climate change

Pedro Leite Ribeiro* e Carlos Navas

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

Resumo. O clima na Terra está mudando numa velocidade sem precedentes com conseqüências ainda desconhecidas para a fauna, de forma que novas abordagens de estudos comparativos se fazem necessárias para complementar o entendimento dos possíveis efeitos das mudanças climáticas causadas pelo homem. O desafio transcende as teorizações que podem ser feitas a partir do estudo comparativo de diversas populações e espécies viventes em diferentes ambientes. A macrofisiologia estuda e compara a variação fisiológica ao longo de marcados gradientes geográficos (por exemplo, biomas), e tem por objetivo complementar a classe de estudos comparativos já consagrados na literatura. O foco inicial é entender até que ponto a evolução em determinados biomas modula ou limita grandes padrões de variação fisiológica.

Palavras-chave. *Macrofisiologia, mudanças climáticas, diversidade fisiológica.*

Abstract. The Earth's climate is changing at an unprecedented rate with unknown consequences for the fauna, so that new approaches of comparative studies are needed to supplement the understanding of the possible effects of climate change caused by Human being. The challenge goes beyond the theories that can be made from the comparative study of different populations and species living in different environments. The macrophysiology, which studies and compares the physiological variation along marked geographical gradients (eg, biomes), aims to complement the class of comparative studies already established in the literature. The initial focus is to understand the extent to which evolution in specific biomes limits or modulates large physiological variation patterns.

Keywords. *Macrophysiology, Climate change, Physiological diversity.*

Contato do autor:

pedrolribeiro@gmail.com

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun2012

Mudanças climáticas

O fato que o clima da Terra está mudando numa velocidade sem precedentes é motivo de preocupação de todos os setores da sociedade, acadêmicos ou não. Na academia é um assunto que chama atenção de todas as áreas do conhecimento, desde meteorologistas que buscam entender como essas mudanças estão acontecendo e podem propor cenários preditivos, até pesquisadores que investigam as possíveis conseqüências sociais, econômicas, políticas e biológicas de tais mudanças (Buckeridge, 2008). Entre as diversas disciplinas envolvidas nesta importante discussão, a biologia faz a sua contribuição ao perguntar quais as conseqüências das mudanças climáticas sobre a biota, e ao abordar essa pergunta em diferentes níveis de organização, desde efeitos sobre a distribuição e características dos biomas (Salazar, Nobre e col., 2007; Taggart e Cross, 2009), até o impacto sobre comunidades, populações e indivíduos (Altwegg e Anderson, 2009; Shevtsova, Graae e col., 2009).

A importância das respostas para a família de perguntas acima transcende a justificável curiosidade científica sobre o que talvez seja o maior experimento involuntário de biologia jamais feito. Ao interesse no conhecimento

per sé, soma-se a necessidade de preocuparmo-nos com o impacto antrópico sobre outras espécies e nas maneiras de mitigar tal impacto. Um dos mais importantes desafios para a comunidade científica vinculada às ciências biológicas é precisamente usar todas as ferramentas de investigação disponíveis para tentar prever as conseqüências que as mudanças climáticas podem causar na diversidade, riqueza e distribuição da fauna e da flora. Essa preocupação é refletida no grande número de estudos recentes que lidam com o tema usando diferentes abordagens (Bartha, Campetella e col., 2008; Flenner e Sahlen, 2008; Woodward e Kelly, 2008; Cochrane e Barber, 2009; Davies, Purviset e col., 2009; Feehan, Harleyet e col., 2009; Heino, Virkkalae col., 2009; Lee e Chown, 2009; McCallum, McCallumet e col., 2009; Singh e Sharma, 2009; Costa e col., 2012; Katzenbergeret e col., 2012; Cassemiro e col., 2012), pois dada a magnitude e velocidade das mudanças climáticas contemporâneas é necessário colecionar o maior número de respostas no menor tempo possível (Buckeridge, 2008).

Desafio teórico do entendimento das conseqüências das mudanças climáticas

Os efeitos das mudanças climáticas sobre a fauna e a flora foram inicialmente estudados em imediata identificação com a área de ecologia, salientando as associações e correlações entre mudanças climáticas e padrões da distribuição da biota. Por exemplo, Lawler e colaboradores (2009) sugerem que num cenário otimista, de baixas emissões de gases do efeito estufa, pelo menos 10% da fauna de vertebrados da América do Norte e do Sul podem desaparecer, e que ambientes de tundra da América central e dos Andes podem sofrer uma mudança de 90% na composição de sua fauna. Outros estudos prevêem, por exemplo, mudanças na fauna aquática, aumento de espécies exóticas, impactos no zooplâncton e colapso de ecossistemas de mar profundo (Stempniewicz, Blachowlak-Samolyk e col., 2007; Cassagne, Spiegelberger e col., 2008; Mohammed e Coppard, 2008; Sprules, 2008; Walker, Degnan e col., 2008; Yasuhara, Cronin e col., 2008; Cumberlidge, e col., 2009; Lasram e Mouillot, 2009). Contudo, e como será discutido na continuação, a abordagem ecológica, mesmo se essencial, não pode ser a única, pois ela é pouco informativa no que tange aos mecanismos mediante os quais mudanças no clima afetam o desempenho ecológico dos indivíduos.

Muitos dos cenários usados para se investigar efeitos de mudanças climáticas sobre a fauna assumem relações de diversos tipos entre as condições abióticas apropriadas para uma espécie e a sua distribuição presente. No entanto, o entendimento dos mecanismos mediante os quais variáveis abióticas afetam os seres vivos, e o escopo dos ajustes possíveis como resposta a mudanças em tais variáveis, transcendem a ecologia e requerem também outras abordagens experimentais. A ecofisiologia é a disciplina que tradicionalmente tem abordado este tipo de pergunta combinando dados descritivos com uma abordagem experimental. De fato, questões associadas aos efeitos do clima sobre a fauna já eram alvo da disciplina na sua origem na década dos 1970s, por exemplo, múltiplos estudos investigaram o efeito da latitude e da temperatura no metabolismo de ectotermos (Dillon e col., 2010; Morley e col., 2007; Spicer e Gaston., 1999).

O marco teórico-conceitual para estudar efeitos do clima sobre a fauna sob a perspectiva dos efeitos individuais foi construído muito antes das mudanças climáticas serem o preocupante assunto de hoje em dia. Tal marco continua a progredir em termos da integração com outras disciplinas, avanços recentes nas ciências fisiológicas, e novas abordagens e possibilidades técnicas. Então, os efeitos de mudanças no conjunto de variáveis físicas às quais animais individuais estão expostos seriam mais bem explicados por uma disciplina que poderia ser denominada Eco-Fisiologia Comparada. Independente do nome, a abordagem fisiológica, em contexto ecológico e comparativo, parece ideal para entender as conseqüências de diferentes pressões seletivas provocadas por ambientes com características diferentes. Só que agora, com as mudanças climáticas, a abordagem comparativa, então proposta, ganha uma nova dimensão de importância (Somero, 2012).

A macrofisiologia

A discussão sobre o papel da ecofisiologia comparativa no contexto das mudanças climáticas requer também algumas considerações sobre diversidade fisiológica. Atualmente, a pesquisa em fisiologia explora sistemas-modelo como o da mosca da fruta (*Drosophila melanogaster*) num nível invejável de detalhe que inclui aspectos moleculares, genéticos, micro-evolutivos, fisiológicos e ecológicos (Gilbert e Huey, 2001; Hoffmann, Anderson e col., 2002; Hoffmann, Sorensen e col., 2003; Overgaard, Tomcala e col., 2008). Mesmo no contexto da abordagem comparativa, existe certa especialização em modelos não-convencionais. Por exemplo, a enorme maioria da literatura sobre biologia termal de animais ectotérmicos salienta o caso de pequenos lagartos heliotérmicos, e os antigos gêneros *Rana* e *Bufo* (*Lithobates*, *Rhinella* e *Rhaebo*) que reúnem a maior parte do conhecimento fisiológico sobre anuros, e é clara uma especialização dos fisiologistas comparados em certos grupos sistemáticos (Navas e Freire, 2007). Ninguém discutiria que o conhecimento detalhado de táxons considerados sistemas-modelo é absolutamente indispensável, mas o conhecimento integrado em fisiologia comparativa requer também estudos horizontais direcionados a entender a magnitude, escopo, causas e conseqüências da diversidade fisiológica. Quando analisada desta ótica, estudos em fisiologia comparada tornam-se mais completos com a incorporação de conceitos em biodiversidade, essa integração é essencial para uma visão abrangente do significado ecológico da variação fisiológica (como postulado por F. Bozinovic e S. Chown nas suas palestras magistrais “Physiologicalmechanismssupportpatternsofbiodiversityatdifferenthierarchicallevels” e “Linking molecular mechanisms to population dynamics: challenges for evolutionaryphysiologists” respectivamente proferidas no 7o ICCPB – Brazil “IntegrativePhysiologymeetsBiodiversity 2007”).

As considerações acima são essenciais na discussão sobre uma convergência de subáreas da biologia (evolução, sistemática, ecologia, fisiologia comparada, eco-fisiologia e biodiversidade), resultando na chamada Macrofisiologia, que visa a investigação comparativa da variação fisiológica ao longo de gradientes geográficos e filogenéticos de grande escala (Jumbam, Jackson e col., 2008). Alguns dos objetivos da Macrofisiologia incluem a investigação e comparação do grau de diversidade fisiológica entre grandes divisões ecológicas tais como biomas, que pela sua vez diferem em média e variância de variáveis físicas (ver próximo parágrafo). A abordagem macrofisiológica pode trazer perspectivas únicas para se entender a influência das mudanças climáticas sobre a fauna de biomas com características contrastantes em termos da magnitude e escala temporal da variação ambiental (Scheffer, Carpenter e col., 2001; Scheffer e Carpenter, 2003; Genkai-Kato, 2007). Adicionalmente, ao manter o contexto comparativo em Macrofisiologia, o pesquisador tem a oportunidade de investigar linhagens com histórias evolutivas diferentes (Spicer e Gaston, 1999) e indagar se o ambiente pôde, por meio da seleção natural, modificar as características fisiológicas da fauna (Houniet, Thuiller e col., 2009; Mceachern, Thomson e col., 2009), favorecen-

do em contextos específicos a evolução de linhagens mais ou menos sensíveis à variações ambientais associadas a um provável evento de aquecimento global e aos eventos climáticos extremos.

O contexto brasileiro

A discussão levantada acima é muito importante no contexto brasileiro, pois os biomas terrestres do país diferem notoriamente na média e variância de diversos parâmetros relevantes, como temperatura, umidade, precipitação (segundo dados do INPE <http://www.inpe.br/>). Além disso, no Brasil as avaliações do IPCC indicam que haverá mudanças climáticas em todos os biomas, mas não necessariamente de maneira simétrica. As projeções atuais apontam para aumentos nas temperaturas médias da Terra e nas suas variâncias, com a previsão de mudanças na configuração dos biomas que incluem possíveis aumentos nas áreas de savanas, diminuição das áreas de floresta e uma tendência de aumento de biomas secos em detrimento de biomas com maior umidade (Giorgi e Mearns, 1991; Walther, Post e col., 2002; Franks, Hooper e col., 2005). Além disso, os cenários antecipam mudanças paulatinas no regime de chuvas e aumento da frequência de anos atípicos, como foi o 2004 para o Nordeste brasileiro: nos 15 primeiros dias de janeiro daquele ano choveu 600% mais do que a média histórica para o mesmo período (Buckeridge, 2008). Portanto, além de prováveis alterações nas médias de temperatura e precipitação em todos os biomas brasileiros é esperado também um aumento de frequência de eventos climáticos extremos bem como o aumento da intensidade dos mesmos (Jones, New e col., 1999; Buckeridge, 2008). Então, estudos sobre variação fisiológica de linhagens dentro e entre biomas, particularmente da perspectiva da tolerância a eventos climáticos extremos, parecem extremamente relevantes para se entender as conseqüências das mudanças climáticas em escala macroecológica, ou seja entre biomas. Adicionalmente, o estudo da variação fisiológica ao longo de gradientes geográficos pode ser a melhor ferramenta disponível para entendermos possíveis efeitos de variações ecológicas ao longo do tempo (Donnelly e Martha, 1998), tais como as derivadas de mudanças climáticas globais.

Fica claro que o estado atual do conhecimento apresenta uma importante lacuna no referente às causas e conseqüências da diversidade fisiológica, e que existe uma proposta de abordagem, a Macrofisiologia, que visa preencher esse vazio conceitual. A abordagem macrofisiológica parece um complemento necessário para a construção do conhecimento no que tange à compreensão do universo de possibilidades de ajuste fisiológico e de seus limites especialmente no cenário de aquecimento global.

Agradecimentos

Agradecemos as revisoras deste artigo Tiana Kohlsdorf e Melissa B. Closel pelos importantes comentários e correções que melhoraram a qualidade deste manuscrito.

Referências

- Altwegg R, Anderson MD (2009) Rainfall in arid zones: possible effects of climate change on the population ecology of blue cranes. *Functional Ecology* 23(5): 1014-1021.
- Bartha S, Campetella G, Ruprecht E, Kun A, Hazi J e col. (2008) Will interannual variability in sand grassland communities increase with climate change? *Community Ecology* 9: 13-21.
- Buckeridge M (2008) *Biologia & Mudanças Climáticas no Brasil*: Rima.
- Cassagne N, Spiegelberger T, Cecillon L, Juvy B, Brun JJ (2008) The impact of soil temperature increase on organic matter and faunal properties in a frozen calcareous scree in the French Alps. *Geoderma* 146(1-2): 239-247.
- Casemiro F, Gouveia S, Diniz-Filho, J (2012) Distribuição de *Rhinella granulosa*: integrando envelopes bioclimáticos e respostas ecofisiológicas. *Revista da Biologia* 8, 38-44.
- Cochrane MA, Barber CP (2009) Climate change, human land use and future fires in the Amazon. *Global Change Biology* 15(3): 601-612.
- Costa T, Carnaval A, Toledo L, (2012) Mudanças climáticas e seus impactos sobre os anfíbios brasileiros. *Revista da Biologia* 8, 33-37.
- Cumberlidge N, Ng PKL, Yeo DCJ, Magalhaes C, Campos MR e col. (2009) Freshwater crabs and the biodiversity crisis: Importance, threats, status, and conservation challenges. *Biological Conservation* 142(8): 1665-1673.
- Davies TJ, Purvis A, Gittleman JL (2009) Quaternary Climate Change and the Geographic Ranges of Mammals. *American Naturalist* 174(3): 297-307.
- Dillon, M. E., Wang, G. e Huey, R. B. (2010). Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature* 467, 704-U88.
- Donnelly M, Martha C (1998) Potential Effects of Climate Change on Two Neotropical Amphibian Assemblages. *Climatic Change*.
- Feehan J, Harley M, van Minnen J (2009) Climate change in Europe. 1. Impact on terrestrial ecosystems and biodiversity. A review (Reprinted). *Agronomy for Sustainable Development* 29(3): 409-421.
- Flenner I, Sahlen G (2008) Dragonfly community re-organisation in boreal forest lakes: rapid species turnover driven by climate change? *Insect Conservation and Diversity* 1(3): 169-179.
- Franks NR, Hooper J, Webb C, Dornhaus A (2005) Tomb evaders: house-hunting hygiene in ants. *Biology Letters* 1(2): 190-192.
- Genkai-Kato M (2007) Regime shifts: catastrophic responses of ecosystems to human impacts. *Ecological Research* 22(2): 214-219.
- Gibert P, Huey RB (2001) Chill-coma temperature in *Drosophila*: Effects of developmental temperature, latitude, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology* 74(3): 429-434.
- Giorgi F, Mearns LO (1991) Approaches to the Simulation of Regional Climate Change - a Review. *Reviews of Geophysics* 29(2): 191-216.
- Heino J, Virkkala R, Toivonen H (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future

- trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* 84(1): 39-54.
- Hoffmann AA, Anderson A, Hallas R (2002) Opposing clines for high and low temperature resistance in *Drosophila melanogaster*. *Ecology Letters* 5(5): 614-618.
- Hoffmann AA, Sorensen JG, Loeschcke V (2003) Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches. *Journal of Thermal Biology* 28(3): 175-216.
- Houniet DT, Thuiller W, Tolley KA (2009) Potential effects of predicted climate change on the endemic South African Dwarf Chameleons, *Bradypodion*. *African Journal of Herpetology* 58(1): 28-35.
- James RS, Kohlsdorf T, Cox VM, Navas CA (2005) 70 mg caffeine treatment enhances in vitro force and power output during cyclic activities in mouse extensor digitorum longus muscle. *European Journal of Applied Physiology* 95(1): 74-82.
- Jones PD, New M, Parker DE, Martin S, Rigor IG (1999) Surface air temperature and its changes over the past 150 years. *Reviews of Geophysics* 37(2): 173-199.
- Jumbam KR, Jackson S, Terblanche JS, McGeoch MA, Chown SL (2008) Acclimation effects on critical and lethal thermal limits of workers of the Argentine ant, *Linepithema humile*. *J Insect Physiol* 54(6): 1008-1014.
- Katzenberger M, Tejedo M, Duarte M e col. (2011) Tolerância e sensibilidade térmica em anfíbios.
- Lasram FB, Mouillot D (2009) Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna. *Biological Invasions* 11(3): 697-711.
- Lawler JJ, Shafer SL, White D, Kareiva P, Maurer EP e col. (2009) Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology* 90(3): 588-597.
- Lee JE, Chown SL (2009) Temporal development of hull-fouling assemblages associated with an Antarctic supply vessel. *Marine Ecology-Progress Series* 386: 97-105.
- McCallum ML, McCallum JL, Trauth SE (2009) Predicted climate change may spark box turtle declines. *Amphibia-Reptilia* 30(2): 259-264.
- McEachern AK, Thomson DM, Chess KA (2009) Climate alters response of an endemic island plant to removal of invasive herbivores. *Ecological Applications* 19(6): 1574-1584.
- Mohammed SWC, Coppard SE (2008) Ecology and distribution of soft-sediment benthic communities off Viti Levu (Fiji). *Marine Ecology-Progress Series* 371: 91-107.
- Morley, S. A., Peck, L. S., Tan, K. S., Martin, S. M. e Portner, H. O. (2007). Slowest of the slow: latitudinal insensitivity of burrowing capacity in the bivalve *Laternula*. *Marine Biology* 151, 1823-1830.
- Navas CA, Freire CA (2007) Comparative biochemistry and physiology in Latin America over the last decade (1997-2006). *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology* 147(3): 577-585.
- Overgaard J, Tomcala A, Sorensen JG, Holmstrup M, Krogh PH e col. (2008) Effects of acclimation temperature on thermal tolerance and membrane phospholipid composition in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *J Insect Physiol* 54(3): 619-629.
- Salazar LF, Nobre CA, Oyama MD (2007) Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters* 34(9).
- Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413(6856): 591-596.
- Scheffer M, Carpenter SR (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution* 18(12): 648-656.
- Shevtsova A, Graae BJ, Jochum T, Milbau A, Kockelbergh F e col. (2009) Critical periods for impact of climate warming on early seedling establishment in subarctic tundra. *Global Change Biology* 15(11): 2662-2680.
- Sinervo B, Mendez-de-la-Cruz F, Miles DB, Heulin B, Bastiaans E e col. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science* 328(5980): 894-899.
- Singh SP, Sharma CM (2009) Tropical ecology: an overview. *Tropical Ecology* 50(1): 7-21.
- Somero, G. N. (2012). Comparative physiology: a "crystal ball" for predicting consequences of global change. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology* 301, R1-R14.
- Spicer J, Gaston K (1999) *Physiological Diversity*.
- Sprules WG (2008) Ecological change in Great Lakes communities - a matter of perspective. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65(1): 1-9.
- Stempniewicz L, Blachowlak-Samolyk K, Weslawski JM (2007) Impact of climate change on zooplankton communities, seabird populations and arctic terrestrial ecosystem - A scenario. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 54(23-26): 2934-2945.
- Taggart RE, Cross AT (2009) Global greenhouse to icehouse and back again: The origin and future of the Boreal Forest biome. *Global and Planetary Change* 65(3-4): 115-121.
- Walker SJ, Degnan BM, Hooper JNA, Skilleter GA (2008) Will increased storm disturbance affect the biodiversity of intertidal, nonscleractinian sessile fauna on coral reefs? *Global Change Biology* 14(11): 2755-2770.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C e col. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416(6879): 389-395.
- Woodward FI, Kelly CK (2008) Responses of global plant diversity capacity to changes in carbon dioxide concentration and climate. *Ecology Letters* 11(11): 1229-1237.
- Yasuhara M, Cronin TM, deMenocal PB, Okahashi H, Linsley BK (2008) Abrupt climate change and collapse of deep-sea ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(5): 1556-1560.

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.*

Contato do autor:

agustincamacho@usp.br

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun12

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-

-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, folhíço, 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 folhíço 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 folhíço, 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., Tejado, 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.

Mudanças climáticas e os lagartos brasileiros sob a perspectiva da história de vida

Climate change and Brazilian lizards under a life history perspective

Renata Brandt

Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo

Resumo. A história de vida é o resultado de um desafio ecológico imposto pelo ambiente, tenta explicar como a evolução molda os organismos a fim de atingir o sucesso reprodutivo (Stearns, 2000). Sendo assim está intimamente relacionada com as mudanças climáticas em pauta nesta edição especial. Neste artigo são revistos os efeitos de mudanças de temperatura e precipitação em alguns traços fenotípicos de história de vida de lagartos. Ao final, com base no conhecimento atual sobre os lagartos brasileiros e nas previsões de mudanças climáticas para o Brasil, são feitas algumas previsões de mudanças na história de vida dos lagartos.

Palavras-chave. *Mudanças climáticas, lagartos, história de vida*

Abstract. Life history is the result of ecological challenges imposed by the environment, it tries to explain how evolution designs organisms to achieve reproductive success (Stearns, 2000). So, it is closely related to the theme of climate change that is on the agenda of this special issue. In this article, effects of temperature and precipitation changes on phenotypic traits of lizards are reviewed. At the end, predictions of lizard life history changes are made based on current knowledge about Brazilian lizards and climate change models for Brazil.

Keywords. *Climate change, lizards, life history.*

Contato do autor:

renata.brandt@gmail.com

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun12

A história de vida é central para a teoria evolutiva, já que visa explicar como a evolução molda o crescimento e os padrões reprodutivos, dois aspectos fundamentais do fitness. O resultado é uma solução para um desafio ecológico imposto pelo ambiente e sujeito a restrições evolutivas ou fenotípicas que são próprias do organismo (Stearns, 2000). Sendo imposto pelo ambiente, o desafio está intimamente relacionado com o tema das mudanças climáticas e ambientais, em pauta nesta edição especial da Revista da Biologia. No restante do texto, meu foco se dirige para os efeitos das mudanças climáticas nos lagartos brasileiros, sob a ótica da história de vida. Os lagartos, em especial de áreas tropicais, são bastante sensíveis às mudanças climáticas (Sinervo e col., 2010), também por conta da sensibilidade na história de vida, como veremos ao longo do texto.

A história de vida em lagartos é, no geral, fenotipicamente plástica, variando em resposta à temperatura, disponibilidade alimentar e umidade (Adolph e Porter, 1993; e referências no artigo). Sabemos que devido à importância da temperatura para a ecologia e fisiologia dos lagartos (Cowles e Bogert, 1944; Huey, 1982), ela é um fator chave para a história de vida nestes animais. Além disso, as previsões de mudanças no clima colocam o aquecimento global como agente principal de outras mudanças climáti-

cas ou ambientais, como as mudanças de precipitação ou na distribuição dos biomas, por exemplo (Sampaio e col., 2008).

Temperatura e história de vida

Os efeitos da temperatura sobre a história de vida de lagartos são amplamente influenciados por outros elementos da história natural como, por exemplo, a termorregulação comportamental. Em decorrência desse tipo de regulação da temperatura, muitas espécies de lagartos (em especial as espécies heliófilas) apresentam valores altos e pouca variação na temperatura corpórea média (T_c) durante a atividade (Cowles e Bogert, 1944; Huey, 1982). O resultado é um tamponamento dos efeitos da variação térmica decorrentes da variação diária, sazonal ou geográfica dos ambientes térmicos (Bogert, 1949; Avery, 1982), e por conta disso poder-se-ia argumentar que a temperatura não influencia a história de vida dos lagartos. Mas, mesmo em típicos heliotérmicos, a T_c durante a fase de inatividade é uma função das temperaturas operativas, ou seja, das temperaturas do ar e do substrato (Huey, 1982). Além disso, a quantidade diária de tempo que estes animais permanecem ativos em temperaturas corpóreas preferenciais (T_p) é restrita pelo ambiente térmico (Huey e Pianka, 1977; Grant e Dunham, 1988; Grant e Dunham,

1990), e este tempo é menor em regimes térmicos mais frios (Marquet e col., 1989). Dessa forma, a heterogeneidade espacial ou temporal nos regimes térmicos pode gerar variação correspondente nas T_c independente da termorregulação e, portanto, nas taxas de alimentação, crescimento e reprodução. Nós podemos prever, contudo, que espécies termoconformadoras exibirão heterogeneidade espaço-temporal mais dramática nos traços fenotípicos de história de vida do que as espécies termorreguladoras.

Adolph e Porter (1993) já revisaram os efeitos da temperatura sobre a história de vida de lagartos sob a perspectiva do tempo de atividade anual. A minha revisão é bem mais sucinta, influenciada pelo trabalho citado (Adolph e Porter, 1993) e limitada aos efeitos que julgo relevantes no contexto de mudanças climáticas no Brasil. Em adultos, os efeitos descritos são bastante consistentes. Os lagartos que passam mais tempo em altas T_c apresentam maiores taxas de crescimento (Davis, 1967; Ballinger, 1983; Avery, 1984; Sinervo e Adolph, 1989; Grant e Dunham, 1990; Sinervo, 1990; Autumn e De Nardo, 1995) e antecipam o amadurecimento sexual (Grant e Dunham, 1990; Ferguson e Talent, 1993; Wapstra e col., 2001). Em ambientes mais quentes (como baixas latitudes), a reprodução é em geral igualmente antecipada (Fitch, 1970; Goldberg, 1974; Duvall e col., 1982) e, em consequência, viabiliza a produção de mais de uma ninhada por ano (Goldberg, 1974; Jones e col., 1987; James e Shine, 1988). Além disso, as taxas de sobrevivência anual também guardam relação com a temperatura, sendo mais altas em regimes térmicos mais frios (Tinkle, 1969; Pianka, 1970; Ballinger, 1979; James e Shine, 1988). Assim como nos adultos, os efeitos descritos da temperatura no desenvolvimento embrionário parecem bastante sólidos. A temperatura produz efeitos pronunciados no desenvolvimento dos embriões, não só determinando o sexo em algumas espécies, mas afetando também as taxas de crescimento e desenvolvimento embrionário, o período de incubação, e até padrões de comportamento sexual e termorregulatório (Phillips e col., 1990; Deeming e Fergusson, 1991; Van Damme e col., 1992; Phillips e Packard, 1994; Castilla e Swallow, 1996; Alberts e col., 1997; Ji e Brana, 1999; Angilletta e col., 2000; Brana e Ji, 2000; Hare e col., 2002; Ji e col., 2002; Radder e col., 2002; Sakata e Crews, 2003; Hare e col., 2004; Booth, 2006). Em ambientes mais quentes, a taxa de crescimento e desenvolvimento embrionário são maiores e, em consequência, o período de incubação é menor. Os neonatos dos ovos que eclodem mais precocemente podem atingir a maturidade sexual antes. Temperaturas de incubação muito altas, por sua vez, não tendem a maximizar a sobrevivência (Van Damme e col., 1992; Angilletta e col., 2000), o que representaria um prejuízo reprodutivo. Mas vale lembrar que a magnitude de variação térmica dos ambientes subterrâneos é bastante atenuada em comparação com a superfície (Closel e Kohlsdorf, 2012), resultando num cenário de incubação dos ovos em temperaturas muito altas pouco provável.

Uma observação importante diz respeito às curvas de sensibilidade térmica (mais informação sobre este assunto nos textos de Camacho, 2012 e Katzenberger e col.,

2012, neste volume). A aceleração de taxas fisiológicas (como crescimento ou taxas de desenvolvimento embrionário) somente acontece em temperaturas mais altas desde que estas não superem o valor máximo das suas curvas específicas de desempenho, é o que estou assumindo no meu texto.

Em resumo, com o aumento da temperatura (que não ultrapasse as temperaturas ótimas fisiológicas), os lagartos experimentarão um tempo maior de atividade em T_c altas. Em consequência, provavelmente crescerão mais rapidamente, atingirão o amadurecimento sexual mais precocemente e se reproduzirão com maior frequência (aumentando a fecundidade). Apesar disso tudo, os efeitos do aumento da temperatura na fecundidade são parcialmente compensatórios, já que o aumento da fecundidade é acompanhado de diminuição nas taxas de sobrevivência anuais (Adolph e Porter, 1993). Isso significa que o impacto das mudanças de temperatura na dinâmica populacional dos lagartos seria também parcialmente atenuado desde que outros fatores não sejam alterados. Que fatores são esses?

Precipitação, disponibilidade alimentar e história de vida

Outros elementos do clima além da temperatura também influenciam componentes da história de vida em lagartos. O escopo e o padrão de sazonalidade climática, por exemplo, influenciam o tamanho da ninhada mesmo em espécies congênicas (Tinkle e col., 1970), e ambientes mais sazonais favorecem ninhadas maiores (Barbault, 1975; Rand, 1982; James e Shine, 1988). Adicionalmente, os padrões de chuva, um componente do clima geralmente negligenciado em história de vida, também influenciam a variação na história de vida em lagartos. O tamanho corpóreo, por exemplo, covaria com a precipitação em algumas espécies de lagartos (Bock e col., 2009; Brandt e Navas, 2011), provavelmente associado às taxas de crescimento. As taxas de crescimento, por sua vez, parecem se correlacionar com a precipitação (Dunham, 1978; Dunham, 1981; Taylor, 2003). Os padrões de chuva podem ainda influenciar a reprodução em populações da mesma espécie de lagarto. Por exemplo, durante anos mais úmidos, quando estão disponíveis e são consumidos mais artrópodes, as taxas de crescimento individuais são mais altas e as fêmeas reprodutivas, maiores em *Sceloporus merriami* e *Urosaurus ornatus* (Dunham, 1978; Dunham, 1981).

O padrão de precipitação parece estar intimamente relacionado à disponibilidade alimentar para os lagartos. Quando a precipitação é maior, a produtividade primária das plantas é incrementada e proporciona mais alimento aos consumidores primários e a toda a sua teia alimentar (Yom-Tov e Nix, 1986; Yom-Tov e Geffen, 2006). Tamanhos corpóreos maiores em habitats de maior precipitação parecem ser uma generalização para diversos grupos animais, de mamíferos a insetos (Popp, 1983; Yom-Tov e Nix, 1986; Krasnov e col., 1996; Yom-Tov e Geffen, 2006). De fato, larvas de besouros tenebrionídeos, possíveis alimentos para lagartos, são maiores em habitats nos quais

a produtividade e as taxas de precipitação são mais altas (Krasnov e col., 1996).

Entretanto, em ambientes sazonais, a disponibilidade de alimento também é determinada pela fenologia, particularmente pelo grau de sobreposição entre o período de atividade dos lagartos e de suas presas (Adolph e Porter, 1993). Se os períodos de atividade de diferentes espécies respondem de forma distinta a uma dada mudança climática, as taxas de encontro lagartos-presa podem sofrer mudanças imprevisíveis. Isso torna a relação entre produtividade primária e disponibilidade alimentar para lagartos um pouco conturbada. A mesma relação de sobreposição ou não dos períodos de atividade pode ocorrer também entre lagartos e seus predadores, influenciando por sua vez as taxas de mortalidade. Dessa forma, a resposta das populações de lagartos às mudanças climáticas provavelmente dependerá também dos efeitos dessas mudanças em outras espécies, além da sua própria ecologia e fisiologia.

O que sabemos para lagartos brasileiros e o que podemos prever?

No Brasil, os lagartos mais conhecidos sob a perspectiva de história de vida são os tropiduríneos. Estes lagartos apresentam, no geral, reprodução cíclica anual (Van Sluys e col., 2002; Van Sluys e col., 2010) e em algumas espécies o número de fêmeas grávidas se correlaciona, mesmo que marginalmente, com a quantidade mensal de chuva (Van Sluys, 1993; Van Sluys e col., 2010). Componentes de precipitação influenciam também o tamanho corpóreo das fêmeas de tropiduríneos e, em consequência, o tamanho das ninhadas, embora de forma indireta (Brandt e Navas, 2011). Médias anuais e de meses com presença de fêmeas grávidas não influenciam o tamanho corpóreo ou tamanho das ninhadas (Brandt e Navas, 2011), mas o efeito de sazonalidade não foi estudado e, segundo o modelo de Adolph e Porter (1993), estaria relacionado à mudanças nos períodos de atividade entre espécies e populações.

Já que os efeitos da temperatura sobre parâmetros de história de vida em lagartos brasileiros são bastante desconhecidos, a tarefa de fazer previsões fica bastante dificultada. Entretanto, sabemos um pouco mais sobre os efeitos de mudanças nos regimes de chuvas. O que podemos antecipar no estado do conhecimento atual é que nas regiões onde são previstas redução de chuvas, pelos modelos de mudanças climáticas no Brasil, como o Norte e Nordeste (Marengo e col., 2010), observaremos um decréscimo no tamanho corpóreo das fêmeas e, dessa forma, uma possível diminuição nas taxas de fecundidade em espécies de ninhada variável (como é o caso dos tropiduríneos). Nas regiões onde são previstos aumento de chuvas, como o Sudeste e Sul (Marengo e col., 2010), pode ocorrer aumento do tamanho corpóreo e, portanto, da fecundidade nas espécies de ninhada variável. Essas previsões são baseadas em prováveis efeitos sobre a produtividade primária. É bom lembrar que esta previsão é bastante simplificada, já que os efeitos sobre as populações de lagartos dependem também dos efeitos sobre as populações de presa e predadores dos lagartos, como discutido anteriormente.

Agradecimentos

Agradeço ao Prof. Carlos Navas pelo convite e ao revisores do trabalho que contribuíram para melhorar o texto. Parte das ideias presentes nesta revisão foram desenvolvidas durante meu doutorado, financiado pelo processo FAPESP 03/13235-4

Referências

- Adolph, S. e Porter, W. (1993). Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist* 142(2), 273-295.
- Alberts, A. C., Perry, A. M., Lemm, J. M. e Phillips, J. A. (1997). Effects of incubation temperature and water potential on growth and thermoregulatory behavior of hatchling cuban rock iguanas (*Cyclura nubila*). *Copeia* (4), 766-776.
- Angilletta, M. J., Winters, R. S. e Dunham, A. E. (2000). Thermal effects on the energetics of lizard embryos: Implications for hatchling phenotypes. *Ecology* 81(11), 2957-2968.
- Autumn, K. e De Nardo, D. F. (1995). Behavioral thermoregulation increases growth rate in a nocturnal lizard. *Journal of Herpetology* 29(2), 157-162.
- Avery, R. (1982). Field studies of body temperatures and thermoregulation. In C. Gans, e F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. *Physiology C: physiological ecology*. New York: Academic Press.
- Avery, R. A. (1984). Physiological aspects of lizard growth: the role of thermoregulation. *Proceedings from Symposia of the Zoological Society of London*.
- Ballinger, R. E. (1979). Intraspecific variation in demography and life history of the lizard, *Sceloporus jarrovi*, along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology* 60, 901-909.
- Ballinger, R. E. (1983). Life-history variation. In R. Huey, E. R. Pianka, e T. W. Schoener (Eds.), *Lizard ecology: studies of a model organism* Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Barbault, R. (1975). Observations ecologiques sur la reproduction des lézards tropicaux: Les stratégies de ponte en forêt et en savane. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 100, 153-167.
- Bock, B. C., Ortega, A., Zapata, A. e Páez, V. (2009). Microgeographic body size variation in a high elevation Andean anole (*Anolis mariarum*; Squamata, Polychrotidae). *Revista de Biología Tropical* 57(4), 1253-1262.
- Bogert, C. (1949). Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution* 3(3), 195-211.
- Booth, D. T. (2006). Influence of incubation temperature on hatchling phenotype in reptiles. *Physiological and Biochemical Zoology* 79(2), 274-281.
- Brana, F. e Ji, X. (2000). Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Experimental Zoology*, 286(4), 422-433.
- Brandt, R. e Navas, C. A. (2011). Life-history evolution on tropidurinae lizards: influence of lineage, body size and climate. *PLoS ONE* 6(5), e20040.
- Camacho, A. (2012). Respostas dos ectotermos à variação microclimática. *Revista da Biologia* 8, 5-14.
- Castilla, A. M. e Swallow, J. G. (1996). Thermal dependence of incubation duration under a cycling temperature regime in the lizard, *Podarcis hispanica atrata*. *Journal of Herpetology* 30(2), 247-253.
- Clozel, M. B. e Kohlsdorf, T. (2012). Mudanças climáticas e fossorialidade: implicações para a herpetofauna subterrânea.

- Revista da Biologia 8, 19-24.
- Cowles, R. e Bogert, C. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83, 265-296.
- Davis, J. (1967). Growth and size of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Copeia* 1967(4), 721-731.
- Deeming, D. C. e Fergusson, M. W. J. (1991). Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in reptiles and birds. In D. C. Deeming, e M. W. J. Fergusson (Eds.), *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles* Cambridge: Cambridge University Press.
- Dunham, A. E. (1978). Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59(4), 770-778.
- Dunham, A. E. (1981). Population in a fluctuating environment: the comparative population ecology of the Iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Miscellaneous Publications, University of Michigan Museum of Zoology* 158, 1-62.
- Duvall, D., Guillelte, L. J. e Jones, R. E. (1982). Environmental control of reptilian reproductive cycles. In C. Gans, e F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 13. *Physiology D: physiological ecology*. New York: Academic Press.
- Ferguson, G. W. e Talent, L. G. (1993). Life-history traits of the lizard *Sceloporus undulatus* from two populations raised in a common laboratory environment. *Oecologia* 93(1), 88-94.
- Fitch, H. S. (1970). Reproductive cycles in lizards and snakes. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications* 52, 1-247.
- Goldberg, S. R. (1974). Reproduction in mountain and lowland populations of the lizard *Sceloporus occidentalis*. *Copeia* 1974(1), 176-182.
- Grant, B. e Dunham, A. (1988). Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69(1), 167-176.
- Grant, B. e Dunham, A. (1990). Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71(5), 1765-1776.
- Hare, K. M., Daugherty, C. H. e Cree, A. (2002). Incubation regime affects juvenile morphology and hatching success, but not sex, of the oviparous lizard *Oligosoma suteri* (Lacertilia : Scincidae). *New Zealand Journal of Zoology* 29(3), 221-229.
- Hare, K. M., Longson, C. G., Pledger, S. e Daugherty, C. H. (2004). Size, growth, and survival are reduced at cool incubation temperatures in the temperate lizard *Oligosoma suteri* (Lacertilia : Scincidae). *Copeia* (2), 383-390.
- Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In C. Gans, e F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. *Physiology C: physiological ecology*. New York: Academic Press.
- Huey, R. e Pianka, E. R. (1977). Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology* 58(5), 1066-1075.
- James, C. e Shine, R. (1988). Life-history strategies of Australian lizards: a comparison between the tropics and the temperate zone. *Oecologia* 75(2), 307-316.
- Ji, X., e Brana, F. (1999). The influence of thermal and hydric environments on embryonic use of energy and nutrients, and hatchling traits, in the wall lizards (*Podarcis muralis*). *Comparative Biochemistry and Physiology a-molecular & Integrative Physiology* 124(2), 205-213.
- Ji, X., Qiu, Q. B. e Diong, C. H. (2002). Influence of incubation temperature on hatching success, energy expenditure for embryonic development, and size and morphology of hatchlings in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Journal of Experimental Zoology* 292(7), 649-659.
- Jones, S., Ballinger, R. e Porter, W. (1987). Physiological and environmental sources of variation in reproduction: prairie lizards in a food rich environment. *Oikos* 48(3), 325-335.
- 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.
- Krasnov, B., Ward, D. e Shenbrot, G. (1996). Body size and leg length variation in several species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) along a rainfall and altitudinal gradient in the Negev Desert (Israel). *Journal of Arid Environments* 34(4), 477-489.
- Marengo, J., Nobre, C. e Salazar, L. (2010). Regional Climate Change Scenarios in South America in the Late XXI Century: Projections and Expected Impacts. *Nova Acta Leopoldina NF* 112(384), 1-15.
- Marquet, P., Ortiz, J., Bozinovic, F. e Jaksic, F. (1989). Ecological aspects of thermoregulation at high altitudes: the case of Andean *Liolaemus* lizards in northern Chile. *Oecologia* 81(1), 16-20.
- Phillips, J. A., Garel, A., Packard, G. C. e Packard, M. J. (1990). Influence of moisture and temperature on eggs and embryos of green iguanas (*Iguana iguana*). *Herpetologica* 46(2), 238-245.
- Phillips, J. A. e Packard, G. C. (1994). Influence of temperature and moisture on eggs and embryos of the white-throated savanna monitor *Varanus albigularis* - implications for conservation. *Biological Conservation* 69(2), 131-136.
- Pianka, E. (1970). Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of Its geographic range. *Ecology* 51(4), 703-720.
- Popp, J. (1983). Ecological determinism in the life histories of baboons. *Primates* 24(2), 198-210.
- Radder, R. S., Shanbhag, B. A. e Saidapur, S. K. (2002). Influence of incubation temperature and substrate on eggs and embryos of the garden lizard, *Calotes versicolor* (Daud.). *Amphibia-reptilia*, 23(1), 71-82.
- Rand, A. (1982). Clutch and egg size in Brazilian iguanid lizards. *Herpetologica* 38(1), 171-178.
- Sakata, J. T. e Crews, D. (2003). Embryonic temperature shapes behavioural change following social experience in male leopard geckos, *Eublepharis macularius*. *Animal Behaviour* 66, 839-846.
- Sampaio, G., Marengo, J. e Nobre, C. (2008). A atmosfera e mudanças climáticas. In M. S. Buckeridge (Ed.), *Biologia e Mudanças Climáticas Globais no Brasil São Paulo, Brazil: RiMa Editora*.
- Sinervo, B. (1990). Evolution of thermal physiology and growth rate between populations of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Oecologia* 51(1), 228-237.
- Sinervo, B. e Adolph, S. C. (1989). Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia* 78(3), 411-419.
- Sinervo B., Méndez-De-La-Cruz F., Miles D. B., Heulin B., Bastiaans E., Villagrán-Santa Cruz M., Lara-Resendiz R., Martínez-Méndez N., Calderón-Espinosa M. L. e Meza-Lázaro R. N. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328(5980):894.
- Stearns, S. (2000). Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87(11), 476-486.
- Taylor, H. L. (2003). Phenotypic and reproductive responses of *Aspidoscelis tigris* (Squamata: Teiidae) to shifts in winter precipitation across the southern Sierra Nevada range, Kern County, California. *The Southwestern Naturalist* 48(4), 680-684.

Mudanças climáticas e fossorialidade: implicações para a herpetofauna subterrânea

Climatic changes and fossoriality: implications for the subterranean herpetofauna

Melissa Bars Closel & Tiana Kohlsdorf*

Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo

Resumo. Muitos estudos discutem os possíveis impactos do aquecimento global sobre aspectos biológicos, mas a maioria das previsões neste sentido não incorpora o efeito da heterogeneidade espacial e temporal associada às diferentes escalas de mudanças na temperatura, assumindo então que as possíveis alterações tenderiam a ser homogêneas. Entretanto, um mesmo ambiente pode apresentar dinâmicas muito particulares de variações na temperatura ambiental; por exemplo, microambientes subterrâneos apresentam variações diárias e sazonais de temperatura muito particulares, mas a maioria das especulações foca em representantes da herpetofauna de superfície. Nesse contexto, as generalizações acerca das previsões relativas às mudanças climáticas globais devem ser cautelosas e precisam incorporar as particularidades das espécies e suas respectivas relações térmicas com os microambientes em que estão inseridas.

Palavras-chave. *Mudanças climáticas, ambientes subterrâneos, sensibilidade térmica, hábito fossorial, herpetofauna*

Abstract. Several studies have discussed the possible influence of global warming on biological traits, but most of the predictions ignore likely effects of spatial and temporal heterogeneity associated with different scales of temperature change, assuming therefore that this impact would be homogeneous in a given environment. However, the same habitat may have a peculiar dynamics of temperature fluctuation; for example, subterranean micro-habitats exhibit daily and seasonal temperature fluctuations very peculiar, although most speculations focus on the herpetofauna that inhabits the surface. The generalizations about the forecasts of climatic changes and global warming should therefore be cautious and also incorporate particularities of the species and their respective thermal relationships with microenvironmental conditions.

Keywords. *Climatic changes, subterranean environment, thermal sensibility, fossorial habit, herpetofauna*

Contato do autor:

tiana@usp.br

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun12

Contextualização teórica

Desde os períodos mais remotos da vida na Terra os organismos vivos interagem com um meio biótico e abiótico em constante mudança. Este cenário caracteriza um ambiente heterogêneo, fonte de pressões seletivas atuando sobre a evolução das diversas formas de vida. As flutuações nas concentrações de gases, na umidade e na temperatura, dentre outros parâmetros, ao longo da evolução da vida terrestre têm diferentes magnitudes que dependem das escalas de tempo e espaço consideradas. Por exemplo, podemos considerar flutuações em um determinado parâmetro ambiental ao longo de um dia, entre estações, ao longo de vários anos, ou entre eras geológicas. Da mesma maneira, o parâmetro em questão pode ser analisado no globo terrestre como um todo, em uma determinada região, ou mesmo dentro de um ambiente muito específico, como um bioma.

Em escala temporal e espacial muito ampla, podemos analisar as flutuações nas temperaturas do globo terrestre ao longo de diferentes eras geológicas. Em tal magnitude, as diferenças nas temperaturas globais ao longo da história geológica da Terra são marcadamente influenciadas por diversos fatores, sendo que a maioria das reflexões neste sentido é baseada em fatores vinculados aos eventos tectônicos e às variações na órbita terrestre (por exemplo, Barron e Peterson, 1991; Ruddiman, 1997; Zachos e col., 2001). A órbita terrestre que hoje é reconhecida como elíptica pode ter assumido formas distintas alguns milhões de anos atrás (Imbrie & Imbrie, 1980). Oscilações em parâmetros como excentricidade, obliquidade e precessão da órbita terrestre podem alterar a distribuição latitudinal e sazonal da radiação solar. Por exemplo, se estes parâmetros se reduzissem a zero, os ciclos sazonais desapareceriam e as diferenças entre pólos e equador

tornar-se-iam ainda mais marcantes (Imbrie & Imbrie, 1980). Neste cenário originaram-se, em alguns casos, os chamados eventos glaciais.

Alguns dos maiores efeitos de mudanças climáticas na história geológica da Terra foram desencadeados pela sucessão de eventos glaciais e interglaciais (Muller e col., 1997). Períodos glaciais são caracterizados por médias das temperaturas globais extremamente baixas (inferiores a 0°C) e níveis dos oceanos reduzidos, em função da formação de geleiras. Os intervalos entre os períodos de glaciação, denominados períodos interglaciais, apresentam parâmetros climáticos mais amenos, caracterizados pelo aumento da temperatura global média e derretimento das geleiras de grande parte do globo terrestre. A dinâmica da órbita terrestre ao redor do Sol permite com que a radiação solar atinja a superfície em diferentes graus de intensidade, o que desencadeia uma redistribuição contínua de energia térmica e viabiliza diferentes escalas de mudanças na temperatura da superfície, sejam elas temporais ou espaciais (Zachos e col., 2001).

Além das mudanças climáticas associadas à história geológica da Terra, a temperatura ambiental pode ainda variar ao longo de um mesmo ano, caracterizando flutuações sazonais. Tais mudanças resultam da inclinação do eixo de rotação do Planeta e de sua órbita ao redor do Sol. A rotação da Terra em torno de seu próprio eixo gera ainda variações de temperaturas ambientais entre períodos diurnos e noturnos, o que caracteriza uma escala de tempo relativamente curta (24 horas) quando comparada às flutuações sazonais que ocorrem ao longo do ano, ou ainda aos eventos glaciais que permearam a história geológica da Terra (Dorf, 1959).

Um eixo adicional que pode ser acrescentado à análise de flutuações térmicas sazonais e diárias é a escala espacial, ampla ou restrita, a qual pode acentuar ou amenizar as variações nas temperaturas ambientais observadas ao longo do dia ou entre estações do ano. Por exemplo, regiões de clima temperado apresentam estações sazonais bem demarcadas, e nestes locais a temperatura varia consideravelmente ao longo do ano (para uma revisão atual do assunto, ver Camacho 2012). Esse efeito também pode ser claramente ilustrado se focarmos em regiões desérticas que estão situadas em diferentes latitudes: em desertos a diferença entre temperaturas diurnas e noturnas geralmente pode atingir até 20°C, mas as consequências dessa variação podem diferir de acordo com a latitude (Walsberg, 2000). Em desertos de regiões subtropicais, a temperatura média diária é tão alta (42-46°C) que a diminuição de temperatura durante a noite resulta ainda em uma temperatura relativamente elevada (26-30°C). Em contraste, os desertos localizados em latitudes ou altitudes mais elevadas apresentam temperaturas mínimas de até 16°C inferiores às observadas nos desertos subtropicais (Walsberg, 2000). Neste contexto, as condições térmicas experimentadas por animais que vivem em um determinado tipo de ambiente (por exemplo, nos desertos) diferem quando esse mesmo ambiente é considerado dentro de uma escala que incorpora variações espaciais (por exemplo, referentes à latitude).

A escala espacial de flutuações das temperaturas ambientais também pode ser refinada considerando-se, por exemplo, a existência de micro-habitats dentro de um dado ambiente (Camacho 2012). Estes microambientes podem diferir quanto à oferta de alimentos, temperatura, refúgios, e locais de sombra e de exposição ao sol, mesmo em áreas muito próximas inseridas em uma mesma paisagem. A temperatura em uma rocha exposta ao sol, por exemplo, é maior e mais variável se comparada a um arbusto (Van Damme e col., 1990).

Diferenças em parâmetros ambientais entre micro-habitats podem afetar diretamente os organismos que vivem em um dado ambiente, particularmente no caso de animais cujas temperaturas corpóreas são fortemente influenciadas por variações nas temperaturas ambientais. Por exemplo, muitos lagartos de regiões neotropicais vivem sob a serapilheira de florestas (Inger, 1959; Huey, 1982) onde a temperatura é relativamente baixa e homogênea (Hertz, 1992); em contraste, espécies provenientes de regiões com vegetação aberta ou bordas de florestas geralmente estão associados a temperaturas corpóreas que são em média 6°C mais elevadas (Huey e col., 2009). Portanto, diferentes microambientes podem maximizar a diversidade térmica disponível para termorregulação, o que é particularmente relevante em grupos de vertebrados ectotermos (Hertz e col., 1993; Angilletta, 2009).

O contexto teórico apresentado acima é embasado por uma literatura muito ampla, tanto em termos taxonômicos quanto no que se refere aos habitats e micro-habitats estudados (Angilletta, 2009). Uma exceção são os microambientes subterrâneos, os quais são sistematicamente relegados a segundo plano em estudos acerca dos padrões temporais e espaciais de variações nas temperaturas ambientais (para exceções, ver Smith & Rust, 1994; Measey & Barot, 2005). A dinâmica de flutuações na temperatura ambiental em diferentes profundidades, assim como as respostas ecológicas, fisiológicas e comportamentais identificadas na fauna fossorial, são bastante peculiares, e merecem atenção especial.

A dinâmica de temperaturas em um ambiente subterrâneo

Em um ambiente subterrâneo, as flutuações na temperatura são menos acentuadas do que as variações que ocorrem na superfície. Da mesma forma, a quantidade de luz, a umidade relativa e a concentração de gases, por exemplo, podem diferir mesmo entre alguns centímetros de profundidade (Whiters, 1978). Nestes ambientes, as tensões de oxigênio e de gás carbônico tendem a ser respectivamente menores e maiores do que na superfície (Whiters, 1978; Navas e col., 2004). Abaixo da superfície, a pressão parcial de oxigênio pode cair a 14% enquanto a pressão parcial de gás carbônico pode apresentar valores elevados em 6-8% (Dyck & MacArthur, 1993); em casos mais extremos, como tocas de roedores, cupinzeiros, ninhos de aves e de tartarugas, as porcentagens de CO₂ podem chegar a 15% (por exemplo, ver Kennerley, 1964; Noiroit, 1970; Williams & Rausch 1973; Prange & Ackerman 1974; Whiters, 1978).

Da mesma forma como as concentrações de gases em ambientes subterrâneos são bastante particulares, a temperatura é outro fator ambiental que apresenta uma dinâmica bastante peculiar abaixo da superfície. No subterrâneo, as temperaturas geralmente são mais baixas (Laval & Spain, 2001), e também são mais constantes (Van Wambeke, 1992) ao longo do dia e da noite, como ilustrado na Figura 1. Tais diferenças são graduais: por exemplo, a 20cm de profundidade a temperatura chega a apresentar valores em média 1,8°C mais baixos do que a temperatura do ar na superfície (Measey & Barot, 2006).

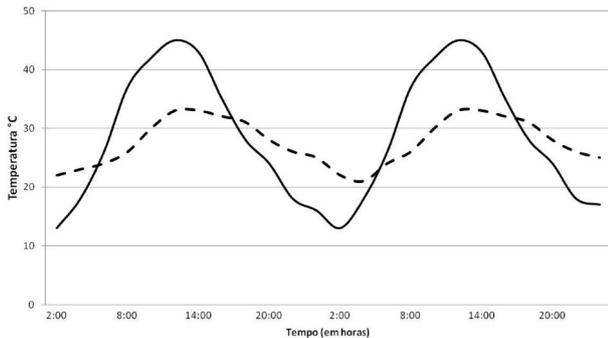


Figura 1. Simulação das flutuações na temperatura esperadas na superfície e no subterrâneo (por exemplo, a 20cm de profundidade) durante um período de 48h. Linha sólida: superfície; linha pontilhada: subterrâneo.

Relações térmicas em ectotermos fossoriais

Animais fossoriais que vivem no ambiente subterrâneo apresentam uma série de características que permitem a exploração de recursos e a consequente sobrevivência nestes micro-habitats. A fossorialidade é observada em diversas linhagens de vertebrados (para exemplos ver Kinlaw, 1999) e muitas vezes está associada a padrões morfológicos como o alongamento do tronco (dado por maior número de vértebras), cabeça e olhos relativamente pequenos, atrofia de um dos pulmões e redução e/ou perda secundária dos membros e dígitos, dentre outros (para exemplos com lagartos ver Gans, 1975; Kohlsdorf & Wagner, 2006; Kohlsdorf e col., 2010). A relação entre fisiologia e fossorialidade foi amplamente investigada em mamíferos, com foco particular em espécies de roedores (Arieli e col., 1976; Withers, 1978; MacArthur, 1983; Ullsch & Anderson, 1988), mas em modelos ectotermos, como cecílias, anuros e lagartos fossoriais, tais relações permanecem obscuras e restringem-se a estudos muito específicos (por exemplo, Johansen e col., 1980; Abe, 1984; Abe & Johansen 1987; Wang & Abe, 1994; Navas e col., 2004), especialmente quando são incorporadas discussões acerca de flutuações térmicas nestes micro-habitats. Esta lacuna é paradoxal, dado que animais ectotermos constituem um grupo de particular interesse em estudos ecofisiológicos envolvendo temperatura devido à forte influência que variações nesse parâmetro exercem sobre seu desempenho organismal.

O conhecimento acerca da ecofisiologia da fauna fossorial composta por vertebrados ectotermos, embora ainda incipiente, evidencia a existência de processos adap-

tativos permeando a evolução de linhagens filogeneticamente distantes no ambiente subterrâneo. Por exemplo, em alguns grupos de anuros a sobrevivência durante períodos prolongados de seca e temperaturas elevadas está associada ao comportamento de estivação, no qual o animal permanece enterrado em solos arenosos, onde parâmetros como umidade relativa e temperatura, por exemplo, apresentam valores que diferem daqueles encontrados na superfície (Booth, 2006; Cartledge e col., 2006). Alguns lagartos fossoriais, como os da família Scincidae, também apresentam ajustes fisiológicos associados ao ambiente subterrâneo (Withers, 1981), como baixas temperaturas corpóreas de atividade (Brattstrom, 1965; Bury & Balsoyoyen, 1976), como reportado em serpentes fossoriais (Clark, 1969), e baixa perda evaporativa de água através da pele (Bentley & Schmidt-Nielsen, 1966; Withers, 1981). Em anfisbenas, a habilidade de manter-se em atividade abaixo da superfície parece estar associada à exploração vertical dos estratos subterrâneos que variam em temperatura em diferentes graus (López e col., 1998, 2002) e ao sangue com elevada afinidade ao oxigênio, além de grandes quantidades de mioglobina, principalmente nos músculos associados ao enterramento (Johansen e col., 1980). Estes animais também apresentam taxas reduzidas de consumo de oxigênio e parte da obtenção deste gás ocorre pela via cutânea (Abe & Johansen, 1987). Em resumo, a evolução do hábito fossorial em diferentes linhagens de vertebrados ectotermos parece ter ocorrido em associação com alterações em parâmetros fisiológicos, como reduções em taxas metabólicas (Kamel & Gatten, 1983; Abe & Johansen, 1984) e temperaturas ótimas de atividade (Avery, 1982; Lopez e col., 2002).

O aquecimento global e a herpetofauna fossorial

O contexto teórico apresentado evidencia que a evolução da vida terrestre sempre foi acompanhada por flutuações nas temperaturas ambientais, as quais podem ocorrer em diversas escalas temporais e espaciais. Em uma escala temporal ampla (por exemplo, ao longo da evolução de uma dada linhagem), alterações que ocorreram nessas condições ambientais podem ter relação direta com padrões atuais identificados em aspectos genéticos, morfológicos, comportamentais, ecológicos e, inclusive, no que se refere à distribuição do grupo taxonômico no espaço geográfico (Root e col., 2003). Nas últimas três décadas, diversos pesquisadores têm sugerido que a velocidade de transformação nas condições climáticas, diretamente associada ao fenômeno de aquecimento global, teria efeito direto sobre a distribuição geográfica e abundância de algumas espécies, influenciando inclusive suas taxas de extinção (por exemplo, Thomas e col., 2004, Guisan & Thuiller, 2005; Araújo & Guisan, 2006; Araújo & New, 2007; Thuiller e col., 2008, Pereira e col., 2010; Sinervo e col., 2010).

A especulação acerca dos possíveis efeitos do aquecimento global sobre a distribuição e abundância dos organismos no globo terrestre tem atenção especial sobre representantes da herpetofauna terrestre, provavelmente

te devido à forte relação entre as condições térmicas do ambiente e os padrões de temperatura corpórea (e respectivas relações térmicas) inerentes à maioria dos representantes desses clados (Deutsch e col., 2008; Tewksbury e col., 2008; Angilletta, 2009), como detalhado na seção anterior. Entretanto, a generalização das previsões acerca dos efeitos do aquecimento global sobre a herpetofauna deve ser realizada com cautela, dado que alterações nas condições ambientais atuais provavelmente afetarão de maneira diferenciada espécies que são distintas ecológica ou fisiologicamente, ou ainda espécies que distribuem-se em diferentes locais do globo. Por exemplo, animais de regiões temperadas e tropicais estão inseridos em ambientes térmicos distintos, como discutido nos tópicos anteriores. Em regiões temperadas, geralmente com temperaturas mais baixas, incrementos nas temperaturas ambientais médias poderiam inclusive permitir um aumento no tempo de atividade e nas taxas de crescimento de vertebrados ectotermos (Kearney & Porter 2004; Chamaillé-Jammes e col., 2007; Buckley 2008; Deutsch e col., 2008; Kearney e col., 2009), o que favoreceria a permanência desses organismos nessas regiões. Esse possível cenário contraria a expectativa generalizada de que o aquecimento global desencadearia eventos de extinção na herpetofauna como um todo.

As previsões de impactos severos do aquecimento global sobre a distribuição de vertebrados ectotermos provêm da análise dos prováveis efeitos somatórios dos incrementos na temperatura do Planeta a regiões que já apresentam temperaturas mais elevadas, como observado nos trópicos. Nessas regiões, o aquecimento global poderia resultar em temperaturas ambientais muito acima das temperaturas ideais para o desempenho de atividades ecologicamente relevantes em representantes da herpetofauna. Estes animais precisariam manter-se ativos em temperaturas maiores do que suas faixas ideais para o desempenho, o que diminuiria as taxas de reprodução e sobrevivência nesse ambiente (Huey, 1993). Neste cenário, uma resposta particularmente interessante seria um aumento na utilização dos chamados refúgios térmicos, que podem ser microambientes de sombra, folhoso ou mesmo regiões abaixo da superfície. Nesses microambientes, processos dependentes de temperatura seriam mantidos nas mesmas taxas observadas antes das elevações na temperatura ambiental dos trópicos que são previstas pelo aquecimento global (Kearney e col., 2009).

A dinâmica de flutuações ambientais característica de ambientes subterrâneos evidencia que os modelos propostos para prever os possíveis efeitos do aquecimento global sobre a herpetofauna terrestre (por exemplo, Huey e col., 2009) podem, e devem, ser expandidos para acomodar as diferenças no grau de heterogeneidade das condições ambientais associadas aos microambientes existentes dentro de um mesmo habitat. Especificamente no caso de ambientes subterrâneos, especulamos que as mudanças nas condições ambientais ocorreriam em magnitude inferior às observadas na superfície.

A expansão do modelo que associa relações térmicas ao aquecimento global, anteriormente discutido para

animais de climas temperados e tropicais, de forma a incorporar o contraste entre espécies de superfície (epígeas) e fossoriais, presume que as diferenças na dinâmica de aquecimento e resfriamento entre a superfície e o subterrâneo existem em diferentes latitudes, mesmo que com magnitudes variáveis. Os modelos originais, propostos por Tewksbury e col. (2008) e por Huey e col. (2009), sugerem que ectotermos de clima temperado teriam maior margem de tolerância térmica frente às mudanças de temperatura, um padrão possivelmente associado à sua origem e irradiação em um ambiente sazonal. De forma contrária, ectotermos de clima tropical teriam evoluído em um ambiente térmico homogêneo e apresentariam limites mais estreitos de tolerância e, portanto, maior sensibilidade térmica frente às mudanças nas temperaturas ambientais. Nesse cenário, sugerimos a expansão dos modelos citados acima, de forma a incorporar contrastes entre espécies que ocupam diferentes micro-habitats dentro de um mesmo ambiente, trazendo como previsão uma resposta similar na comparação entre espécies epígeas e fossoriais. Especificamente, ectotermos tipicamente de superfície, como lagartos que vivem em vegetações abertas, apresentariam maior tolerância a flutuações térmicas, como resultado de uma história evolutiva em um ambiente heterogêneo; nessa comparação, suas curvas de sensibilidade térmica seriam mais similares àquelas esperadas para animais de clima temperado (Figura 2A), e o impacto de incrementos nas temperaturas ambientais seria minimizado pelas am-

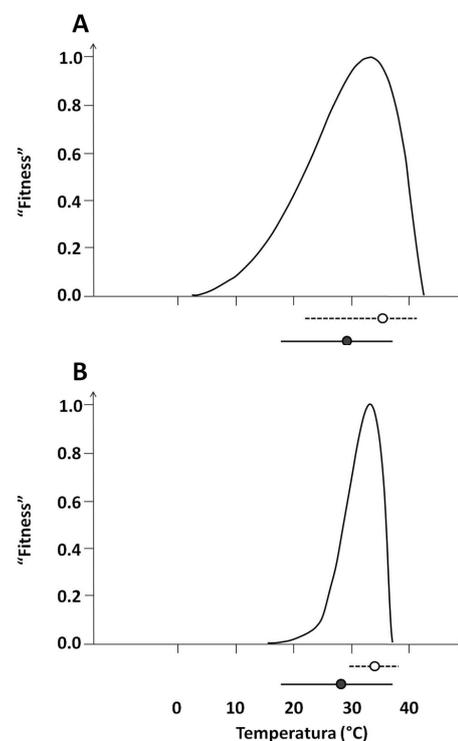


Figura 2. Curvas de sensibilidade térmica hipotéticas, esperadas para uma espécie epígea (A) e uma espécie fossorial (B) em um ambiente de vegetação aberta e clima tropical. A linha sólida representa o intervalo de temperaturas diárias em cada micro-habitat, e as circunferências representam as respectivas temperaturas médias. A linha pontilhada representa a previsão do mesmo parâmetro em um cenário de aquecimento global. (Adaptado de Tewksbury e col., 2008).

plas margens de tolerância térmica esperadas nestes organismos. Em contraste, a origem de linhagens associadas ao ambiente subterrâneo sugere uma história evolutiva vinculada a microclimas muito particulares com temperaturas relativamente constantes, de forma que as curvas de sensibilidade térmica dessas espécies seriam mais estreitas (Figura 2B). Como nas previsões para espécies tropicais dos modelos tradicionais, aumentos (nesse caso, mínimos) nas temperaturas ambientais teriam um efeito considerável sobre o desempenho dessas espécies fossoriais. A maior diferença entre os modelos tradicionais (Tewksbury e col., 2008 e Huey e col., 2009) e o expandido (espécies epígeas vs. fossoriais) é a magnitude das mudanças em temperaturas ambientais decorrentes do aquecimento global, que em micro-habitats subterrâneos provavelmente seria bem menor.

A discussão apresentada neste trabalho objetiva destacar a relevância do foco microespacial nas especulações acerca dos efeitos de mudanças climáticas sobre a herpetofauna, particularmente no âmbito de fenômenos de aquecimento global. No momento, previsões acerca das reais consequências de flutuações nas temperaturas ambientais sobre o desempenho ecológico de representantes da herpetofauna ainda são majoritariamente focadas em espécies que vivem na superfície, enquanto a investigação de ambientes subterrâneos permanece incipiente.

Agradecimentos

As autoras agradecem o financiamento da CAPES/Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada da FFCLRP/USP por uma bolsa de mestrado concedida a MB Closel, ao financiamento da FAPESP sob a forma de auxílio de Jovem Pesquisador (Proc. No. 2005/60140-4) concedido a T Kohlsdorf e ao Dr. Pedro Leite Ribeiro pela revisão do manuscrito.

Referências

- Abe, A. S., & Johansen, K. (1987). Gas Exchange And Ventilatory Responses To Hypoxia And Hypercapnia In *Amphisbaena Alba* (Reptilia: Amphisbaenia). *Journal of Experimental Biology*, 127, 159-172.
- Abe, A. S. (1984). Experimental and field record of preferred temperature in the neotropical amphisbaenid *Amphisbaena mertensistauch* (Reptilian, Amphisbaenidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 77(2), 251-253.
- Angilletta Jr, M. J. (2009). *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*: Oxford University Press.
- Araújo, M. B., & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33, 1677-1688.
- Araújo, M. B., & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 42-47.
- Avery, R. A. (1982). Field studies on body temperatures and thermoregulation. In *Biology of Reptilia*. Edited by C. Gans and F. H. Pough. Academic Press, New York, 12, 93-166.
- Barron, E. J., & Peterson, W. H. (1991). The Cenozoic ocean circulation based on ocean General Circulation Model results. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 83(1-3), 1-28.
- Bentley, P. J., & Schmidt-Nielsen, K. (1966). Cutaneous water loss in reptiles. *Science* 151, 1547-1549.
- Booth, D. T. (2006). Effect of soil type on burrowing behavior and cocoon formation in the green-striped burrowing frog, *Cyclorana alboguttata*. *Canadian Journal of Zoology*, 86(4), 832-838.
- Brattstrom, B. H. (1965). Body temperature of reptiles. *Amer. Mid. Natur.* 73(376-422).
- Buckley, L. B. (2008). Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *The American Naturalist*, 171.
- Bury, R. B., & Balgooyen, T. G. (1976). Temperature selectivity in the legless lizard, *Aniellapulchra*. *Copeia* 152-155.
- Cartledge, V. A., Whithers, P. C., Thompson, G. G., & McMaster, K. A. (2005). Water relations of the burrowing sandhill frog, *Arenophryne rotunda* (Myobatrachidae). *Journal of Comparative Physiology B*, 176(4), 295-302.
- Clark, D. R. (1969). Experiments into selection of soil type, soil moisture level, and temperature by five species of small snakes. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 70, 490-496.
- Chamaille-Jammes, S., Massot, M., Aragon, P., & Clobert, J. (2007). Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology*, 12, 392-402.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., B., H. R., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., e col. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 6669-6672.
- Dyck, P. A., & MacArthur, R. A. (1993). Seasonal Variation in the Microclimate and Gas Composition of Beaver Lodges in a Boreal Environment. *Journal of Mammalogy*, 74(1), 180-188.
- Dorf, E. (1959). *Climatic Changes Of The Past And Present*. Museum of Paleontology University of Michigan 13(8): 181-210.
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993-1009.
- Hertz, P.E. (1992). Temperature regulation in Puerto Rican *Anolis* lizards: a field test using null hypotheses. *Ecology* (73) 1405-1417.
- Hertz, P. E., Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1993). Evaluating Temperature Regulation By Field-Active Ectotherms: The Fallacy Of The Inappropriate Question. *The American Naturalist*, 142(5), 796-818.
- Huey, R.B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In *Biology of the Reptilia* 12: 25-91. London, UK: Academic Press
- Huey, R. B., & Kingsolver, J. G. (1993). Evolution of resistance to high-temperature in ectotherms. *American Naturalist*, 142, S21-S46.
- Huey, R. B., C. A. Deutsch, e col. (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proc. Royal Society B*. 276: 1939-1948.
- Imbrie, J. and J. Z. Imbrie (1980). Modeling the Climatic Response to Orbital Variations. *Science* 207(29): 943-953.
- Inger, R.F. (1959). Temperature responses and ecological relations of two Bornean lizards. *Ecology* 40, 127-136
- Johansen, K., Abe, A. S., & Weber, R. E. (1980). Respiratory properties of whole blood and hemoglobin from the burrowing reptile, *Amphisbaena alba*. *Journal of Experimental Biology*, 214(1), 71-77.
- Kamel, S., & Gatten, R. E. (1983). Erobic and anaerobic activity metabolism of limbless and fossorial reptiles. *Physiological Zoology*, 56(3), 419-429.

- Kearney, M. & Porter (2004). Mapping the fundamental niche: Physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* 85, 3119-3131.
- Kearney, M., Shine, R., & Porter, W. P. (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer 'cold-blooded' animals against climate warming. USA. *Proc. Natl Acad. Sci.*
- Kennerly, T. E. (1964). Microenvironmental conditions of the pocket gopher burrow. *Texas J. Sci.*, 16, 395-441.
- Kinlaw, A. (1999). A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *J. Arid Envir.*, 41, 127-145.
- López, P., Salvador, A., & Martín, J. (1998). Soil temperatures, rock selection, and the thermal ecology of the amphisbaenian reptile *Blanuscinerus*. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 673-679.
- López, P., Civantos, E., & Martín, J. (2002). Body temperature regulation in the amphisbaena *Trogonophiswiegmanni*. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 42-47.
- Measey, G. J., & Barot, S. (2005). Evidence of seasonal migration in a tropical subterranean vertebrate. *Journal of Zoology*, 269, 27-37.
- Muller, R. A. and G. J. MacDonald (1997). Glacial Cycles and Astronomical Forcing. *Science* 277(215-218).
- Navas, C. A., Antoniazzi, M. M., Carvalho, J. E., Chaui-berlink, J. G., James, R. S., Jared, C., e col. (2004). Morphological and physiological specialization for digging in amphisbaenians, an ancient lineage of fossorial vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 207(14), 2433-2441.
- Noiroit, C. H. (1970). The nests of termites. In K. K. F. M. Weesner (Ed.), *Biology of Termites* (pp. 76-123). New York: Academic Press.
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., Fernandez-Mankarréz, J. F., e col. (2010). Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science*, 330, 1496-1501.
- Prange, H. D., & Ackerman, R. A. (1974). Oxygen consumption and mechanisms of gas exchange of the green turtle (*Chelonianiydas*) eggs and hatchlings. *Copeia*, 1974, 758-763.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, R. K., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., & Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57-60.
- Ruddiman, W. F. (1997). *Tectonic Uplift and Climate Change*. New York: Plenum.
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Heulin, B., Avila, L. J., Morando, M., & Sites, J. W. (2010). Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, 328(5980), 894-899.
- Smith, J. L. & Rust, M. K. (1994). Temperature preferences of the western subterranean termite, *ReticulitermesperusBanks*. *Journal of arid environment* 28(4), 313-323.
- Tewksbury, J. J., Huey, R. B., & Deutsch, C. A. (2008). Putting the Heat on Tropical Animals. *Science*, 320, 1296-1297.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., e col. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145-148.
- Thuiller, W., Albert, C. H., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, G., e col. (2008). Predicting global change impacts on plant species distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9, 137-152.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Castilla, A. M. & Verheyen, R. F. (1992). Comparative thermal ecology of the sympatric lizards *Podarcistiliguerta* and *Podarciscicula*. *ActaOecologica* 11(4), 503-512.
- Van Wambeke, A. (1992). *Soil of the Tropics - Properties and Appraisal*. New York: McGraw-Hill.
- Zachos, J., M. Pagani, e col. (2001). Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65Ma to Present. *Science* 292, 686-693.
- Walsberg, G. E. (2000). Small Mammals in Hot Deserts: Some Generalizations Revisited. *BioScience* 50(2), 109-120.
- Wang, T. & Abe, A. S. (1994). Oxygen uptake in snakes: is there a reduction in fossorial species? *Comparative Biochemistry and Physiology*, 107(3), 483-485.
- Williams, D. D., & Rausch, R. L. (1973). Seasonal carbon dioxide concentrations in the dens of hibernating mammals (Sciuridae). *Biochem. Physiol.*, 44 1227-1235.
- Withers, P. C. (1978). Models of diffusion-mediated gas exchange in animal burrows. *American Naturalist*, 112, 1101-1112.
- Withers, P. C. (1981). Physiological Correlates of Limblessness and Fossoriality in Scincid Lizards. *Copeia*, 1, 197-204.

Tolerância e sensibilidade térmica em anfíbios

Thermal tolerance and sensitivity in amphibians

Marco Katzenberger^{1,*}, Miguel Tejedo¹, Helder Duarte¹, Federico Marangoni², Juan Francisco Beltrán³

¹Departamento de Ecología Evolutiva, Estación Biológica de Doñana, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (EBD-CSIC)

²Laboratorio de Genética Evolutiva, FCEQyN-UNaM e Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

³Departamento de Fisiología y Zoología, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla

Resumo. Atualmente vivemos um cenário de alterações climáticas em que se prevê o aumento da temperatura média e da ocorrência de picos de temperatura extrema, entre outros. Sabendo que os anfíbios correspondem a uma parte importante da biodiversidade mundial e que estes possuem um número de características fisiológicas, ecológicas e de história de vida que os tornam bastante susceptíveis a mudanças no ambiente, é fundamental conseguir identificar as espécies/comunidades mais vulneráveis ao aquecimento global. Assim, o estudo da tolerância e da sensibilidade térmica das espécies, e em particular dos anfíbios, é muito importante quando se pretende prever o impacto que o aumento das temperaturas poderá ter na fauna e flora do planeta.

Palavras-chave. Alterações climáticas, diminuição dos anfíbios, temperatura, tolerância térmica, sensibilidade térmica.

Abstract. We are currently living in a scenario of climate change in which the rise of the average environmental temperatures and the increase of events of extreme temperature peaks is forecasted, among others. The study of the thermal tolerance and sensitivity is very important, particularly in amphibians, when forecasting the impact of rising temperatures on both the fauna and flora of the world. Knowing that amphibians are an essential part of the world's terrestrial and aquatic biodiversity, and that they possess a series of ecophysiological characteristics and life history traits, which makes them very susceptible to environmental changes, it is essential to identify the species/communities that are more vulnerable to global warming.

Keywords. Climate change, amphibian decline, temperature, thermal tolerance, thermal sensitivity.

As alterações climáticas estão presentes no planeta Terra desde o seu princípio, sob a forma de períodos de aquecimento e arrefecimento da atmosfera terrestre (ver Zachos e col., 2001). A variação nas características climáticas do planeta, em conjunto com outros fatores, foi responsável por extinções em massa e resultou no que é a distribuição atual das espécies e biomas. Um dos exemplos mais famosos e melhor conhecidos de alterações climáticas são, provavelmente, as glaciações (Idade do Gelo) do Quaternário.

Em certos momentos da história, a Terra sofreu um aquecimento semelhante ao de agora. Durante o período Eemiano, o terceiro período interglaciário no Norte da Europa (entre 130.000 e 114.000 anos atrás), a temperatura média chegou a ser 3°C a 5°C mais alta do que a atual (Kaspar e col., 2005) e é o período mais recente em que a temperatura na Terra foi semelhante às que se prevêem para os próximos 100 anos. Nesse período, espécies de

mamíferos como o hipopótamo comum (*Hippopotamus amphibius*, Linnaeus, 1758), uma espécie cuja distribuição atual engloba apenas regiões tropicais, chegaram a habitar o Noroeste e Centro da Europa (van Kolfschoten, 2000).

Durante o século XX, a temperatura média do planeta subiu 0,6°C. Os modelos físicos e matemáticos estimam que no século XXI o aumento da temperatura será cinco vezes superior, representando um aumento de 3°C (IPCC, 2007a). Novas avaliações sugerem que para ocorrerem impactos ambientais severos são necessários aumentos menores de temperatura do que antes se pensava (Smith e col., 2009). Isto significa que não será necessário cumprir-se na totalidade as previsões de aumento de temperatura feitas pelo IPCC para que as espécies sejam drasticamente afetadas. Considerando que o aumento da temperatura durante o último século já provocou mudanças fenológicas e alteração da distribuição geográfica

Contato do autor:

katzenberger@ebd.csic.es

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun12

em muitas espécies (ver Walther e col., 2002; Parmesan e Yohe, 2003; Genner e col., 2004; Nussey e col., 2005; Pearce-Higgins, 2005; Møller e col., 2006; Parmesan, 2006; Pörtner e Knust, 2007; Lenoir e col., 2008; le Roux e McGeoch, 2008; Chen e col., 2009; Steltzer e Post, 2009), as consequências biológicas do aquecimento global poderão ser extraordinárias.

Prever o que irá ocorrer é, portanto, um dos grandes desafios do momento e vem sendo alvo de muita atenção por parte da comunidade científica. Modelos estão constantemente sendo desenvolvidos com o intuito de responder a este desafio, recorrendo à informação sobre as espécies atuais e analisando acontecimentos passados (p.e. Costa e col., 2012; Cassemiro e col., 2012). No entanto, ainda existe uma grande diferença entre um modelo bioclimático e a situação real, isto é, o que os modelos atuais descrevem não correspondem exatamente ao que acontece na natureza.

Os modelos bioclimáticos atuais apresentam várias limitações que se devem considerar quando são interpretados, uma vez que ignoram: a presença/ausência de barreiras geográficas; a importância das características comportamentais de cada espécie; e os fatores bióticos que afetam a distribuição. Por outro lado, o fato de se basearem quase sempre na distribuição atual de uma espécie poderá significar que nem todas as condições climáticas em que essa espécie possa existir sejam abrangidas pelo modelo. As inferências correlativas dos modelos assumem que as condições ambientais observadas na distribuição geográfica de uma espécie (nicho realizado) são equivalentes às observadas no nicho fundamental da espécie (tolerância fisiológica) (ver Pearson e Dawson, 2003). Assim, alterações induzidas pelo clima nestas associações correlativas poderão resultar na introdução de erro adicional nas projeções destes modelos bioclimáticos.

Por exemplo, muitos modelos sobreestimam o que seria habitat ideal para uma determinada espécie, identificando como regiões adequadas áreas que nunca fizeram parte da distribuição histórica da espécie ou que, devido à sua distribuição atual, dificilmente poderiam ser reocupadas. Esta situação deve-se, por um lado, à dificuldade de definir todos os parâmetros que determinam a distribuição de uma espécie e, por outro, à falta de informação sobre a sua fisiologia, plasticidade fenotípica e capacidade de adaptação evolutiva. No entanto, apesar das suas limitações, a modelação tem contribuído de forma importante no objetivo de prever o impacto das alterações climáticas e é uma ferramenta com potencial para ser melhorada.

Para tentar prever cenários futuros, é necessário definir com maior exatidão as condições atuais que determinam a distribuição das espécies e entender melhor o seu passado. É, também, muito importante saber a proximidade dos organismos ao seu limite de tolerância, na natureza, e determinar a capacidade de os organismos ajustarem ou aclimatizarem a sua sensibilidade térmica (Stillman, 2003; Gilman e col., 2006), seja por plasticidade fenotípica ou adaptação evolutiva. Com base nestes fatores, espera-se que os organismos com maior risco de extinção devido às rápidas mudanças climáticas serão aqueles com baixa

tolerância ao aquecimento, capacidade de aclimatização limitada e fraca capacidade de dispersão, que lhes permitiriam evitar possíveis condições adversas.

Vulnerabilidade dos animais ectotérmicos

A maior parte da biodiversidade terrestre é constituída por animais ectotérmicos e estes são particularmente vulneráveis ao aquecimento global, uma vez que as suas funções fisiológicas básicas, desenvolvimento e comportamento são bastante afetados pela temperatura (p.e. Brandt, 2012; ver também Camacho, 2012). A maioria dos processos fisiológicos nestes organismos varia rapidamente conforme a temperatura corporal, definindo curvas de desempenho térmico (TPCs) (Huey e Stevenson, 1979). Esta curva de sensibilidade térmica sobe gradualmente desde um mínimo crítico (CT_{min}), atinge uma temperatura ótima (T_{opt}) e desce rapidamente até um máximo crítico (CT_{max}). Os limites térmicos críticos definem a amplitude de tolerância térmica de um organismo. Temperaturas acima ou abaixo destes limites (superior e inferior respectivamente) têm como consequência funções fisiológicas deficientes (Hillman e col., 2009) ou mesmo a morte (ver figura 1).

É geralmente aceite que os impactos do aquecimento global na biodiversidade dependem de fatores geográficos. Prevê-se que esses impactos sejam menores nos trópicos relativamente às regiões temperadas (Root e col., 2003; Parmesan, 2007), pois é esperado um aumento menor da temperatura nos trópicos do que nas latitudes mais elevadas (IPCC, 2007a). Contudo, esta previsão baseada na variação da temperatura absoluta pode ser enganadora, devido a vários fatores relacionados com o comportamento, fisiologia e ecologia dos organismos.

Primeiro, existem indicações de que o intervalo de tolerância térmica em diferentes grupos de ectotérmicos está relacionado com a magnitude da variação de temperatura que estes experimentam (Janzen, 1967; Addo-Bediako e col., 2000; Ghalambor e col., 2006), aumentando com a latitude. A maioria das evidências sugere que as espécies da zona temperada devem possuir tolerâncias térmicas relativamente mais amplas (por exemplo, a diferença entre CT_{max} e CT_{min}) que as espécies tropicais, principalmente por serem muito mais tolerantes ao frio. Algumas compilações sobre temperatura corporal são consistentes com a previsão de que a sua variabilidade é reduzida nos trópicos e que aumenta com a latitude, nomeadamente em salamandras (Feder e Lynch, 1982) e lagartos (van Berkum, 1988).

Segundo, o aquecimento ambiental deverá ter um impacto mais negativo em animais que sejam especializados no que diz respeito à temperatura (Ghalambor e col., 2006), sobretudo se são especializados em temperaturas baixas, e/ou tenham uma fraca capacidade de aclimatização (Stillman, 2003). Os ectotérmicos tropicais de zonas de baixa altitude aparentam ser termo-especialistas, com capacidade de aclimatização mais baixa que os de latitudes elevadas (van Berkum, 1988; Addo-Bediako e col., 2000; Hoffmann e col., 2003; Gilman e col., 2006; Ghalambor e col., 2006; Deutsch e col., 2008).

Terceiro, pode-se esperar que as espécies tropicais,

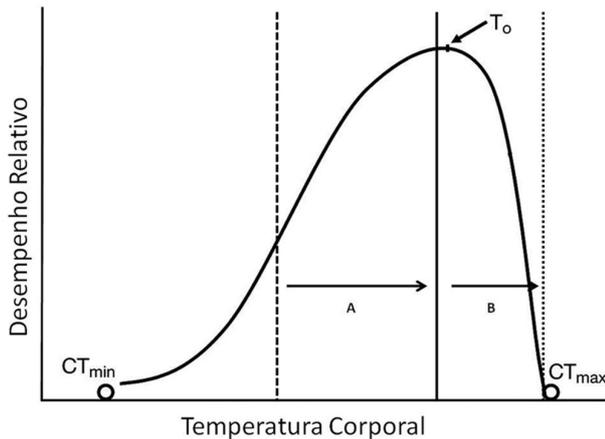


Figura 1. Curva de sensibilidade térmica. As três linhas verticais representam temperaturas médias ambientais. Espécies cuja temperatura de habitat sofra a transição B encontram-se ameaçadas pelo aquecimento global. Espécies com a transição A poderão inclusive beneficiar com o aquecimento global, uma vez que se aproximam da sua temperatura ótima. (Modificado de Huey e Kingsolver, 1989).

estando expostas a temperaturas mais elevadas ao longo do ano, tenham uma tolerância maior ao calor. Contudo, parece que o CT_{max} varia muito pouco com a latitude em ectotérmicos terrestres (Addo-Bediako e col., 2000; Ghalambor e col., 2006; Tewksbury e col., 2008). Uma vez que os ectotérmicos tropicais de zonas termicamente estáveis vivem em ambientes em que as suas temperaturas corporais se encontram perto ou mesmo acima das temperaturas ótimas de desempenho (Deutsch e col., 2008), qualquer pequeno aumento poderá ter consequências catastróficas. As espécies tropicais estarão, então, mais ameaçadas de extinção pelo aquecimento global que as de latitudes elevadas.

Porém, uma avaliação realista de um maior impacto nos trópicos terá de combinar informação sobre a tolerância específica dos organismos e a temperatura ambiental a que estão expostos. Recentemente, Deutsch e col. (2008) forneceram a primeira avaliação quantitativa desta previsão ao empregar um “framework” fisiológico em que integraram curvas de fitness, refletindo a tolerância térmica de insetos terrestres de todo o mundo, com a distribuição geográfica projetada das alterações climáticas para o próximo século. Para avaliar variações latitudinais do aquecimento global nos ectotérmicos, definiram duas operativas métricas baseadas no fato de que as funções fisiológicas básicas, tais como a locomoção, o crescimento, o desenvolvimento e a reprodução, dependem bastante da temperatura ambiental:

1- A tolerância de um organismo ao aquecimento ($WT = CT_{max} - T_{hab}$), será a diferença entre a temperatura crítica máxima e a temperatura ambiental atual do organismo. Esta métrica está relacionada com o aquecimento médio que um ectotérmico consegue suportar antes que a temperatura atinja o seu limite máximo de tolerância. A previsão será que as espécies tropicais terão um WT mais baixo que as espécies temperadas ou de altas latitudes.

2- A margem de segurança térmica ($TSM = T_{opt} -$

T_{hab}), será a diferença entre o ótimo térmico de uma espécie e a temperatura ambiental atual do organismo. A previsão será que as espécies tropicais, por viverem em temperaturas ambientais próximas do seu ótimo, terão um TSM mais estreito, pelo que qualquer aumento de temperatura poderá causar um decréscimo do desempenho. Espécies temperadas ou de latitudes altas estão geralmente expostas a temperaturas mais frias que o seu ótimo e o aquecimento global poderá aumentar o seu fitness e a taxa de crescimento populacional se esse aumento aproximar a temperatura ambiental da temperatura ótima. Caso o aumento de temperatura seja excessivo, isto é, se a temperatura ambiental chegar a superar a temperatura ótima, então as espécies temperadas ou de latitudes altas sofrerão a mesma situação do que se prevê para as espécies tropicais.

A T_{hab} mencionada em ambas as equações pode ser representada tanto por temperatura máxima (T_{max}) ou temperatura média ambiental (Chown e col., 2010), porém habitualmente usa-se para cálculo de WT a temperatura máxima (Somero, 2005; Duarte e col., 2012) e para TSM a temperatura média (Katzenberger e col., dados não publicados).

Os resultados do trabalho de Deutsch e col. (2008) parecem demonstrar que os insetos e vertebrados ectotérmicos (répteis e anfíbios) tropicais possuem margens de segurança térmica (TSM) mais estreitas que as espécies de regiões temperadas.

Tolerância e sensibilidade térmicas em anfíbios

No estudo do impacto das alterações climáticas, os anfíbios começam a ser alvo de um maior interesse e preocupação. É considerado o grupo de vertebrados mais ameaçado, uma vez que cerca de 41% de todas as espécies que o constituem estão em perigo de extinção (Hoffmann e col., 2010). Este valor poderá subir para dois terços caso se verifique que as espécies para as quais ainda não existe informação suficiente também se encontram ameaçadas (Hoffmann e col., 2010).

Os anfíbios possuem um número de características fisiológicas, ecológicas e de história de vida que os tornam bastante susceptíveis a mudanças no ambiente. A sua ectotermia, pele permeável e complexo ciclo de vida (com metamorfose) são presumíveis adaptações à ocupação sequencial das zonas úmidas temporárias e do meio terrestre (Wells, 2007). No entanto, também têm como consequência uma importante dependência da sua atividade e sobrevivência em relação aos fatores ambientais. Esta dependência do clima explica o padrão geográfico de variação na riqueza específica de anfíbios, sendo esta maior nos trópicos (mais de 80% das espécies atuais (Duellman, 1999; Wells, 2007; Stuart e col., 2008) do que nas regiões temperadas. Na parte centro-sul do continente americano concentra-se a maior diversidade de anfíbios mundial, com 2916 espécies reconhecidas (49% do total mundial) (IUCN, 2006; IPCC, 2007b).

Além da pressão direta exercida pelas atividades antrópicas (por exemplo, degradação e destruição de habitat e poluição) nas populações de anfíbios, têm sido identi-

ficados outros fatores indiretos associados ou ajudados pelo aquecimento global, tais como mudanças no teor de umidade dos ambientes terrestres (Pounds e col., 2006) ou diminuição da duração do charco (hidroperíodo) (McMennamin e col., 2008).

Nos últimos 30 anos, na região tropical, tem-se verificado o declive e desaparecimento de populações de anfíbios, inclusive em zonas remotas e/ou protegidas da intervenção direta do Homem (Pounds e col., 2006; Rovito e col., 2009). Estes declives parecem estar associados a doenças emergentes, tendo já sido descritos muitos casos cujo responsável se pensa ser o fungo patogénico *Batrachochytrium dendrobatidis* (Stuart e col., 2008). Apesar de ser pouco claro até que ponto o aquecimento global desencadeou estes surtos devastadores de quitridiomiose (Rohr e col., 2008), existem bastantes indícios de que as doenças epidêmicas podem ser influenciadas por alterações térmicas no ambiente (Pounds e col., 2006; Raffel e col., 2006).

Contudo, o efeito do aumento da temperatura máxima tem sido geralmente negligenciado como causa direta do declínio dos anfíbios (Collins e Crump, 2009), provavelmente porque, até agora, não foram encontradas evidências, em anfíbios, de episódios mortais devido ao aumento agudo da temperatura (Carey e Alexander, 2003).

Em alguns charcos tropicais e subtropicais da América do Sul e Austrália, quando o verão coincide com a estação úmida, os girinos estão expostos a temperaturas que podem ultrapassar os 40°C (Watson e col., 1995; Duarte e col., 2011; C. Navas, comunicação pessoal). Durante um período de temperaturas altas, é comum as charcas secarem na totalidade ou aquecerem de tal modo que os girinos, mesmo termorregulando comportamentalmente, não conseguem escapar (Wells, 2007).

Esta situação poderá vir a ser mais comum se tivermos em conta cenários futuros de aquecimento global, nos quais se prevê um aumento na temperatura média global conjuntamente com o aumento da frequência de picos quentes extremos, tais como ondas de calor (Diffenbaugh e Ashfaq, 2010), e, em alguns casos, uma redução do hidroperíodo (IPCC, 2007b).

Tendo em conta estas situações associadas a efeitos diretos do aumento da temperatura ou outras manifestações das alterações climáticas, existe um risco elevado de uma nova extinção em massa a médio/longo prazo, nomeadamente no que diz respeito aos anfíbios. Prever as consequências do aquecimento global e os seus efeitos a longo prazo nas populações de anfíbios requer ampliar o conhecimento sobre, por exemplo, os limites de tolerância permitidos pela plasticidade fenotípica e potencial das espécies de ultrapassar esses limites através de variação genética, uma vez que a literatura atual existente ainda não consegue resolver satisfatoriamente esta questão.

O estudo da fisiologia térmica em anfíbios, apesar de ter algumas contribuições importantes nos anos 50-70 (Hutchison, 1961; Brattstrom, 1968), tem-se desenvolvido mais intensivamente nos últimos anos (Hutchison e Dupré, 1992; Rome e col., 1992; Ultsch e col., 1999; Wells, 2007; Hillman e col., 2009; Navas e col., 2008). O traba-

lho de Brattstrom (1968) inclui dados de CT_{max} para 53 espécies de anuros da América do Norte e Central, num gradiente latitudinal e altitudinal, e determinou que o CT_{max} variava a nível interespecífico e de população. Estes estudos centraram-se principalmente em anfíbios adultos e existe pouca informação disponível sobre a fase larvária.

Os girinos podem ser considerados como um organismo modelo para estudar tolerâncias térmicas, por várias razões. Primeiro, a fase de girino é um período de crescimento e desenvolvimento e todas as características analisadas são independentes da condição reprodutiva. Segundo, são animais aquáticos e as suas temperaturas corporais são iguais às do meio envolvente (Spotila e col., 1992). Terceiro, por viverem em água, não desidratam com o calor como nas fases terrestres. Porém, podem sofrer outros problemas associados ao aumento da temperatura, tais como a diminuição do oxigénio dissolvido na água (Pörtner e Knust, 2007) e um aumento no stress osmótico (Gomez-Mestre e Tejedo, 2004), que poderão influenciar a tolerância térmica (Re e col., 2006). Quarto, apesar de os girinos serem capazes de regular comportamentalmente a sua temperatura corporal, selecionando entre temperaturas existentes (Noland e Ultsch, 1981; Hutchison e Dupré, 1992), a extensão e características do seu meio envolvente limitam as suas possibilidades de termorregulação (Huey, 1974; Huey e Stevenson, 1979; Wu e Kam, 2005). Isto é particularmente importante para girinos que ocupam charcos pouco profundos e/ou com pouco volume de água que sofrem aquecimento intenso (especialmente os que recebem insolação direta), com gradientes térmicos diários acentuados e sem estratificação térmica.

Ultsch e col. (1999), Bury (2008) e Navas e col. (2010) determinaram que o CT_{max} em larvas de anfíbios pode encontrar-se entre 27°C e 42°C, porém a maioria possui um CT_{max} entre 38°C e 42°C, e que este pode variar adaptativamente entre populações (Wu e Kam, 2005, C. Navas e col. dados não publicados). Esta diferenciação poderá ser a resposta a habitats térmicos variáveis, através da evolução de adaptações genéticas locais na tolerância térmica. Existem alguns estudos que demonstram esta variação interespecífica em populações de vertebrados (Hutchison, 1961; Brattstrom, 1968; Brattstrom, 1970; Garland e Adolph, 1991; Gvoždík e Castilla, 2001). Contudo, poucos trabalhos distinguem entre diferenças fisiológicas induzidas geneticamente ou por aclimatização (Garland e Adolph, 1991). Por exemplo, a ontogenia pode afetar o CT_{max} , diminuindo-o 3-4°C quando uma larva está perto do climax metamórfico (Floyd, 1983), enquanto que a aclimatização pode aumentá-lo até 4°C (Brattstrom, 1968; Navas e col., 2008). Também pode exibir um sinal filogenético, sendo que se encontram diferenças tanto em adultos (Navas e col., 2008) como em girinos (H. Duarte e J. P. do Amaral, dados não publicados). Se o CT_{max} depende ou não da latitude, é ainda algo bastante debatido na comunidade científica. Análises em insetos revelaram não existir esse efeito (Addo-Bediako e col., 2000). Em anfíbios, as análises aos dados de Brattstrom (1968) são inconclusivas: Snyder e Weathers (1975) descobriram um declínio significativo no CT_{max} com o aumento da latitude enquanto que

Ghalambor e col. (2006) demonstraram que essa tendência não era significativa.

O trabalho recente de Duarte e col. (2011), comparando larvas de anfíbios de duas comunidades subtropicais termicamente distintas (a comunidade “quente” do Gran Chaco e a comunidade “fria” da Mata Atlântica, Norte da Argentina) e de uma comunidade temperada européia, revelou que o CT_{max} está positivamente correlacionado com a temperatura máxima ambiental e que as espécies subtropicais da comunidade “quente” possuem um CT_{max} mais elevado. Porém, as espécies desta comunidade possuem menor tolerância térmica ($WT = CT_{max} - T_{max}$) precisamente por já viverem a temperaturas ambientais muito altas e poderão ser susceptíveis a eventos de mortalidade massiva se a temperatura ambiental superar o CT_{max} . Por outro lado, tanto as espécies da comunidade subtropical “fria” como da comunidade temperada possuem maior tolerância térmica, a primeira por se encontrar protegida pelo dossel florestal e a segunda pelo fato de as temperaturas ambientais serem mais baixas, o que lhes poderá conferir certa segurança contra o aquecimento global.

O estudo da sensibilidade térmica e da temperatura ótima em desempenho locomotor tem sido bastante desenvolvido em ectotérmicos (Rome e col., 1992; Tejedo e col., 2000; Gomes e col., 2002). A velocidade máxima de sprint é um indicador ecologicamente relevante da capacidade de desempenho do organismo e, uma vez que se pode correlacionar com o fitness, tem sido usado como uma boa aproximação para estimar as temperaturas ótimas em ectotérmicos (Jayne e Bennett, 1990; Le Galliard e col., 2004). Têm surgido algumas hipóteses para explicar a evolução da sensibilidade térmica, através da construção de curvas de desempenho. A hipótese “Quente é melhor” (ou “constrangimento termodinâmico”) prevê que o desempenho máximo de um organismo com temperatura ótima mais alta será maior que a de um que tenha temperatura ótima baixa (Huey e Kingsolver, 1989). A hipótese “Jack-de-todas-as-temperaturas é um mestre de nenhuma” (Huey e Hertz, 1984) assume um compromisso entre o desempenho máximo e a amplitude da curva de desempenho (Huey e Slatkin, 1976). Até ao momento, estas hipóteses foram pouco testadas.

Por outro lado, apesar de existirem alguns trabalhos sobre este tema (ver Gvoždík e van Damme, 2008), ainda nem se sabe ao certo quais as proporções de espécies generalistas e especialistas, no que diz respeito à temperatura, quer nas comunidades tropicais quer nas temperadas. Do mesmo modo, e apesar de algumas publicações recentes (Wilson, 2005), existe pouca informação sobre a possível variação geográfica na sensibilidade e tolerâncias térmicas nas diferentes fases do desenvolvimento anfíbio (Alvarez e Nieceza, 2002).

O crescimento e o desenvolvimento larvário nos anfíbios são bastante dependentes da temperatura (Smith-Gill and Berven, 1979; Tejedo e col., 2010). O tamanho e o tempo até se atingir a metamorfose são considerados como caracteres relacionados com o fitness e ambos sofrem forte pressão seletiva. O tamanho na metamorfose determina uma sobrevivência diferencial na fase terrestre

(quanto maior o tamanho, maior a possibilidade de sobreviver, ver Reques e Tejedo, 1997).

Recentemente, o estudo de Katzenberger e col. (dados não publicados) sobre a sensibilidade térmica no desempenho locomotor em larvas de anfíbios, com quatro comunidades (duas subtropicais e duas temperadas), encontrou resultados semelhantes aos de Duarte e col. (2012), realçando que a comunidade subtropical “quente” do Gran Chaco, além de ter menor tolerância térmica, tem também margens de segurança térmica menores ($TSM = T_{opt} - T_{hab}$). Também confirmou que o CT_{max} e a temperatura ótima (T_{opt}) estão correlacionados (ver Huey e Kingsolver, 1993 e Huey e col., 2009).

Para além da temperatura

As alterações climáticas, como o próprio termo indica, são mais do que apenas o aumento das temperaturas, também implicam mudanças profundas na precipitação. São esperadas reduções da quantidade de precipitação em grandes áreas como a América Central, a bacia do Mediterrâneo, Centro e Sul de África e Austrália (IPCC, 2007a, b).

O aumento das temperaturas, e o correspondente aumento na evapotranspiração, deverá ser acompanhado pela redução da ocorrência de chuvas, resultando em hidroperíodos mais curtos. Portanto, a menor quantidade de água disponível resultará numa menor duração dos charcos e, com isso, espécies com período larvário longo ou baixa plasticidade no desenvolvimento terão de mudar os seus habitats de reprodução para charcos mais permanentes (ver Newman, 1992; Wells, 2007).

Assim sendo, é muito importante associar informação sobre caracteres que dependem ou poderão depender da duração do habitat (p.e. crescimento e desenvolvimento dos girinos) a estudos sobre o efeito da temperatura, sobretudo no momento de avaliar o impacto das previstas alterações climáticas nas espécies de anfíbios. Em alguns casos, o principal problema poderá não ser qual a temperatura que certas espécies conseguem tolerar, mas sim o quão rapidamente conseguem crescer e metamorfosear para sair da água antes que o charco se seque na totalidade.

Esta seria uma situação provável para espécies que atualmente se reproduzem em habitats temporários ou efêmeros, como é o caso dos anfíbios do Chaco Seco (Argentina e Paraguai) e de outras regiões de floresta aberta com estação seca, como o Cerrado e a Caatinga (Brasil). Estas espécies, que se reproduzem geralmente em habitats efêmeros (que atingem temperaturas elevadas) já possuem taxas de desenvolvimento e crescimento bastante altas. Numa perspectiva de subida de temperatura e de redução na duração do hidroperíodo, qual é o seu limite fisiológico para o desenvolvimento e crescimento? Por outras palavras, qual é o tempo mínimo de permanência no charco necessário para que estas espécies atinjam a metamorfose e sobrevivam? São necessários mais estudos sobre a plasticidade nas taxas de crescimento e desenvolvimento induzida tanto pela temperatura como pelo hidroperíodo (ver Kaplan e Phillips, 2006).

No caso em que as espécies sejam capazes de mudar

os seus hábitos reprodutivos, seja por mudar a época de reprodução ou por mudar de charcos temporários e efêmeros para charcos permanentes, poderão surgir outros problemas. A sobreposição dos períodos de reprodução das várias espécies pode aumentar a densidade de girinos nos charcos, resultando numa maior competição por recursos e no aumento da pressão de predação (existe mais predadores em charcos permanentes, ver Wellborn e col., 1996). Por outro lado, os valores da tolerância a altas temperaturas e CT_{max} são mais elevados em alguns predadores do que nos girinos, o que poderá alterar as relações predador-presa num cenário de aquecimento global (Duarte e col., dados não publicados).

Os organismos possuem um conjunto de sistemas que mantêm o funcionamento, restringem o dano ou diminuem o metabolismo em condições extremas (Chown e col., 2010), como, por exemplo, o aumento da produção de proteínas de choque térmico (Feder e Hoffman, 1999; Sørensen e col., 2003) ou mecanismos de manutenção do balanço hídrico (ver Titon e Gomes 2012). De mesmo modo, em girinos, por exemplo, o potencial de aclimação pode determinar um aumento nos valores da tolerância, reduzindo o risco e vulnerabilidade ao aquecimento global (Duarte e col., dados não publicados). É muito importante entender como estes sistemas variam no espaço e no tempo, para assegurar a sobrevivência e reprodução das espécies e qual o seu papel na resposta às alterações climáticas, sobretudo considerando também as condições ambientais (microclima) em que as espécies vivem (ver Clozel e Kohlsdorf, 2012; Duarte e col., 2013; Katzenberger e col., dados não publicados).

A taxa de aquecimento prevista, e outros fatores, poderão ser demasiados para que algumas espécies consigam evoluir e adaptar-se. Se tanto a plasticidade de caracteres importantes (por exemplo, o CT_{max} , a temperatura ótima, as taxas de desenvolvimento e crescimento) como a alteração da fenologia as espécies forem incapazes de amortecer o impacto das alterações climáticas, as espécies poderão enfrentar a extinção durante o próximo século.

Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer, em primeiro lugar, a todos os que contribuíram direta ou indiretamente para este trabalho. Agradecemos às entidades financiadoras, a Agencia Española de Cooperación Internacional para el Desarrollo (AECID - A/016892/08 e A/023032/09) e o Ministerio de Ciencia y Innovación, Gobierno de España (MICINN - CGL2009-12767-C02-02 e CGL2008-04814-C02-02), por tornarem possível o projeto em que se insere este trabalho. Por último, um agradecimento especial ao revisor, Braz Titon Junior, e ao editor, Carlos A. Navas, pelos comentários valiosos para a finalização deste trabalho.

Contribuição dos autores

Concepção e delineamento do manuscrito: Marco Katzenberger, Miguel Tejedo, Helder Duarte, Federico Marangoni, Juan Francisco Beltrán. Redação do artigo: Marco Katzenberger.

Referências

- Addo-Bediako, A. S., Chown, S. L. e Gaston, K. J. (2000). Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267, 739–745.
- Alvarez, D. e Nieceza, A. (2002). Effects of induced variation in anuran larval development on postmetamorphic energy reserves and locomotion. *Oecologia* 131, 186–195.
- Brandt, R. (2012). Mudanças climáticas e os lagartos brasileiros sob a perspectiva da história de vida. *Revista da Biologia* 8, 15–18.
- Brattstrom, B. H. (1968). Thermal acclimation in anuran amphibians as a function of latitude and altitude. *Comparative Biochemistry and Physiology* 24, 93–111.
- Brattstrom, B. H. (1970). Thermal acclimation in Australian amphibians. *Comparative Biochemistry and Physiology* 35, 69–103.
- Bury, R. B. (2008). Low thermal tolerances of stream amphibians in the Pacific Northwest: Implications for riparian and forest management. *Applied Herpetology* 5, 63–74.
- Camacho, A. (2012). Respostas dos ectotermos à variação microclimática. *Revista da Biologia* 8, 5–14.
- Carey, C. e Alexander, M. A. (2003) Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions* 9, 111–121.
- 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.
- Chen, I. C., Shiu, H., Benedick, S., Holloway, J. D., Cheye, V. K., Barlow, H. S., Hilla, J. K. e Thomas, C. D. (2009). Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 1479–1483.
- Chown, S. L., Hoffmann, A. A., Kristensen, T. N., Angilletta Jr., M. J., Stenseth, N. C. e Pertoldi, C. (2010). Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Climate Research* 43, 3–15.
- Clozel, M. B. e Kohlsdorf, T. (2012). Mudanças climáticas e fossorialidade: implicações para a herpetofauna subterranean. *Revista da Biologia* 8, 19–24.
- Collins, J. P. e Crump, M. L. (2009). *Extinction in Our Times: Global Amphibian Decline*. Oxford University Press.
- Costa, T. R. N., Carnaval, A. C. O. Q. e Toledo, L. F. (2012). Mudanças climáticas e seus impactos sobre os anfíbios brasileiros. *Revista da Biologia* 8, 33–37.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C. e Martin, P. R. (2008). Impact of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 6668–6672.
- Diffenbaugh, N. S. e Ashfaq, M. (2010). Intensification of hot extremes in the United States. *Geophysical Research Letters* 37, L15701.
- Duarte, H., Tejedo, M., Katzenberger, M., Marangoni, F., Baldo, D., Beltrán, J. F., Martí, D., 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. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02518.x
- Duellman, W. E. (1999). *Patterns of distribution of amphibians. A global perspective*. Baltimore: John Hopkins University Press.
- Feder, M. E. e Hofmann, G. E. (1999). Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annual Review in Physiology* 61, 243–82.
- Feder, M. E. e Lynch, J. F. (1982). Effects of latitude, season, elevation,

- and microhabitat on field body temperatures of neotropical and temperate zone salamanders. *Ecology* 63, 1657–1664.
- Floyd, R. B. (1983). Ontogenetic change in the temperature tolerance of larval *Bufo marinus* (Anura:Bufonidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 75A, 267–271.
- Garland, T. e Adolph, S. C. (1991). Physiological differentiation of vertebrate populations. *Annual Review of Ecology and Systematic* 22, 193–228.
- Genner, M. J., Sims, D. W., Wearmouth, V. J., Southall, E. J., Southward, A. J., Henderson, P. A. e Hawkins, S. J. (2004). Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271, 655–661.
- Ghalambor, C., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J. e Wang, G. (2006). Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology* 46, 5–17.
- Gilman, S.E., Wetthey, D.S. e Helmuth, B. (2006). Variation in the sensitivity of organismal body temperature to climate change over local and geographic scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 9560–9565.
- Gomes, F. R., Bevier, C. e Navas, C. A. (2002). Environmental and physiological factors influence antipredator behavior in *Scinax hiemalis* (Anura: Hylidae). *Copeia* 4, 994–1005.
- Gomez-Mestre, I. e Tejedo, M. (2004). Contrasting patterns of quantitative and neutral genetic variation in locally adapted populations of the natterjack toad, *Bufo calamita*. *Evolution* 58, 2343–2352.
- Gvoždík, L. e Castilla, A. M. (2001). A comparative study of preferred body temperatures and critical thermal tolerance limits among populations of *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) along an altitudinal gradient. *Journal of Herpetology* 35, 486–492.
- Gvoždík L. e van Damme, R. (2008). The evolution of thermal performance curves in semi-aquatic newts: Thermal specialists on land and thermal generalists in water? *Journal of Thermal Biology* 33, 395–403.
- Hillman, S. S., Withers, P. C., Drewes, R. C. e Hillyard, S.D. (2009). *Ecological and environmental physiology of amphibians*. Oxford University Press, UK.
- Hoffmann, A. A., Hallas, R. J., Dean, J. A. e Schiffer, M. (2003). Low potential for climatic stress adaptation in a rainforest *Drosophila* species. *Science* 301, 100–102.
- Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A. e col. (2010). The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330, 1503–1509.
- Huey, R. B. (1974). Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated cost. *Science* 184, 1001–1003.
- Huey, R. B. e Hertz, P.E. (1984). Is a jack-of-all-temperatures a master of none? *Evolution* 38, 441–444.
- Huey, R. B. e Kingsolver, J. G. (1989). Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution* 4, 131–135.
- Huey, R. B. e Kingsolver, J. G. (1993). Evolution of resistance to high temperature in ectotherms. *The American Naturalist* 142, S21–S46.
- Huey, R. B. e Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51, 363–384.
- Huey, R. B. e Stevenson, R. D. (1979). Integrating physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist* 19, 357–366.
- Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Álvarez Pérez, H. J. e Garland, Jr, T. (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceeding of The Royal Society B Biological Sciences* 276, 1939–1948.
- Hutchison, V. H. (1961). Critical thermal maxima in salamanders. *Physiological Zoology* 34, 92–125.
- Hutchison, V. H. e Dupré, R. K. (1992). Thermoregulation. In: Ferder, M.E., Burggren, W.M. (Eds.), *Environmental Physiology of the Amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 206–249.
- IPCC (2007a). Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Working Group I Contribution to the Fourth Assessment.
- IPCC (2007b). *Climate Change 2007: Synthesis Report*. Cambridge: Cambridge University Press.
- IUCN (2006). *Global Amphibian Assessment*. Conservation International and NatureServe.
- Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics? *The American Naturalist* 101, 233–249.
- Jayne, B. C. e Bennett, A. F. (1990). Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution* 44, 1204–1229.
- Kaplan, R. H. e Phillips, P. C. (2006). Ecological and developmental context of natural selection: Maternal effects and thermally induced plasticity in the frog *Bombina orientalis*. *Evolution* 60, 142–156.
- Kaspar, F., Kühl, N., Cubasch, U. e Litt, T. (2005). A model-data comparison of European temperatures in the Eemian interglacial. *Geophysical Research Letters* 32, L11703.
- Le Galliard, J.-F., Clobert, J. e Ferrière, R. (2004). Physical performance and darwinian fitness in lizards. *Nature* 432, 502–505.
- le Roux, P. C. e McGeoch, M. A. (2008). Rapid range expansion and community reorganization in response to warming. *Global Change Biology* 14, 2950–2962.
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P. e Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320, 1768–1771.
- McMenamin, S. K., Hadly, E. A. e Wright, C. K. (2008). Climatic change and wetland desiccation cause amphibian decline in Yellowstone National Park. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 16988–16993.
- Møller, A. P., Flensted-Jensen, E. e Mardal, W. (2006). Rapidly advancing laying date in a seabird and the changing advantage of early reproduction. *Journal of Animal Ecology* 75, 657–665.
- Navas, C. A., Gomes, F. R. e Carvalho, J. E. (2008). Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 151, 344–362.
- Navas, C. A., Úbeda, C. A., Logares, R., Jara, F. G. (2010). Thermal tolerances in tadpoles of three species of Patagonian anurans. *South American Journal of Herpetology* 5, 89–96.
- Newman, R. A. (1992). Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *Bioscience* 42, 671–678.
- Noland, R. e Ultsch, G. R. (1981). The roles of temperature and dissolved oxygen in microhabitat selection by the tadpoles of a frog (*Rana pipiens*) and a toad (*Bufo terrestris*). *Copeia* 1981, 645–652.
- Nussey, D. H., Postma, E., Gienapp, P. e Visser, M. E. (2005). Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* 310, 304–306.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37, 637–669.
- Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology* 13, 1860–1872.

- Parmesan, C. e Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42.
- Pearce-Higgins, J. W., Yalden, D. W. e Whittingham, M. J. (2005). Warmer springs advance the breeding phenology of golden plovers *Pluvialis apricaria* and their prey (Tipulidae). *Oecologia* 143, 470–476.
- Pearson, R. G. e Dawson T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography* 12, 361–371.
- Pörtner, H. e Knust, R. (2007). Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science* 315, 95–97.
- Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., La Marca, E., Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S. R., Sánchez-Azofeifa, G. A., Still, C. J. e Young, B. E. (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439, 161–167.
- Raffel, T. R., Rohr, J. R., Kiesecker, J. M. e Hudson, P. J. (2006). Negative effects of changing temperature on amphibian immunity under field conditions. *Functional Ecology* 20, 819–828.
- Re, A. D., Diaz, F. e Valdez, G. (2006). Effect of salinity on the thermoregulatory behavior of juvenile blue shrimp *Litopenaeus stylirostris*. *Journal of Thermal Biology* 31, 506–513.
- Reques, R. e Tejedo M. (1997). Reaction norms for metamorphic traits in natterjack toads to larval density and pond duration. *Journal of Evolutionary Biology* 10, 829–851.
- Richter-Boix, A., Tejedo, M. e Rezende, E. L. (2011). Evolution and plasticity of anuran larval development in response to desiccation. A comparative analysis. *Ecology and Evolution* 1, 15–25.
- Rohr, J. R., Raffel, T. A., Romansic, J. M., McCallum, H. e Hudson, P. J. (2008). Evaluating the links between climate, disease spread, and amphibian declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 17436–17441.
- Rome, L. C., Stevens, E. D. e John-Alder, H. B. (1992). The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. In: Ferder, M. E., Burggren, W. M. (Eds.), *Environmental Physiology of the Amphibians*. Chicago: University Chicago Press.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C. e Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57–60.
- Rovito, S. M., Parra-Olea, G., Vásquez-Almazán, C. R., Papenfuss, T. H. e Wake, D. B. (2009). Dramatic declines in neotropical salamander populations are an important part of the global amphibian crisis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 3231–3236.
- Smith, J. B., Schneider, S. M., Oppenheimer, M., Yohe, G. W., Hare, W., Mastrandrea, M. D., Patwardhan, A., Burton, I., Corfee-Morlot, J., Magadza, C. H. D., Fussler, H.-M., Pittock, A. B., Rahman, A., Suarez, A. e van Ypersele, J.-P. (2009). Assessing dangerous climate change through an update of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) 'reasons' for concern. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 4133–4137.
- Smith-Gill, S. J. e Berven, K. A. (1979). Predicting amphibian metamorphosis. *The American Naturalist* 113, 563–585.
- Snyder, G. K. e Weathers, W. W. (1975). Temperature adaptations in amphibians. *The American Naturalist* 109, 93–101.
- Somero, G. N. (2005). Linking biogeography to physiology: evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits. *Frontiers in Zoology* 2, 1.
- Sørensen, J. G., Kristensen, T. N. e Loeschcke, V. (2003). The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecology Letters* 6, 1025–1037.
- Spotila, J. R., O'Connor, M. P. e Bakken, G. S. (1992). Biophysics of heat and mass transfer. In: Feder, M.E., Burggren, W.W. (Eds.), *Environmental Physiology of the Amphibians*. Chicago: University Chicago Press, pp. 59–80.
- Steltzer, H. e Post, E. (2009). Seasons and life cycles. *Science* 324, 886–887.
- Stillman, J.H. (2003). Acclimation capacity underlies susceptibility to climate change. *Science* 301, 65.
- 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.
- Tejedo, M., Marangoni, F., Pertoldi, C., Richter-Boix, A., Laurila, A., Orizaola, G., Nicieza, A. G., Álvarez, D. e Gomez-Mestre, I. (2010). Contrasting effects of environmental factors during larval stage on morphological plasticity in post-metamorphic frogs. *Climate Research* 43, 31–39.
- Tejedo, M., Semlitsch, R. D. e Hotz, H. (2000). Differential morphology and jumping performance of newly metamorphosed frogs of the hybridogenetic *Rana esculenta* complex. *Journal of Herpetology* 34, 201–210.
- Tewksbury, J. J., Huey, R. B. e Deutsch, C. A. (2008). Putting the heat on tropical animals. *Science* 320, 1296–1297.
- Titon, B. Jr. e Gomes, F. R. (2012). Balanço hídrico e a distribuição geográfica dos anfíbios. *Revista da Biologia* 8, 49–57.
- Ultsch, G. R., Bradford, D. F. e Freda, J. (1999). Physiology: coping with the environment. Pp. 189–214 in R.W. McDiarmid and R. Altig, eds. *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*. Chicago: University of Chicago Press.
- van Berkum, F. H. (1988). Latitudinal patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in lizards. *The American Naturalist* 132, 327–343.
- van Kolfschoten, T. (2000). The Eemian mammal fauna of central Europe. *Netherlands Journal of Geosciences* 79, 269–281.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. e Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395.
- Watson, G. F., Davies M. e Tyler, M. J. (1995). Observations on temporary waters in northwestern Australia. *Hydrobiologia* 299, 53–73.
- Welborn, G. A., Skelly, D. K. e Werner, E. E. (1996). Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 337–363.
- Wells, K. D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: University of Chicago Press.
- Wilson, R. S. (2005). Consequences of metamorphosis for the locomotor performance and thermal physiology of the newt *Triturus cristatus*. *Physiology and Biochemistry Zoology* 78, 967–975.
- Wu, C.-S. e Kam Y.-C. (2005). Thermal tolerance and thermoregulation by Taiwanese Rhacophorid tadpoles (*Buergeria japonica*) living in geothermal hot springs and streams. *Herpetologica* 61, 35–46.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. e Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292, 686–693.

Mudanças climáticas e seus impactos sobre os anfíbios brasileiros

Climate change and its impacts on Brazilian amphibians

Thais R. N. Costa¹, Ana C. O. Q. Carnaval², Luís Felipe Toledo^{3,*}

¹Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Laboratório de Dinâmicas Ecológicas

²City University of New York, City College of New York, Department of Biology

³Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Museu de Zoologia "Prof. Adão José Cardoso"

Resumo. A alteração das condições climáticas do planeta terá consequências diretas sobre animais ectotérmicos tais como os anfíbios. Neste estudo, realizamos um exercício de modelagem correlativa baseada em nicho climático para prever mudanças na distribuição de alguns anfíbios dos principais biomas brasileiros, assim como uma espécie de ampla distribuição (*Eupemphix nattereri*), face às alterações climáticas esperadas para os próximos 90 anos. Apresentamos e discutimos observações que revelam outras formas de influência do aquecimento global sobre o sucesso reprodutivo, qualidade de micro-habitats, e interações entre anfíbios e seus patógenos.

Palavras-chave. Mudanças climáticas, anfíbios, biogeografia, declínio populacional.

Abstract. Global climate change is expected to strongly affect ectotherms species such as amphibians. Based on climate-based correlative models of species distribution, we predict range shifts in some of the main Brazilian biomes, as well as in a widely distributed species (*Eupemphix nattereri*), assuming climatic projections for the next 90 years. We also present and discuss observations that reveal other ways in which global warming can impact amphibian recruitment success, microhabitat quality, and host-pathogen interactions.

Keywords. Climate change, amphibians, biogeography, population decline.

Dados do Painel Intergovernamental Sobre Mudanças do Clima demonstram que a concentração atmosférica global de dióxido de carbono, medida em 2005, ultrapassou em muito a média dos últimos 650.000 anos (IPCC, 2007). Não surpreende, assim, a observação de que 11 entre os últimos 12 anos estão entre os mais quentes desde 1850. Previsões para o início do século XXII sugerem um aumento da temperatura média global entre 1,8 e 4°C, a depender do cenário escolhido (IPCC, 2007). Este processo de modificação climática, que inclui não somente incrementos na temperatura, mas também extremos climáticos em escala global, é popularmente referido como aquecimento global. Estudos demonstram que este fenômeno tem sérias implicações diretas e indiretas sobre os fatores abióticos (e.g., clima, água e solo) e em todos os níveis tróficos da biota terrestre (Pounds e col., 2007).

Animais ectotérmicos (ou seja, aqueles que são incapazes de controlar fisiologicamente a temperatura corporal; Grzimek, 2003) são altamente suscetíveis a alterações climáticas. Trata-se do caso dos anfíbios. Extremos de temperatura podem afetar o metabolismo desses animais de forma direta e indireta, afetando, por exemplo, o tempo de metamorfose (Newman, 1998), a taxa de ventilação (Kruhøffer e col., 1987), a susceptibilidade a infecções (Raffel e col., 2006) e a taxa de consumo de alimentos (Braga e col., 2001). A temperatura do ambien-

te pode também influir no comportamento dos anuros, interferindo na frequência e taxa de repetição de vocalizações (Sullivan e Malmos, 1994, Giacoma e col., 1997, Navas e Bevier 2001, Guimarães e Bastos, 2003, Lingnau e Bastos, 2007; Haddad e col., 2008). Alterações nas características físicas dos cantos, por sua vez, podem dificultar o reconhecimento intraespecífico e interferir nas relações territoriais entre machos e identificação de parceiros sexuais. Mudanças na taxa de repetição dos cantos podem implicar em perda energética, uma vez que a vocalização é considerada um dos maiores gastos energéticos dentre os vertebrados (Wells, 2007).

A distribuição geográfica das espécies de anfíbios é também amplamente afetada pela temperatura (Araújo e col., 2006, Cassemiro e col., 2012). Na Mata Atlântica, acredita-se que alterações climáticas futuras resultarão em mudanças nas áreas de distribuição de muitas espécies de anfíbios (Haddad e col., 2008). Este fato é alarmante, especialmente tendo em vista que os anfíbios são hoje os vertebrados mais ameaçados do planeta (Hoffmann e col., 2010).

Uma das principais ferramentas hoje empregadas em estudos da distribuição potencial de espécies é a modelagem de nicho ecológico, em particular aquelas que utilizam modelos correlativos de máxima entropia (MaxEnt; Phillips e col., 2006). Essa técnica utiliza as caracte-

Contato do autor:

toledolf2@yahoo.com

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun12

rísticas climáticas das várias localidades de coleta de uma dada espécie (obtidas via trabalho de campo ou pesquisa em coleções biológicas) para inferir o nicho climático da mesma e, através de uma projeção espacial, prever a distribuição potencial do organismo de interesse no espaço geográfico. Para tanto, MaxEnt requer a identificação de pontos onde a espécie-alvo está presente, bem como capas bioclimáticas que descrevam variáveis ambientais de potencial relevância biológica, incluindo medidas de tendência central e de dispersão da temperatura e precipitação (Phillips e col., 2006).

Para ilustrar a utilidade dessas técnicas e discutir alguns possíveis impactos das alterações climáticas previstas nos próximos 90 anos sobre os anfíbios brasileiros, apresentamos aqui um exercício de modelagem da distribuição de três espécies fictícias, duas de ampla distribuição nos biomas Caatinga e Mata Atlântica, e uma de distribuição restrita às Florestas de Araucárias. Para fins de discussão da importância do uso de variáveis hidrológicas que descrevam os sítios reprodutivos de anuros em exercícios preditivos, apresentamos e discutimos um modelo de uma espécie real de uma espécie de ampla distribuição no Brasil (prioritariamente cerrado), *Eupemphix nattereri* (Leiuperidae).

Métodos

Buscando aproximar os efeitos das mudanças climáticas sobre os diferentes biomas brasileiros, estabelecemos áreas de distribuição para três espécies fictícias endêmicas da Caatinga, Mata Atlântica, e das Florestas de Araucária. Dentro destas áreas de distribuição fictícias, aleatorizamos pontos que representam áreas de ocorrência destas espécies, de forma a obter densidade semelhante de pontos (Caatinga 441 pontos, Mata Atlântica = 713 pontos e Floresta de Araucária = 316 pontos). Procedimento equivalente foi realizado com base na área de distribuição de *Eupemphix nattereri*, tendo como base a área de distribuição da espécie fornecida pela IUCN (disponível em IUCN, 2010).

Para cada ponto gerado foram identificadas suas coordenadas geográficas, e, com base nelas, gerado um modelo de distribuição de cada espécie em MaxEnt (Phillips e col., 2006). O modelo foi criado a partir de 75% dos pontos disponíveis para cada espécie e utilizando oito variáveis ambientais: cobertura anual de nuvens (cld6190_ann.asc), variação da temperatura diurna (durante o ano) (dtr6190_ann.asc), frequência de geadas anuais (frs6190_ann.asc), precipitação anual (pre6190_ann.asc), temperatura média anual (tmn6190_ann.asc), temperatura mínima anual (tmp6190_ann.asc), temperatura máxima anual (tmx6190_ann.asc) e pressão de vapor anual (vap6190_ann.asc; (disponíveis em www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent). Para testar o modelo, utilizamos 25% dos pontos gerados por espécie.

Cada mapa resultante da análise indica a distribuição potencial da espécie-alvo dadas as condições climáticas atuais, identificando as regiões de maior probabilidade de ocorrência das espécies. Estas áreas apresentam características ambientais que se assemelham às das localidades

de ocorrência das espécies fictícias. Fundamentados num cenário de aumento da temperatura global para o ano de 2100 (aumento de 3°C na temperatura mínima anual e 4°C na temperatura máxima anual), projetamos então a distribuição das espécies-alvo com base nesses novos valores.

Para cada espécie identificamos as variáveis ambientais de maior contribuição para o modelo de distribuição. Para avaliar o poder preditivo de cada modelo geramos valores de AUC (*area under the curve*: área sob a curva). O valor de AUC varia de 0 a 1, onde 0 indica que o desempenho do modelo é pior do que o de um modelo aleatório e 1 indica que o desempenho do modelo é perfeito.

Resultados e Discussão

Como pode o aquecimento global afetar a distribuição de anfíbios amplamente distribuídos em diferentes biomas brasileiros?

Todos os modelos de distribuição tiveram AUC maior do que 0,8, indicando bom desempenho (Caatinga = 0,97, Mata Atlântica = 0,97, Floresta de Araucária = 0,99, *Eupemphix nattereri* = 0,88). As duas variáveis que mais contribuíram para a geração dos modelos incluíram uma medida indireta de umidade e uma medida de temperatura – um dado não surpreendente dada a intrínseca relação desses biomas com o clima local, bem como dos anfíbios com estas variáveis (Wells, 2007). São elas: precipitação e temperatura média anual (Caatinga; 49,9 e 37,5%; Floresta de Araucária 18,3 e 31,9%, respectivamente), e temperatura média anual e precipitação (Mata Atlântica; 40,9 e 21,3%, respectivamente). Para *Eupemphix nattereri*, as variáveis mais importantes para a construção do modelo

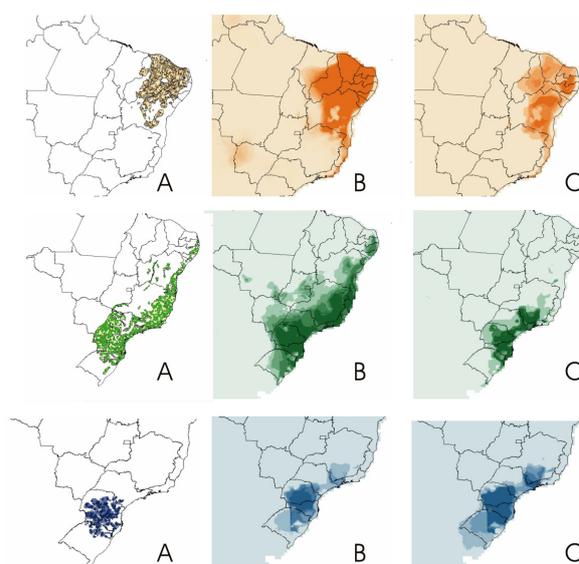


Figura 1. Área de distribuição de três espécies fictícias (de cima para baixo: Caatinga, Mata Atlântica e Floresta de Araucárias). Distribuição dos pontos gerados aleatoriamente e área selecionada para a aleatorização dos pontos (A). Modelo de distribuição gerado com as condições ambientais atuais (B). Modelo de distribuição gerado com o cenário de previsão de aumento da temperatura (C). Em B e C as cores mais escuras representam maior probabilidade de ocorrência da espécie.

foram a temperatura média anual e a pressão de vapor de água (36,4 e 29%, respectivamente).

Os modelos sugerem uma redução na distribuição das espécies da Mata Atlântica e da Caatinga (Figura 1). Para espécies da Mata Atlântica, o modelo sugere uma retração para as regiões de clima mais ameno no sudeste e sul do Brasil; na Caatinga, é prevista menor probabilidade de ocorrência nas áreas do interior, e persistência de populações ao longo da costa. Por outro lado, os modelos sugerem um aumento na distribuição da espécie das Florestas de Araucárias, expandindo seu limite prioritariamente para a região sul (Figura 1).

Para *Eupemphix nattereri*, o modelo de distribuição prevê que as variáveis ambientais mais importantes são a temperatura média anual e a pressão de vapor anual. Esta espécie ocupa regiões (Cerrado prioritariamente) em que a umidade do ar é inconstante. Da mesma forma que espécies de altitude, as espécies do Cerrado estão sujeitas a situações de grande variação da temperatura diária, sendo que a variação diária pode ser a mesma que a variação da temperatura média anual. A importância relativa da temperatura média anual no modelo de distribuição dessa espécie sugere que uma limitação fisiológica impeça a ocupação de áreas com temperatura médias muito baixas ou muito altas: apesar da espécie ser capaz de enfrentar com sucesso grande variação de temperatura diariamente, é possível que não esteja adaptada a suportar extremos de temperatura por períodos prolongados.

Anfíbios que vivem em áreas quentes ou desérticas são mais resistentes a elevação da temperatura do que espécies de ambientes frios e florestados?

Os modelos da Fig.1. sugerem que o aquecimento global afetará não somente espécies atualmente distribuídas em climas amenos (e.g. áreas costeiras e mata de araucária), mas também espécies endêmicas da Caatinga. Estudos fisiológicos indicam que não existe relação direta entre temperatura média da área de ocorrência de uma espécie e seu grau de tolerância a incrementos adicionais de temperatura (Navas e col. 2008). O fator relevante na definição da resposta biológica ao aquecimento, nesse caso, é a relação entre o limite de tolerância térmica de cada espécie e a amplitude do aquecimento esperado para o futuro; anfíbios de áreas abertas e quentes podem já estar vivendo perto do seu limite térmico máximo (Katzenberger e col. 2011). Por exemplo, um animal vivendo sob temperatura anual média de 35°C pode não sobreviver a 39°C. Por outro lado, outro vivendo sob temperatura anual média de 25°C provavelmente não será afetado da mesma forma caso a temperatura local alcance 29°C (Navas e col., 2008). Nos dois casos o incremento da temperatura é de 4 °C (como previsto para 2100, assumindo um cenário mais pessimista), mas as consequências serão mais graves para aquelas espécies que já vivem sob condições próximas ao seu limite térmico máximo. Naturalmente, o uso de micro-habitats como refúgios climáticos (via enterramento, uso preferencial áreas sombreadas para forrageamento, maior número de horas no ambiente aquático, etc) pode

auxiliar espécies locais a tolerar maiores temperaturas médias do ar. Todavia, pouco se sabe a respeito do papel relativo das limitações fisiológicas e modificações comportamentais na magnitude das consequências biológicas do aquecimento global.

Impactos do aquecimento global sobre qualidade de microhabitats: implicações para conservação.

Apesar das mudanças climáticas globais serem frequentemente discutidas a nível macro-ecológico, o aquecimento global afeta de forma direta os microambientes utilizados pelos animais. A maior parte dos ambientes aquáticos continentais, por exemplo, é formada por corpos d'água rasos, não excedendo 5 m de profundidade (Dowing e col., 2006). É justamente nestes ambientes que muitos anfíbios anuros depositam seus ovos. Na maioria dos casos, aí se desenvolvem os girinos até a metamorfose.

Ambientes aquáticos de pouca profundidade são altamente susceptíveis à influência das mudanças climáticas. Respostas locais incluem, por exemplo, o aumento da temperatura, da eutrofização, e da turbidez dos corpos d'água (Bicudo e Bicudo, 2008). Isoladamente ou em conjunto, esses efeitos afetam populações de anfíbios (Collins e Crump, 2009). O aumento da eutrofização de poças temporárias, por exemplo, aumenta a disponibilidade de alimento para girinos herbívoros, mas também permite a proliferação de hospedeiros de parasitas, elevando a prevalência parasitária nos corpos d'água (e.g., Blaustein e Johnson 2003).

A espécie *Eupemphix nattereri* se reproduz em lagoas temporárias formadas pelas águas das chuvas. Nestes corpos d'água os casais depositam seus ovos em ninhos de espuma brancos (Figura 2C). Um aumento significativo da temperatura local pode levar a um rápido ressecamento dessas lagoas, ocasionando na morte de girinos e ovos. Adicionalmente, desovas expostas ao solo estarão mais susceptíveis ao ataque de predadores terrestres (Figura 2D-F).

O intuito da discussão acima é demonstrar que mesmo quando um modelo climático de distribuição preveja a permanência local de uma espécie face aos cenários de emissão futura de carbono (e.g. Figura 2A e 2B), esta pode vir a sofrer efeitos diretos do clima sobre os microhabitats utilizados em seu ciclo de vida. Estudos preditivos da distribuição da biodiversidade de anfíbios em resposta ao aquecimento global têm muito a ganhar com a incorporação de variáveis hidrológicas em fina escala em conjunção com dados de história natural. Estudos experimentais estão sendo realizados nestas linhas, mas pouco foi publicado.

Interações entre clima e patógenos: incorporando mais complexidade a estudos preditivos.

Além de afetar populações de anfíbios diretamente, tal como ilustrado acima, mudanças climáticas podem interferir na virulência de patógenos e ação de parasitas. Sabe-se, por exemplo, que muitas espécies de anfíbios são susceptíveis a uma micose causada pelo fungo quitrídio *Batrachochytrium dendrobatidis* (Longcore e col. 1999). Essa doença, também conhecida como quitridiomiose, tem sido associada a declínios populacionais em várias regiões do mundo (e.g. Lips e col, 2006). Inventários

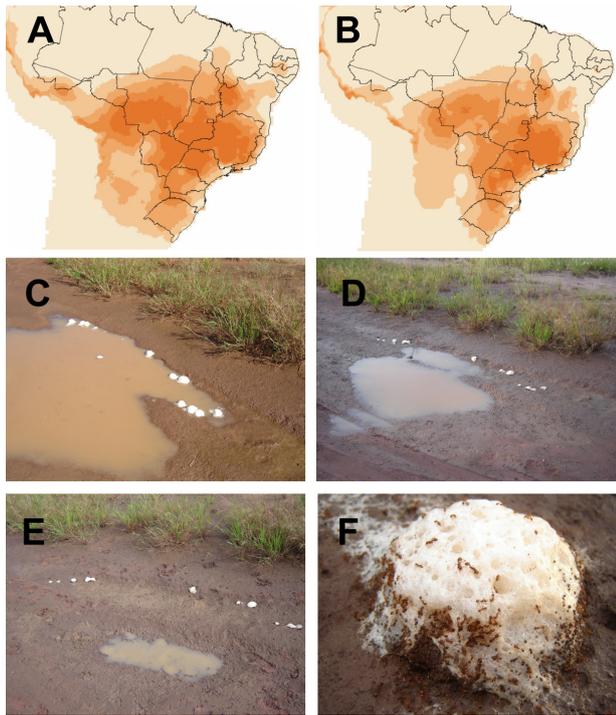


Figura 2. Distribuição geográfica de *Eupemphix nattereri* atual (A) e com distribuição potencial futura considerando aumento da temperatura global (B). Quanto mais escuro, maior a probabilidade de ocorrência da espécie. Lagoa temporária onde foram postas 12 desovas de *E. nattereri* (C), a qual secou em dois dias (D e E), expondo os ovos (e embriões) à dissecação e predação por formigas (*Solenopsis* sp.; F), larvas de mosca e aves.

demonstram que esse fungo vem infectando anfíbios da Mata Atlântica ao menos desde os anos oitenta (Toledo e col., 2006, Carnaval e col., 2006).

Estudos recentes sugerem uma potencial interação entre fungo e clima (Pounds e col., 2006) – particularmente dado o que se sabe a respeito da temperatura ideal de cultivo do fungo sob condições de laboratório – que merece estudos adicionais. A hipótese de Pounds e col. (2006) é a de que mudanças climáticas globais estejam fornecendo ao fungo condições climáticas apropriadas para sua sobrevivência nos mais variados ambientes. Ademais, mudanças climáticas globais podem, num futuro próximo, tornar propícias para sua disseminação áreas que hoje não possuem as condições ideais para a sobrevivência do fungo (Rödder e col., 2010).

É importante ressaltar, todavia, que esta não é a única possível interação entre o clima e doenças como a quitridiomiose. Imunodepressão é frequentemente associadas a estresse climático, sendo assim possível que o aquecimento global impacte negativamente o sistema imune de muitas espécies de anfíbios, deixando-os mais suscetíveis às infecções (Raffel, 2006).

Discussão geral

Antecipa-se que o aquecimento global e os extremos climáticos antecipados para os próximos 80 anos afete populações de anfíbios a nível global (Pounds e col, 2007). Ferramentas como a modelagem do nicho climático su-

gerem que muitas espécies de anuros brasileiros serão afetadas em nível macro-ecológico, tendo suas distribuições reduzidas ou expandidas em resposta às alterações do clima (presente estudo, mas ver também Haddad e col., 2008 para sugestões de espécies e gêneros de risco na Mata Atlântica). Adicionalmente, espécies locais poderão sofrer impactos em uma escala menor, via alteração na oferta de sítios reprodutivos e micro-hábitats e susceptibilidade a doenças (Assis, 2012). A perda da diversidade de anfíbios é alarmante, podendo trazer consequências graves à saúde e à integridade dos ecossistemas brasileiros e mundiais (ver Toledo e col., 2010). Estudos preditivos e experimentais são fundamentais para definirmos estratégias eficazes para a conservação das espécies e biomas brasileiros.

Agradecimentos

Carlos A. Navas, Agustín Camacho, Pedro Ribeiro e Rodrigo Pavão pelo convite para participação deste volume especial. À FAPESP por auxílio (proc. no. 2008/50325-5) e bolsa de estudos (proc. no. 2008/52847-9) concedidos à LFT. À CAPES pela bolsa de estudos concedida a TRNC. Ao National Science Foundation (DEB 1035184) pelo apoio a ACC.

Contribuição dos autores

Concepção: todos os autores. Delineamento dos modelos: T. R. N. Costa. Dados de campo: L. F. Toledo. Análise dos resultados e redação do artigo: todos os autores.

Referências

- Araújo, M. B., Thuiller, W. e Pearson, R. G. (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33, 1712–1728.
- Assis, A. B. (2012). Microbiota, secreções e micro clima: Consequências para os anfíbios. *Revista da Biologia* 8, 45–48.
- Bicudo, C. E. M. e Bicudo, D. C. (2008). Mudanças climáticas globais: efeitos sobre as águas continentais superficiais. In: Marcos S. Buckeridge. (Org.). *Biologia e Mudanças Climáticas no Brasil*. 1 ed. São Carlos SP: Rima Editora.
- Blaustein, A. R. e Johnson, P. T. J. (2003). The complexity of deformed amphibians. *Front. Ecol. Environ.* 1(2), 87–94.
- Braga, L. G. T. e Lima, S. L. (2001). Influence of Environmental Temperature on the Bullfrog Performance, *Rana catesbeiana* (Shaw, 1802) in the Growing Phase. *Rev. Bras. Zootec.*, Viçosa 30(6).
- Carnaval A. C. O. Q., Puschendorf R., Peixoto O. L., Verdade V., Rodrigues M. T. (2006). Amphibian chytrid fungus widely distributed in the Brazilian Atlantic Rainforest. *Ecohealth* 3, 41–48.
- Cassemiro, 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.
- Collins, J. P. e Crump, M. L. (2009). *Extinction in our times: global amphibian decline*. Oxford University Press, New York, NY, USA. 304pp.
- Dowing, J. A., Paire, Y. T., Cole, J. J., Duarte, C. M., Travik, L. J., Striegl, R. G., McDowell, W. H., Kortelainen, P., Carco, N. F., Melack, J. M. e Middelburg, J. J. (2006). The global

- abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography* 51, 2388-2397.
- Giacoma, C., Zugolaro, C. e Beani, L. (1997). The advertisement calls of the green toad (*Bufo viridis*): variability and role in mate choice. *Herpetologica* 53, 454-464.
- Guimarães L. D. e Bastos, R. P. (2003). Vocalizações e interações acústicas em *Hyla raniceps* (Anura: Hylidae) durante a atividade reprodutiva. *Iheringia Série Zoologia* 93, 149-158
- Grzimek, Bernhard. 2003 *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 6, Amphibians, edited by Michael Hutchins, William E. Duellman, and Neil Schlager. Farmington Hills, MI: Gale Group
- Haddad, C. F. B., Giovanelli, J. G. R. e Alexandrino, J. (2008). O aquecimento global e seus efeitos na distribuição e declínio dos anfíbios. In: Marcos S. Buckeridge. (Org.) *Biologia e Mudanças Climáticas no Brasil*. 1 ed. São Carlos SP: Rima Editora. p. 195-206.
- Hillman, S., Whithers, P. C., Drewes, R. C. e Hillyard, S. D. (2009). *Ecological and environmental physiology of amphibians*. New York: Oxford University Press, 469 p.
- Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A. e col. (mais de 100 autores). (2010). The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330 (6010), 1503-1509.
- IPCC 2007- Anex I - Contribution of Working groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the International Panel on Climate Change. IPCC Geneva Switzerland.
- IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. <http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 27 October 2010.
- Katzenberger, M., Tejado, M., Duarte, H., Marangoni, F. e Beltrán, J. F. (2012). Tolerância e sensibilidade térmica em anfíbios. *Revista da Biologia* 8, 25-32.
- Kruhoffer, M., Glass, M. L., Abe, A. S. e Johansen, K. (1987) Control of breathing in an amphibian *Bufo paracnemis*: effects of temperature and hypoxia *Respiration Physiology* 69 (2), 267-275.
- Lingnau, R. e Bastos R. (2007). Vocalizations of the Brazilian torrent frog *Hylodes heyeri* (Anura: Hylodidae): Repertoire and influence of air temperature on advertisement call variation. *Journal of Natural History* 41(17-20), 1227-1235.
- Lips, K. R., Brem, F., Brenes, R., Reeve, J. D., Alford, R. A., Voyles, J., Carey, C., Livo, Lauren, Pessier, A. P., Collins, J. P. (2006). Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 103, 3165-3170.
- Longcore, J. E., Pessier, A. P. e Nichols, D. K. (1999). *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia*, 91, 219-227.
- Navas, C. A. e Bevier C. R. (2001). Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog *Colostetus subpunctatus*. *Herpetologica* 57, 384-395.
- Navas, C. A., Gomes, F. R. e Carvalho, J. E. (2008). Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 151, 344-362.
- Newman, R. A. (1998). Ecological constraints on amphibian metamorphosis: interactions of temperature and larval density with responses to changing food level. *Oecologia* 115 (1-2), 9-16.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231-259.
- Pounds, J. A. (2001). Climate and amphibian declines. *Nature* 410, 639-640.
- Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., La Marca, E., Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S. A., Sánchez-Azofeifa, G. A., Still, C. J. e Young, B. E. (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439, 161-167.
- Pounds A., Carnaval A.C.O.Q., Corn S. (2007) *Climate Change, Biodiversity Loss, and Amphibian Declines*. In Gascon C., Collins J.P., Moore R.D., Church D.R., McKay J.E., Mendelson J.R. III (eds). *Amphibian Conservation Action Plan: IUCN/SSC Amphibian Specialist Group*. Glands, Cambridge.
- Raffel, T. R., Rohr, J. R., Kiesecker, J. M. e Hudson, P. J. (2006) Negative effects of changing temperature on amphibian immunity under field conditions. *Functional Ecology* 20, 819-828.
- Rödger, D., Kielgast, J. e Lötters, S. (2010). Future potential distribution of the emerging amphibian chytrid fungus under anthropogenic climate change *Diseases of Aquatic Organisms* 92: 201-207.
- Sullivan, B. K. e Malmos, K. B. (1994). Call variation in the Colorado river toad (*Bufo alvarius*): behavioral and phylogenetic implications. *Herpetologica* 50, 146-156.
- Toledo, L. F., Assis, F. B., Araújo, O. G. S., Giasson, L. O. M. e Haddad, C. F. B. (2006). The occurrence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Brazil and the inclusion of 17 new cases of infection. *South American Journal of Herpetology* 1(3), 185-191.
- Toledo, L. F., Carvalho-e-Silva, S. P., Sánchez, C., Almeida, M. A. e Haddad, C. F. B. (2010). A revisão do Código Florestal Brasileiro: impactos negativos para a conservação dos anfíbios. *Biota Neotropica*, 10(4): 1-4.
- Wells, K. D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago. 1148 p.

Distribuição de *Rhinella granulosa*: integrando envelopes bioclimáticos e respostas ecofisiológicas

Distribution of *Rhinella granulosa*: integrating bioclimatic envelopes and ecophysiological responses

Fernanda A. S. Cassemiro*, Sidney F. Gouveia, José Alexandre Felizola Diniz-Filho

Departamento de Ecologia, Instituto de Ciência Biológicas, Universidade Federal de Goiás

Resumo. Neste trabalho utilizamos as abordagens correlativa e mecanística de modelagem para construir modelos de distribuição potencial atual de *Rhinella granulosa*. Os modelos correlativos gerados por várias variáveis climáticas (BIOCLIM1) foi o mais conservativo, um segundo com temperatura apenas (BIOCLIM2) apresentou manchas descontínuas e o mecanístico indicou habitats termais mais adequados numa extensa área contínua. O BIOCLIM1 apresentou maior acurácia na predição da distribuição do que o BIOCLIM2. O BIOCLIM1 também apresentou melhor desempenho, seguido pelo BIOCLIM2 e pelo modelo mecanístico. A diferença nas áreas de distribuição potencial entre os modelos provavelmente se deva ao uso de diferentes variáveis preditoras e podem ser reflexo de uma limitação de interações bióticas interespecíficas. Por ser ectotérmica, esta espécie nos permite avaliar melhor a influência da temperatura, através de dados ambientais e de tolerância termal da espécie, sobre sua área de distribuição potencial, bem como avaliar o desempenho dessas abordagens na elaboração de modelos de distribuição potencial de espécies e fazer inferências acerca de cenários futuros de aumento na temperatura.

Palavras-chave. Tolerância termal, gradiente de temperatura, BIOCLIM, modelagem de distribuição de espécies.

Abstract. We used two modeling approaches (correlative and mechanistic) to build models of potential distribution of *Rhinella granulosa*. The model generated with several climatic variables (BIOCLIM1) was more conservative, a second with temperature only (BIOCLIM2) presented patches of discontinuous distribution and the mechanistic model indicated thermal habitats more suitable along an extensive continuous area. The BIOCLIM1 had more accuracy in predicting the potential distribution than BIOCLIM2. The BIOCLIM1 also had the best performance, followed by BIOCLIM2 and the mechanistic model. The difference among areas of potential distribution in models is probably due to the use of different predictor variables and may reflect limiting interspecific biotic interaction. These results provide basis for improving species distribution models.

Keywords. Thermal tolerance, temperature gradient, BIOCLIM, species distribution modeling.

Uma das questões centrais da ecologia moderna é entender como as mudanças do clima em andamento afetarão as espécies e diversos esforços têm sido dirigidos para tentar prever e mitigar seus efeitos (Araújo e col., 2004; Araújo e Rahbek, 2006). Dentre as muitas implicações dessas mudanças ao nível das espécies (p.ex., distúrbios nos ciclos reprodutivos, comportamento, tamanhos populacionais) uma das mais discutidas são as mudanças na área de distribuição (Easterling e col., 2000; Araújo e Rahbek, 2006; Foden e col., 2008). Por isso, nos últimos anos, houve avanços significativos nos métodos que buscam estimar alterações na distribuição espacial das espécies diante das mudanças climáticas (Franklin, 2010). Esses estão principalmente relacionados ao desenvolvimento de

ferramentas computacionais que incluem os modelos bioclimáticos, que buscam definir uma relação (por isso são também chamados modelos correlativos) entre os dados de ocorrência conhecida de espécies e a variação espacial nas condições ambientais (Guisan e Thuiller, 2005). Esses modelos correlativos permitem então estabelecer uma relação entre ocorrência da espécie e variáveis climáticas no espaço e tempo a fim de reprojeter a distribuição geográfica das espécies após as mudanças, baseando-se no pressuposto de que as espécies estariam em equilíbrio com o ambiente (Pearson e Dawson, 2003; Hartley e col., 2010).

A área de distribuição é o resultado da soma das posições dos indivíduos no espaço, sendo assim um atributo emergente de uma espécie. Desta forma, a área de distri-

Contato do autor:

fernandacassemiro@gmail.com

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun2012

buição encerra diversos aspectos da sua biologia, incluindo tamanho corporal, densidade populacional, potencial de dispersão, disponibilidade de recursos, interações ecológicas, restrições fisiológicas e mecanismos adaptativos que a moldam ao longo de sua história evolutiva (Brown e col., 1996). Considerar explicitamente essas variáveis ao modelar a distribuição de uma espécie tem sido um grande desafio (Thuiller e col., 2008; Kearney e col., 2010) e a não-aplicação dessas variáveis aos modelos correlativos tem levantado muitas críticas (Dormann 2007; Kearney e col., 2010; Buckley e col., 2010). Por outro lado, há uma grande dificuldade na obtenção de dados quantitativos dessas variáveis autoecológicas ao longo do espaço.

Uma alternativa para esse problema tem sido o uso de modelos mecanísticos, mais complexos, que se baseiam em processos que podem restringir a distribuição de espécies e que sejam também mais prontamente acessíveis como, por exemplo, limitações fisiológicas, obtidas experimentalmente e apontadas como a mais fundamental das restrições ecológicas (Chown e Gaston, 2008; Kearney e Porter, 2009; Buckley e col., 2010). Essa abordagem se insere no campo da macrofisiologia (veja Gaston e col., 2009), e embora tenha problemas de adequação dos limites estabelecidos experimentalmente à realidade das espécies na natureza, é uma abordagem que pode fornecer uma melhor compreensão dos fatores que determinam os padrões de distribuição de espécies em grandes escalas espaciais (Deutsch e col., 2008, Hofmann e Todgham, 2009).

Nesse sentido, a tolerância termal é um dos fatores chave na determinação da área que uma espécie pode ocupar (Spicer e Gaston 1999; Chown e Gaston, 2008). Mudanças no ambiente termal têm levado a deslocamentos nas distribuições das espécies, principalmente as ectotérmicas, cujas reações metabólicas são fortemente influenciadas pela temperatura ambiental (Helmuth e col. 2005; Deutsch e col., 2008; Kearney e col., 2008). Por exemplo, a chamada “margem de tolerância termal” de uma espécie, medida pela diferença entre o seu ótimo termal e a temperatura ambiental média, pode indicar quanto esta espécie pode suportar de aumento nas temperaturas ambientais sem perder significativamente seu desempenho (Deutsch e col., 2008), ou ainda quanto do deslocamento geográfico das condições ótimas seria acompanhado pela espécie conforme avançam as mudanças do clima. Isso faz da tolerância termal uma variável fundamental em modelos de distribuição de espécies que pode, portanto, fornecer uma base fisiológica para elucidar o impacto das mudanças climáticas globais num contexto espacial e empiricamente explícito (Deutsch e col., 2008; Gaston e col., 2009; Chown e Gaston, 2008).

Rhinella granulosa Spix 1824 (anteriormente *Bufo granulatus*, Bufonidae) é um anuro de tamanho moderado, em torno de 5,0 cm, distribuído ao longo do Nordeste do Brasil e estados de Minas Gerais e Espírito Santo, sobretudo em ambientes abertos e secos, sendo assim conspícuo da Caatinga (Narvaes e Rodrigues 2009). A espécie é capaz de tolerar temperaturas superiores a 40°C em condições experimentais e pode ser vista em atividade mesmo durante o período mais quente e seco da Caatinga,

assim sendo um caso particular de tolerância termal entre os anuros (Navas e col., 2007). Apesar de provavelmente não ser vulnerável a elevações térmicas (desconsiderando outros efeitos relacionados), trata-se de uma espécie relativamente bem conhecida quanto a seus parâmetros fisiológicos (Navas e col., 2004, 2007; Prates e Navas 2009), o que pode oferecer um ponto de partida para a integração de abordagens ecológicas a fim de compreender os efeitos diretos da variação térmica ambiental no padrão de distribuição de espécies tropicais.

Neste trabalho utilizamos duas diferentes abordagens de modelagem (correlativa e mecanística) para construir modelos de distribuição potencial atual de *Rhinella granulosa*. Por ser ectotérmica, esta espécie nos permite avaliar melhor a influência da temperatura, através de dados ambientais e de tolerância termal da espécie, sobre sua área de distribuição potencial, bem como avaliar o desempenho dessas abordagens na elaboração de modelos de distribuição potencial de espécies e fazer inferências acerca de cenários futuros de aumento na temperatura.

Metodologia

Dados da distribuição da espécie e ambientais

A distribuição geográfica de *Rhinella granulosa* se restringe as regiões Sudeste e Nordeste do Brasil, compreendendo os biomas Mata Atlântica e, principalmente, a Caatinga (Fig. 1a). Para a elaboração dos modelos de distribuição potencial de *R. granulosa*, 71 pontos de ocorrência não redundantes (Figura 1a) foram sobrepostos à uma malha geográfica com células de $0,5^\circ \times 0,5^\circ$ de latitude e longitude sobre a América do Sul até o Panamá, limite natural de *Rhinella granulosa* (Narvaes e Rodrigues, 2009). Posteriormente, dados de temperatura média anual (T_{man} ; Figura 1b), temperatura mínima do mês mais frio (T_{min}), temperatura máxima do mês mais quente (T_{max}), sazonalidade de temperatura, precipitação anual, sazonalidade de precipitação e evapotranspiração real foram projetados sobre a malha e utilizados como variáveis ambientais preditoras da distribuição da espécie. Dados de temperatura e precipitação seguem Hijmans e col. (2005) e estão disponíveis em <http://www.worldclim.org/>, enquanto os dados de evapotranspiração real seguem Willmott e Matsuura (2001), disponível em <http://www.sage.wisc.edu/>.

Modelagem de distribuição potencial

Modelos correlativos

Para a elaboração dos modelos correlativos utilizamos o método conhecido como BIOCLIM (Nix, 1986). O BIOCLIM constrói um envelope climático com base nos valores mínimo e máximo para cada variável empregada, buscando no espaço geográfico locais onde aquelas condições se repetem, atribuindo então uma presença potencial da espécie naqueles locais “adequados”. A técnica foi selecionada pelo fato de usar o mesmo princípio do modelo mecanístico proposto (veja abaixo), em que os extremos

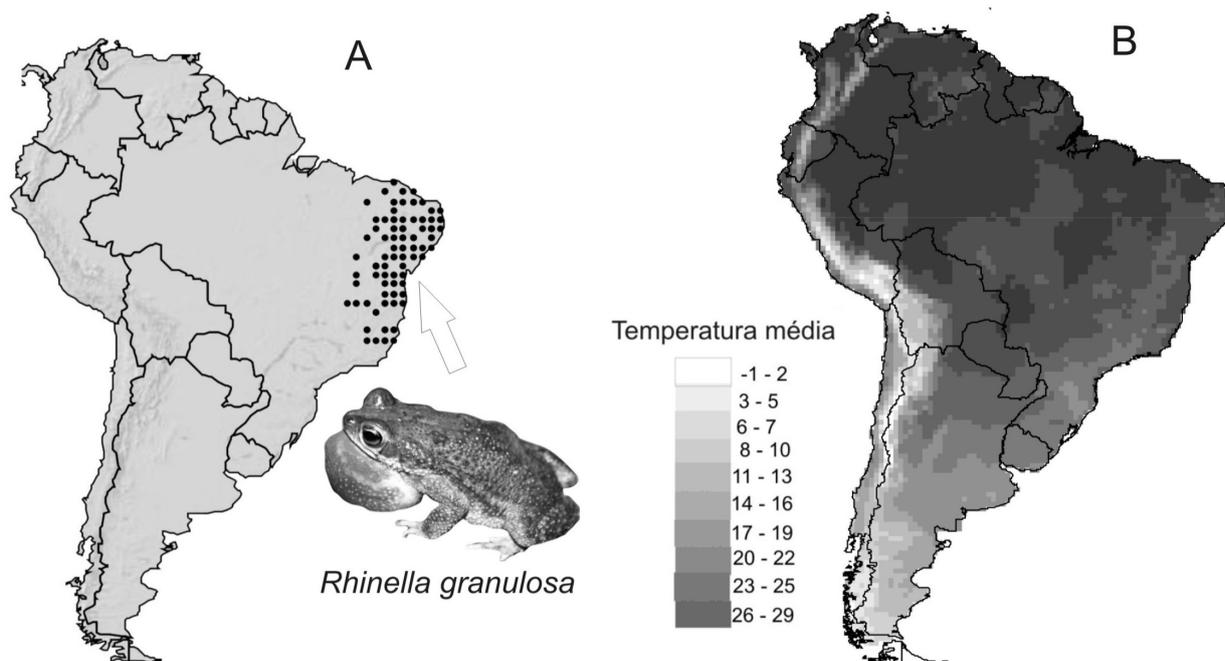


Figura 1. A) Ocorrência de *Rhinella granulosa* usada na elaboração dos modelos correlativos; B) Temperatura média anual da América do Sul.

climáticos representariam limites (ecológicos ou fisiológicos) da espécie, porém utiliza os pontos de ocorrência para definir a variação climática naturalmente experimentada pela espécie (assume, portanto, que a espécie ocorre em todos os locais em que sua tolerância fisiológica permite – o pressuposto de equilíbrio). Dois grupos de variáveis ambientais foram utilizados como preditores. O primeiro inclui todas as variáveis ambientais descritas acima (BIOCLIM1), gerando um modelo correlativo convencional (que envolve várias variáveis tidas como importantes para a espécie). O segundo utilizou somente dados de temperatura (T_{max}, T_{min} e T_{an}; BIOCLIM2), de modo a ser mais comparável com o modelo mecanístico, que representa a amplitude termal obtida experimentalmente.

No BIOCLIM as matrizes de presenças-ausências foram usadas para produzir a curva ROC (veja Fielding e Bell, 1997; Allouche e col. 2006), indicando ausência e presença da espécie em cada célula. Assim, o ponto de corte no BIOCLIM foi estabelecido usando múltiplas delimitações do envelope bioclimático (99%, 95%, etc) permitindo a geração da curva ROC.

Modelo mecanístico

Para o modelo mecanístico foram utilizados dados de tolerância termal (temperatura crítica máxima – TC_{max} – e temperatura crítica mínima – TC_{min} – em °C) obtidos experimentalmente por Navas e col. (2007) sobre o desempenho locomotor (velocidade e distância de saltos) de indivíduos adultos e juvenis de *R. granulosa*. Sabe-se que seu desempenho locomotor, fundamental para sua reprodução, decresce substancialmente abaixo de 20°C e acima de 42,5°C (Navas e col., 2007). Desta forma, assumimos esses extremos como a margem de tolerância termal da espécie.

Neste modelo de distribuição potencial com base na

tolerância termal, foi atribuída presença apenas em células da malha em que a T_{max}, T_{min} e T_{an} sobrepuseram aos extremos estabelecidos, definindo assim o limite biofísico da área de ocorrência da espécie. (Fig. 2C).

Ao utilizar duas abordagens diferentes de modelos de distribuição de espécies (correlativa e mecanística) é possível comparar os diferentes modelos de distribuição potencial de *R. granulosa*, pois aqueles com base em dados fisiológicos (modelos mecanísticos) baseiam-se na definição de limites de tolerância em relação às variáveis ambientais e permitem definir um envelope bioclimático. Assim, são análogos ao BIOCLIM, com a diferença de que os limites máximos e mínimos em relação às variáveis ambientais são definidos experimentalmente e não com base em dados de ocorrência.

Comparação dos modelos

Foram utilizados dois índices para comparar as predições dos modelos de presença na malha geográfica da América do Sul: o de sensibilidade e o de especificidade (veja Buckley e col., 2010). O índice de sensibilidade é dado pela proporção das presenças reais corretamente preditas (razão entre presenças preditas e o número total de presenças reais, Manel e col., 2001). O índice de especificidade é a proporção das ausências reais corretamente preditas (razão entre ausências preditas e o número total de ausências reais; Manel e col., 2001). O desempenho do modelo combina os dois índices acima, calculando a porcentagem de todos os casos que são corretamente preditos (presenças reais mais ausências reais dividido pelo total de casos; Manel e col., 2001). Além desses índices, através dos mapas com a distribuição potencial foi permitido fazer uma comparação visual entre os modelos.

Tabela 1. Índices de sensibilidade, especificidade e o desempenho dos modelos correlativos (BIOCLIM1, BIOCLIM2) e mecanístico.

Modelos	Sensitividade	Especificidade	Desempenho
BIOCLIM1	0,77	0,80	0,84
BIOCLIM2	0,72	0,70	0,74
Mecanístico	1,00	0,13	0,35

Resultados

Todos os modelos usados para prever a distribuição potencial da espécie, além de incluírem as regiões já registradas, também predisseram a distribuição de *R. granulosa* em grande parte do Brasil e em outros países da América do Sul. O modelo gerado pelo BIOCLIM1 (com todas as variáveis climáticas) foi o mais conservativo, mostrando uma área contínua onde a espécie poderia ser encontrada, indo de leste a oeste do Brasil e com algumas manchas de distribuição na Venezuela, Peru e Bolívia (Fig. 2a). Por outro lado, a distribuição potencial gerada pelo BIOCLIM2 (com dados de T_{man}, T_{min}, T_{max}) apresentou um padrão distinto do anterior (Fig. 2b). Além de prever a ocorrência da espécie nas áreas de sua atual distribuição, ele mostrou manchas de distribuição descontínuas principalmente ao norte da América do Sul. O modelo mecanístico indicou habitats termais mais adequados para *R. granulosa* ao longo de uma grande parte da América do Sul indo do norte da Argentina ao Panamá, formando uma extensa área contínua (Fig. 2c).

O modelo BIOCLIM1 apresentou uma maior proporção de presenças corretamente preditas (sensitividade = 0,77) do que o BIOCLIM2 (sensitividade = 0,72), indicando maior acurácia na predição da distribuição poten-

cial de *R. granulosa* (Tabela 1). O índice de especificidade também foi maior no BIOCLIM1 do que no BIOCLIM2 (0,8 e 0,7, respectivamente). Embora o modelo mecanístico tenha apresentado maior índice de sensibilidade (= 1,0) entre todos os modelos, a proporção de ausências corretamente preditas foi muito baixa (= 0,13), o que contribuiu para seu baixo desempenho (= 0,35). O modelo que apresentou o melhor desempenho, ou seja, maior capacidade de prever corretamente a distribuição potencial foi o BIOCLIM1 (= 0,84), seguido pelo BIOCLIM2 e o mecanístico (0,74 e 0,35, respectivamente).

Discussão

A diferença nas áreas de distribuição potencial entre os dois modelos correlativos, provavelmente se deva ao uso de diferentes variáveis preditoras. O BIOCLIM1 se baseia tanto na temperatura quanto na precipitação e evapotranspiração (um total de sete variáveis ambientais), enquanto que o BIOCLIM2 se baseia em apenas três variáveis referentes à temperatura ambiental. De acordo com Beaumont e col. (2005) a adição progressiva de parâmetros climáticos resulta em modelos que geram uma distribuição potencial progressivamente menor, bem como pode levar a falhas na interpretação da distribuição potencial das espécies (Chilcott e col., 2003; Williams e col., 2003; Beaumont e col., 2005). Ainda, Peterson (2001) argumenta que o BIOCLIM sofre de altas taxas de comissão e sobre-estimação. Por outro lado, modelos baseados em métodos computacionais mais complexos, com máxima entropia (MAXENT), árvores de decisão ou redes neurais, embora apresentem modelos que se mostram mais ajustados aos dados, em geral falham em termos de capacidade de predição em novos ambientes ou condições ambientais (baixa transferibilidade).

A inclusão de parâmetros não necessários pode re-

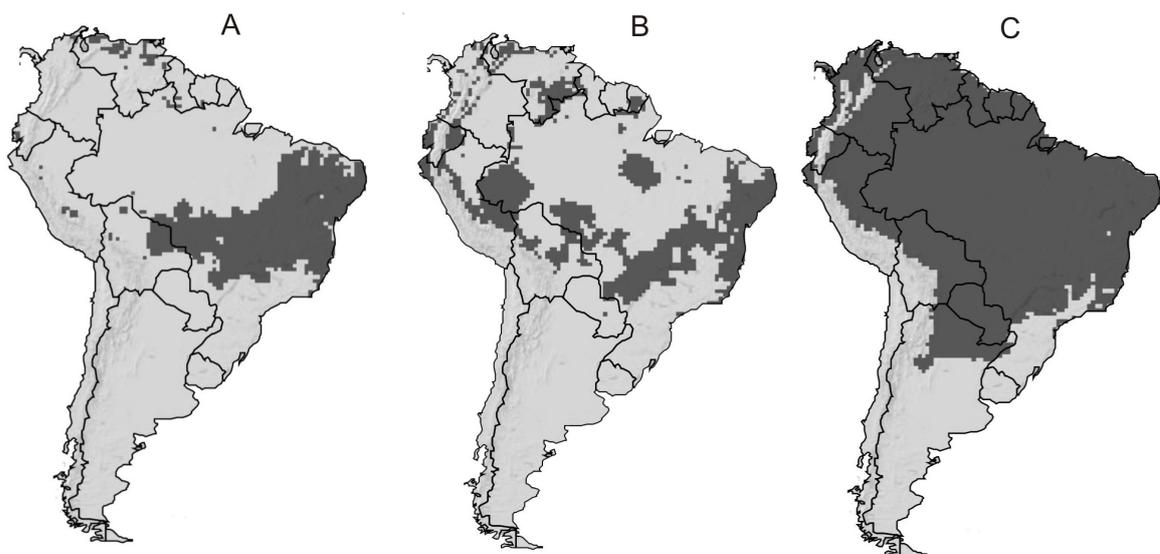


Figura 2. Modelos de distribuição potencial de *Rhinella granulosa* na América do Sul. A) Modelo correlativo com todas as variáveis (Bioclim1); B) Modelo correlativo apenas com variação termal (Bioclim2); C) Modelo mecanístico com tolerância termal obtida em laboratório.

sultar em áreas sendo classificadas como climaticamente não adequadas, onde de fato a espécie poderia ocorrer (erro de omissão). Isso talvez ocorra por causa da inclusão desnecessária de parâmetros que podem colocar limites não realísticos ao identificar um habitat climaticamente adequado (Beaumont e col., 2005). Semelhantemente, parâmetros que podem de fato limitar a distribuição de uma espécie são excluídos do modelo, a distribuição predita pode aumentar o erro de comissão, ou seja, a espécie é predita a ocorrer em um dado local quando de fato ela não ocorre. Assim, o número de parâmetros incluídos em um modelo é uma consideração importante, pois usar muitos ou poucos parâmetros pode resultar em uma distribuição predita incorretamente. Contudo, o BIOCLIM1 foi o modelo que apresentou o maior índice de especificidade, ou seja, maior proporção de ausências corretamente previstas, mesmo usando mais variáveis predictoras que o BIOCLIM2.

O modelo mecanístico, aquele que considera a tolerância termal como forma de delimitar a área de distribuição de *R. granulosa*, apresentou uma distribuição potencial substancialmente maior do que os outros modelos. O fato de o modelo mecanístico considerar somente a restrição termal, desconsiderando as interações entre diferentes restrições abióticas e aquelas entre abióticas e bióticas que definem de fato a distribuição observada da espécie, pode provocar um viés nas distribuições previstas (Buckley e col., 2010). Por consequência desse viés, a distribuição potencial foi sobreestimada, especialmente onde fatores bióticos também podem estar limitando a distribuição da espécie. Corroborando com essa predição, o índice de sensibilidade que excedeu substancialmente o índice de especificidade, contribuindo para o pior valor de desempenho entre todos os modelos. Resultado semelhante também foi encontrado por Buckley e col. (2010), que ao utilizar dados de tolerância termal para duas espécies de lagartos nos E.U.A., observaram que a distribuição potencial excedeu à distribuição real das espécies. Segundo Guisan e Thuiller (2005), o uso de modelos que se ajustam muito estritamente à distribuição estimada também pode levar a uma sobre-estimativa da distribuição potencial verdadeira da espécie.

As sobrepredições observadas, tanto nos modelos correlativos quanto no mecanístico, podem ser reflexo de uma limitação biótica das interações com outras espécies do grupo. De fato, as regiões de “sobrepredição” estão atualmente ocupadas por espécies até recentemente designadas genericamente como *R. granulosa* (Narvaes e Rodrigues, 2009). Devido ao fato de *Rhinella* gR. *granulosa* (20 linhagens) compartilhar comportamento, fisiologia e morfologia semelhantes (Narvaes e Rodrigues, 2009), era esperado que o modelo mecanístico predissesse a ocorrência da espécie em torno das áreas de ocorrências registradas do clado considerado, ou seja, para as 19 espécies-irmãs de *Rhinella granulosa*). Além disso, pode ter ocorrido a sobrepredição da distribuição de *R. granulosa* para outras áreas, pois considerou-se somente a linhagem que foi recentemente denominada como *R. granulosa* (sensu stricto) e ignorado outras 3 linhagens que tradicio-

nalmente incluíam *R. granulosa* (agora classificada como *R. granulosa*, *R. mirandariberoi*, *R. pygmaea* - Narvaes e Rodrigues, 2009; veja também Buckley e col., 2010). Nesse contexto, a tolerância termal da espécie realmente pode não ser um fator limitante para sua distribuição, pois ela se encontra distribuída em uma área relativamente pequena, sendo mais um indício de que interações bióticas possam estar limitando a área de distribuição de *R. granulosa*.

As nossas análises fazem uma comparação entre os modelos correlativos e mecanístico, assim, fornecendo uma melhor compreensão dos mecanismos que regem o padrão de distribuição espacial de *R. granulosa*, bem como levanta predições que podem ser testadas experimentalmente (Kearney, 2006). Por exemplo, o modelo correlativo mostrou que a inclusão da precipitação e evapotranspiração pode melhorar o desempenho do modelo, assim a inclusão dessas variáveis no modelo mecanístico provavelmente melhoraria a sua predição. Adicionalmente, o uso de parâmetros com grau elevado de incerteza pode interferir nos resultados, como é o caso de dados da média mensal da temperatura usados nas nossas análises. Pelo fato dessa medida ser da temperatura do ar, o poder preditivo, principalmente do modelo mecanístico, pode ser limitado (Kearney e Porter, 2004; Buckley e col., 2010), pois não captura com precisão a temperatura exata do ambiente em que a espécie habita. Por outro lado, embora os limites de temperatura para *R. granulosa* obtidos em laboratório (Navas e col., 2007) tenham sido assumidos como os ideais para a manutenção da espécie, é válido ressaltar que na natureza a temperatura pode influenciar a sobrevivência da espécie de várias formas. Uma análise exploratória utilizando vários limites de tolerância termal, estipulados arbitrariamente, mostrou que ao diminuir as margens de tolerância, houve uma redução considerável da distribuição potencial, ficando esta limitada a regiões com maiores índices de umidade. Desta forma, é esperado que haja uma interação entre as variáveis ambientais e que a temperatura usada em laboratório pode não ser o único fator que afeta o desempenho da espécie.

Os modelos correlativos deveriam ser bem empregados somente quando há um bom conhecimento sobre a distribuição da espécie, bem como das variáveis ambientais que podem limitar sua área de ocorrência (Morin e Thuiller 2009; Araujo e Guisan, 2006). Por outro lado, se uma espécie é restringida por uma condição fisiológica específica, como temperatura no caso dos ectotérmicos, um modelo mecanístico que envolva informações acerca de características morfológicas e fisiológicas seria a melhor opção (Buckley e col., 2010). De acordo com Guisan e Thuiller (2005), o conhecimento fisiológico evita predições indiretas, assim modelos mecanísticos também podem ser usados quando fenótipos variam ao longo da distribuição, pois as implicações da distribuição dessa variação podem ser diretamente relacionadas à variação fenotípica por modelar linhagens melhor do que espécies (Peterson e Holt 2003; Rissler e col. 2006). Sem dúvida para a melhoria dos dois tipos de modelos seria necessário mais informações sobre a variação geográfica nas características (fenotípicas e genotípicas) ao longo da distribui-

ção da espécie.

O envelope bioclimático de *R. granulosa* certamente não pode ser definido somente com base nas variáveis preditoras utilizadas neste estudo. Contudo, os resultados apresentados aqui fornecem subsídios para a melhoria dos modelos de distribuição. É consenso de que a relação entre clima e distribuição das espécies, e, portanto, a relação entre mudanças climáticas e mudanças nas áreas de distribuição está bem estabelecida na Ecologia. Apesar deste estudo ter chamado a atenção para o fato de que a temperatura exerce grande influência sobre a distribuição espacial de *R. granulosa*, a utilização dos métodos de modelagem do nicho climático requer um pressuposto básico. Esses métodos assumem que a distribuição atual das espécies está em equilíbrio com o clima, ignorando, por exemplo, os efeitos da interação entre as espécies (competição ou predação), a possibilidade de adaptação e a habilidade de dispersão e migração. De acordo com Lee e col. (2009), na maioria das situações continentais, os mecanismos que regem a variação espacial na estrutura da abundância são provavelmente complexos, incluindo não somente tolerância fisiológica e preferência de recursos, mas também variação espacial de parasitismo e predação, habilidades de dispersão e interações ao longo das metacomunidades (Brewer e Gaston 2002, 2003; Leibold e col. 2004; de Mazancourt e col. 2008). Ao mesmo tempo, um melhor desenvolvimento dos modelos correlativos e mecanísticos é importante para melhorar as previsões da distribuição futura da espécie sob efeitos de mudança climática. Portanto, baseando-se nos resultados deste trabalho, o ideal seria futuramente desenvolver modelos que incluam cenários presente e futuro, incluindo dados de temperatura, fisiologia e interações inter e intra-específicas para uma melhor avaliação da distribuição potencial.

Agradecimentos

Agradecemos à Patrícia Narvaes por gentilmente fornecer os pontos de ocorrência. Este estudo recebeu o apoio da Capes através das bolsas concedidas à F.A.S.Casemiro (PNPD, proc.02391/09-0) e S.F.Gouveia (DS) e do CNPq pela bolsa de pesquisador 1A à J.A.F.Diniz-Filho.

Referências

Allouche O., Tsoar, A., e Kadmon, R. (2006) Assessing the Accuracy of Species Distribution Models. *Journal of Applied ecology* 43, 1223-1232.

Araújo, M. B. e Rahbek, C. (2006). How Does Climate Change Affect Biodiversity. *Science* 313, 1396-1397.

Araújo, M. B. e Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677-1688.

Araújo, M. B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L., e Williams, P. H. (2004). Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 10, 1618-1626.

Beaumont L. J., Hughes L. e Poulsen, M. (2005) Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling* 186: 250-269.

Brewer, A. M. e Gaston, K. J. 2002 The geographical range structure of the holly leaf-miner. I. Population density. *Journal of Animal Ecology* 71, 99-111.

Brewer, A. M. e Gaston, K. J. 2003 The geographical range structure of the holly leaf-miner. II. Demographic rates. *Journal of Animal Ecology* 72, 82-93.

Brown, J. H., Stevens, G. C. e Kaufman, D. M. (1996). The Geographic Range: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 597-623

Buckley, L. B., Urban, M. C., Angilletta, M. J., Crozier, L. G., Rissler, L. J., e Sears, M. W. (2010). Can mechanism inform species' distribution models? *Ecology letters* 1041-1054.

Chilcott, C., Hilbert, D. e Howden, M. (2003). Modelling biodiversity and climate change. In: Howden, M., Hughes, L., Dunlop, M., Zethoven, I., Hilbert, D. e Chilcott, C. (Eds.), *Climate Change Impacts on Biodiversity in Australia: Outcomes of a Workshop Sponsored by the Biological Diversity Advisory Committee*. Environment Australia, Canberra, pp. 63-66.

Chown, S. L., e Gaston, K. J. (2008). Macrophysiology for a changing world. *Proceedings of the Royal Society B* 275, 1469-1478.

de Mazancourt, C., Johnson, E. e Barraclough, T. G. 2008 Biodiversity inhibits species' evolutionary responses to changing environments. *Ecol. Lett.* 11, 380-388.

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C. e Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude Thermal Safety margin. *PNAS* 105, 6668-6672.

Dormann, C. F. (2007) Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic Applied Ecology* 8, 387-397.

Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R., e Mearns, L. O. (2000). Climate Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. *Science*, 289: 2068-2074.

Fielding, A. H. e Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24, 38-49.

Foden, W., Mace, G., Vié, J.-C., Angulo, A., Butchart, S., DeVantier, L., Dublin, H., Gutsche, A., Stuart, S. and Turak, E. (2008). Species susceptibility to climate change impacts. In: J.-C. Vié, C. Hilton-Taylor and S.N. Stuart (Eds). *The 2008 Review of The IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN Gland, Switzerland.

Franklin, J. (2010). *Mapping Species Distribution*. Cambridge University Press. 320 p.

Gaston, K. J., Chown, S. L., Calosi, P., Bernardo, J., Bilton, D. T., Clarke, A., Clusella-Trullas, S., Ghalambor, C. K., Konarzewski, M., Peck, L. S., Porter, W. P., Pörtner, H. O., Rezende, E. L., Schulte, P. M., Spicer, J. I., Stillman, J. H., Terblanche, J. S. e van Kleunen, M. (2009). Macrophysiology: a conceptual reunification. *The American naturalist* 174, 595-612.

Guisan, A., e Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8, 993-1009.

Hartley, S., Krushelnicky, P. D., e Lester, P. J. (2010). Integrating physiology, population dynamics and climate to make multi-scale predictions for the spread of an invasive insect: the Argentine ant at Haleakala National Park, Hawaii. *Ecography* 33, 83-94.

Helmuth, B. J., Kingsolver, G. e Carrington, E. (2005). Biophysics, physiology ecology, and climate change: Does Mechanism

- matter? Annual review of Physiology 67, 177-201.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones e Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25, 1965-1978.
- Hofmann, G. E. e Todgham, A. E. (2009). Living in the Now: Physiological Mechanisms to Tolerate a Rapidly Changing Environment. Annual Review of Physiology 72, 1-19.
- Kearney, M. (2006). Habitat, environment and niche: what are we modelling? Oikos 115, 186-191.
- Kearney, M. R. e Porter, W. P. (2004). Mapping the Fundamental Niche: Physiology, Climate, and the Distribution of a Nocturnal Lizard. Ecology 85, 3119-3131.
- Kearney, M. R. e Porter, W. P. (2009). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. Ecology Letters 12, 334-350.
- Kearney, M. R., Phillips, B. L., Tracy, C.R., Christian, K.A., Betts, G. and W.P. Porter. (2008). Modelling species distributions without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. Ecography 31, 423-434.
- Kearney, M. R., Wintle, B. A. e Porter, W. P. (2010). Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. Conservation Letters 3, 203-213.
- Lee J. E., Janion, C., Marais E., van Vuuren J. B. e Chown S. L. (2009). Physiological tolerances account for range limits and abundance structure in an invasive slug. Proceedings of the Royal Society of London B 276, 1459-1468
- Leibold, M. A. Holyoak, M., Mouquet, N. Amarasekare, P. Chase, J. M. Hoopes, M. F. Holt, R. D. Shurin, J. B. Law, R. Tilman, D. Loreau, M. e Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters 7, 601-613.
- Manel, S., Williams, H. C. e Ormerod, S. J. (2001). Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. Journal of Applied Ecology 38, 921-931.
- Morin, X. e Thuiller, W. 2009 Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. Ecology 90, 1301-1313.
- Narvaes, P. e Rodrigues, M. T. (2009). Taxonomic revision of *Rhinella granulosa* species group (Amphibia, Anura, Bufonidae), with a description of a new species. Arquivos de Zoologia 40, 1-73.
- Navas, C. A., Antoniazzi, M. M., Carvalho, J. E., Suzuki, H. e Jared, C. (2007). Physiological basis for diurnal activity in dispersing juvenile *Bufo granulatus* in the Caatinga, a Brazilian semi-arid environment. Comparative biochemistry and physiology. Part A, 147, 647-657.
- Navas, C. A., Antoniazzi, M. M., Jared, C. (2004). Preliminary assessment of anuran physiological and morphological adaptation to the Caatinga, a Brazilian semi-arid environment. In: Morris, S. e Vosloo, A. (Eds.), Animals and Environments. Proceedings of the Third International Conference of Comparative Physiology and Biochemistry, 1275. Elsevier, Cambridge, pp. 298-305.
- Nix, H. A. (1986). A biogeographic analysis of Australian elapid snakes; in Atlas of elapid snakes of Australia (ed.) R Longmore (Canberra: Australian Government Publishing Service), pp 4-15.
- Pearson, R. G., e Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Global Ecology and Biogeography 12, 361- 371.
- Peterson, A. T. (2001) Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. Condor 103, 599-605.
- Peterson, A. T. e Holt, R. D. (2003). Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. Ecology Letters 6, 774-782.
- Prates, I. e Navas, C. A. (2009). Cutaneous Resistance to Evaporative Water Loss in Brazilian *Rhinella* (Anura: Bufonidae) from Contrasting Environments. Copeia 3, 618-622.
- Rissler, L. J., Hijmans, R. J., Graham, C. H., Moritz, C. e Wake, D. B. (2006). Phylogeographic lineages and species comparisons in conservation analyses: a case study of California herpetofauna. American Naturalist 167, 655-666.
- Spicer, J. I. e Gaston, K. J. (1999). Physiological diversity and its ecological implications. Blackwell Science, Oxford. 241 p.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, G., Hickler, T., Midgley, G. F., Paterson, J., Schurr, F. M., Sykes, M. T., Zimmermann, N. E. (2008) Predicting global change impacts on plant species distributions: future challenges. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 9, 137-152.
- Williams, S. E., Bolitho, E. E. e Fox, S. (2003). Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. Proceedings of the Royal Society of London B, 270, 1887-1892
- Willmott, C. J. e Matsuura K. (2001) Terrestrial Water Budget Data Archive: Monthly Time Series (1950-1999). Disponível em <http://www.sage.wisc.edu/>.

Microbiota, secreções cutâneas e microclima: consequências para os anfíbios

Microflora, skin secretions and microclimate: implications for amphibians

Ananda Brito de Assis

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

Resumo. O significado das mudanças climáticas para os anfíbios, em sinergismo com outros impactos antropogênicos, está atrelado às possíveis mudanças dos microclimas nos habitats ocupados. Nesse contexto, os eventos de epidemias merecem destaque, uma vez que, é provável que as modificações no meio ambiente contribuam para a crescente disseminação de doenças. A primeira proteção dos anfíbios contra muitas doenças é a pele, junto com as suas secreções e microbiota, e são primordiais porque muitos dos agentes infecciosos envolvidos atuam nesse tecido. As principais barreiras são a microbiota residente e as secreções cutâneas, que possuem efeito antibiótico contra organismos patogênicos conhecidos. O ambiente modula as características inerentes a esses componentes, e por meio desses, mudanças nos padrões microclimáticos poderiam determinar os níveis de vulnerabilidade das populações de anfíbios aos patógenos.

Palavras-chave. *Anfíbios, microclima, microbiota, secreções cutâneas.*

Abstract. The meaning of climate change for amphibians, in synergy with other anthropogenic impacts, is linked to possible changes in the microclimate in the habitats occupied. In this context, the events of epidemics are highlighted, since it is likely that changes in the environment contribute to the increasing spread of diseases. The first protection of amphibians, against several diseases, is the skin with its associated secretions and microbiota, all of them essential because many infectious agents operate through the skin. The main barriers are the resident microflora and skin secretions, which have an antibiotic effect against pathogenic organisms known. The environment modulates the inherent characteristics of these components and at the same time, changes in climatic patterns may dictate significant changes in these components and, consequently, make amphibians more susceptible to pathogens.

Keywords. *Amphibians, microclimate, cutaneous microflora, skin secretions.*

A perda da biodiversidade é uma consequência dos impactos ambientais provocados pela atividade humana nas áreas naturais (Keisecker e Blaustein, 2001; Pinto e Assis, 2005; Myers e col. 2000). Individualmente, os fatores apontados são bem conhecidos, destacando-se as mudanças climáticas, o aumento da incidência de radiação ultravioleta (UV-B), a introdução de espécies exóticas, a contaminação por agentes tóxicos e o desmatamento (Blaustein e Keisecker, 2002). Adicionalmente, é provável que a ocorrência desses impactos contribua para a crescente disseminação de doenças nas populações selvagens (Lips e col., 2006), na medida em que os indivíduos tornam-se mais susceptíveis e os patógenos mais distribuídos. Isso porque, muitas vezes, alterações em variáveis físico-químicas do ambiente estão relacionadas com uma maior vulnerabilidade fisiológica dos indivíduos (Christin e col., 2004; Raffel e col., 2006).

Anfíbios são vulneráveis às mudanças no ambiente e, para estes, a ocorrência de epidemias tem sido mencionada como causa de declínio e extinção de populações (Carey e col., 1999; Schumacher, 2006). Uma maior vulnerabilidade dos anfíbios às modificações ambientais provavelmente está relacionada às características de pele, pois, sendo esse um substrato muito permeável, permite a livre passagem de elementos disponíveis no ambiente e está mais sujeito às infecções por microrganismos (Wells, 2007).

Apesar das ameaças à sobrevivência, os anfíbios possuem alguns mecanismos que lhes conferem resistência e permanência em seus habitats naturais. Esses animais contam, por exemplo, com um sofisticado sistema imune e é na pele que estão as defesas primárias contra microrganismos patogênicos (Zaslouff 2002). Essas barreiras de proteção são importantes no cenário atual porque as

Contato do autor:

ananda_wu@yahoo.com.br

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun12

principais epidemias mencionadas como causas de perda de populações de anfíbios afetam esses hospedeiros por meio de infecções na pele (Mouriño e col., 2006; Carey e col., 1999). Além disso, a resposta às infecções nesse tecido mediada por células do sistema imune, neutrófilos, linfócitos e macrófagos, é fraca (Carey, 2000) o que torna ainda mais importante a presença de outros mecanismos de primeira proteção.

Além de componentes mecânicos, a proteção na pele inclui mecanismos bioquímicos e biológicos derivados tanto da secreção de moléculas bioativas a partir das glândulas dérmicas quanto da comunidade microbiana ali residente, respectivamente. Entre os mecanismos bioquímicos é conhecido o potencial antimicrobiano dos peptídeos secretados das glândulas dérmicas contra importantes patógenos como o fungo quitrídio *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) (Woodhams e col., 2006). Este fungo é mencionado como uma das principais ameaças às populações selvagens de anfíbios, sendo considerado, por alguns autores, como causa de declínio e extinção de algumas populações, em diferentes regiões do mundo (Daszak e col., 2011; Lips e col., 2006; Carey, 1999).

Os mecanismos biológicos de proteção incluem a microbiota residente na pele que é composta por espécies de fungos e bactérias produtoras de antibióticos. Ensaios *in vitro* demonstram que espécies bacterianas isoladas de comunidades cutâneas de anfíbios podem apresentar ação potente contra patógenos que afetam populações selvagens de anfíbios, inclusive o fungo quitrídio acima mencionado (Harris e col., 2006; Woodhams e col., 2007; Lauer e col., 2008; Brucker, 2008).

Podemos sugerir que, com base nas discussões das seções seguintes, os atributos inerentes à pele dos anfíbios podem ser afetados pelas condições ambientais às quais os animais são expostos e de que pode haver relação entre as secreções cutâneas e o perfil de microbiota residente. Se isso de fato ocorrer, haveria então uma relação complexa na qual o ambiente pode afetar os mecanismos de proteção da pele – secreções e microbiota – e essas mudanças, por sua vez, podem afetar a susceptibilidade dos indivíduos à ação de agentes patogênicos.

Secreções cutâneas

Fatores externos e internos parecem modular ou afetar a secreção de moléculas bioativas na pele dos anfíbios. Alguns exemplos mostram que o ambiente no qual o animal está inserido têm relação com as características das secreções dérmicas. Em pelo menos algumas espécies de anuros a dieta parece ser um fator externo essencial na modulação das secreções cutâneas. Por exemplo, a produção de Tetrodotoxina (TTX), uma potente toxina, encontrada na pele de anfíbios – quatro famílias da ordem Anura e duas famílias da ordem Caudata (Hanifin, 2010) – parece ser produzida mediante o seqüestro de moléculas da dieta desses animais, embora as relações simbióticas com micro-organismos possam ter um papel importante (Daly e col., 1996). Modificações na dieta podem estar relacionadas com variações interpopulacionais de perfis moleculares das secreções glandulares e autores

afirmam que tais variações ditam mudanças na susceptibilidade dos indivíduos ao fungo quitrídio (Woodhams e col., 2006). Poluentes podem também afetar a produção de peptídeos em anuros. Por exemplo, o inseticida comercializado como carbaril (1-naftil metilcarbamato), mimetiza o neurotransmissor norepinefrina no sistema nervoso simpático, interferindo na via de liberação de moléculas através das glândulas dérmicas, havendo, portanto uma diminuição na eficiência desse componente do sistema imune inato, o que torna os indivíduos mais susceptíveis à ação de agentes infecciosos (Davidson, 2007). De modo geral, alguns poluentes favorecem o estresse fisiológico em anuros (Christin e col., 2004) e tal condição também pode afetar a secreção cutânea, como demonstrado em uma espécie da família Ranidae. Também nessa espécie, a exposição à glicocorticóides, hormônios relacionados ao estresse, inibem a transcrição dos genes codificantes para peptídeos antimicrobianos (Simmaco e col., 1997). Por fim, há indícios de que as variações encontradas para os peptídeos antimicrobianos sejam determinadas pelas comunidades microbianas do ambiente, havendo inclusive, especificidade de peptídeos para com os tipos de microrganismos (Simmaco e col., 1998; Wells, 2007).

A partir dessas propriedades é possível indicar as alterações nos padrões microclimáticos dos microhabitats como moduladores dos perfis de secreções glandulares da pele dos anfíbios, e prever consequências. Por exemplo, se mudanças na temperatura e disponibilidade de água ditam mudanças no tipo e disponibilidade de presas (Connor, 2008), o que determinaria uma diferenciação na produção dos peptídeos antimicrobianos e, portanto, maior susceptibilidade a agentes infecciosos na pele. A mesmo se aplica aos demais moduladores.

Microbiota cutânea

Os microrganismos são vulneráveis às alterações de variáveis físico-químicas no substrato onde vivem, tais como temperatura, pH, disponibilidade de água, radiação, nutrientes e outros (Madigan e col., 2004). É possível que características da história natural, por exemplo, o microhabitat ocupado pelos indivíduos contribua para a determinação dos perfis das comunidades microbianas da pele, assim como as próprias condições fisiológicas do hospedeiro.

A partir de estudos prévios, não publicados, realizados por método DGGE – Denaturing Gradient Gel Electrophoresis – observamos que o perfil das comunidades microbianas presentes sobre a pele de anfíbios sobrepuja parcialmente aquele das comunidades microbianas dos microhabitats ocupados pelos animais (Assis e col., não publicado). Culp e col., 2007 também detectaram a presença de entidades microbianas típicas de ambientes, como componentes das microbiotas cutâneas de três espécies de anfíbios. Dessa forma, podemos apontar o ambiente como um componente importante na colonização e composição das comunidades que se estabelecem sobre a pele dos anfíbios.

Microrganismos presentes nos ambientes estão sujeitos às alterações das variáveis físico-químicas ali pre-

sentes, assim, uma vez que, substratos dentro das florestas, o solo, por exemplo, experimenta alterações profundas nos componentes abióticos a partir de impactos antropogênicos, e que essas alterações determinam mudanças na composição das comunidades microbianas de solo (Zilli e col., 2003), as alterações nos microambientes ocupados por esses animais poderiam guardar relação com a estrutura das comunidades microbianas cutâneas em anuros.

A pele também é importante de ser considerada como um substrato e, como tal, também está passível de sofrer alterações em suas características físico-químicas conforme o ambiente. As condições microclimáticas dos habitats ocupados, assim como a temperatura e outras variáveis como intensidade e tipo de radiação solar, pH e umidade ou ainda concentração de diversos produtos químicos externos, podem afetar o substrato pele e, conseqüentemente, a composição da microbiota ali residente (Pelczar e col., 1981; Madigan e col., 2004; Kennedy e Smith, 1995). Mesmo em condições naturais, a pele dos animais não é um substrato constante e pode variar conforme as condições ambientais, por exemplo, durante a termorregulação ou secreção de ceras e muco para diminuir a perda de água, além de venenos para defesa (Daly, 1995).

O significado das mudanças climáticas, em sinergismo com outros impactos antropogênicos, para a microbiota e secreções cutâneas, está atrelado às mudanças nos microclimas dos habitats ocupados pelos anfíbios. Em decorrência das mudanças climáticas é esperado que ocorram mudanças na distribuição das espécies, como possíveis migrações e colonização de novos sítios (Haddad e col., 2008; Costa e col., 2012), o que proporcionaria o contato com novas comunidades microbianas e uma conseqüente modulação das comunidades residentes na pele. Porém, independentemente disso, na microbiota cutânea dos anfíbios estão presentes patógenos oportunistas (Assis e col., não publicado), que podem provocar infecções quando o hospedeiro é submetido a condições ambientais subótimas. Por exemplo, *Aeromonas hydrophila*, espécie bacteriana presente na microbiota cutânea residente, é agente causador da doença-das-pernas-vermelhas, que infecciona órgãos internos e pele (Mouriño e col., 2006; Carey e col., 1999).

Em alguns casos, alterações nos regimes climáticos poderiam, inclusive, favorecer a proliferação dos microrganismos patogênicos. A temperatura de fato tem efeito sobre a microbiota residente e os patógenos na pele do hospedeiro. Foi observado, por exemplo, que o progresso da infecção por *Bd* é afetado pelos regimes termais aos quais os animais são expostos, sendo que, algumas temperaturas diminuem os níveis de infecção causada pelo fungo (Woodhams e col., 2003).

Por serem animais ectotérmicos, não só o ambiente de forma direta, mas as temperaturas corpóreas adquiridas durante a termorregulação podem afetar as comunidades microbianas da pele e, mesmo nesse caso, os microclimas têm papel fundamental uma vez que as temperaturas corpóreas são determinadas pela troca de calor com o ar, água e solo (Feder e Burggren, 1992).

Assim, novos padrões microclimáticos dos habitats

terão influência direta sobre a biologia dos anfíbios, microbiota cutânea residente e eventos de doenças provocadas pelo desequilíbrio na relação patógeno-hospedeiro.

Agradecimentos

Agradeço aos coordenadores da Revista da Biologia pela iniciativa de elaborar este número especial e aos revisores Luís Felipe Toledo e Carlos Arturo Navas Iannini (editor) pelas ótimas sugestões, que enriqueceram a produção deste texto. A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo é a financiadora dessa pesquisa.

Referências

- Assis, A.B., Navas, C.A. e Barreto, C.C. (In prep.). Perfis de microbiotas cutâneas em quatro espécies de anfíbios da Floresta Atlântica.
- Blaustein, A.R. & Kiesecker, J.M. (2002) Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters* 5: 597-608.
- Brucker, R.M., Harris, R.N., Schwantes, C.R., Gallaher, T.N. e Flaherty, D.C., Lam, B.A., Minbiole, K.P.C. (2008). Amphibian chemical defense: Antifungal metabolites of the microsymbiont *Janthinobacterium lividum* on the salamander *Plethodon cinereus*. *Journal of Chemical Ecology* 34, 1422-1429.
- Carey, C., Cohen, N. e Rollins-Smith, L. (1999). Amphibian declines: an immunological perspective. *Developmental and Comparative Immunology* 23, 459-472.
- Carey, C. (2000). Infectious disease and worldwide declines of amphibian populations, with comments on emerging diseases in coral reef organisms and humans. *Environmental Health Perspectives* 108, 143-150.
- Christin, M.S., Ménard, L., Gendron, A.D., Ruby, S., Cyr, D., Marcogliese, D.J., Rollins-Smith, L. e Fournier, M. (2004). Effects of agricultural pesticides on the immune system of *Xenopus laevis* e *Rana pipiens*. *Aquatic Toxicology* 67, 33-43.
- Connor, S. (2008) Insects' will be climate change's first victims. *The independent Journal. Science*.
- 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.
- Culp, C.E., Falkinham III, J.O. e Belden, L.K. (2007). Identification of the natural bacterial microflora on the skin of Eastern newts, Bullfrog tadpoles e Redbacked salamanders. *Herpetologica* 63, 66-71.
- Daly, J.W. (1995). The chemistry of poisons in amphibian skin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92, 9-13.
- Daly, J., Padgett, W.L., Saunders, R.L. e Cover, J.F. (1997). Absence of tetrodotoxins in a captive-raised riparian frog, *Atelopus varius*. *Toxicon* 35, 705-709.
- Daszak, P.; Cunningham, A.; Hyatt, A.D. (2001) Anthropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta Tropica* 78: 103-116.
- Davidson, C., Benard, M.F., Shaffer, H.B., Parker, J.M., O'Leary, C., Conlon, J.M. e Rollins-Smith, L.A. (2007). Effects of chytrid e carbaryl exposure on survival, growth e skin peptide defenses in Foothill Yellow-legged frogs. *Environmental Science & Technology* 41, 1771-1776.
- Feder, M.E. e Burggren, W.W. (1992) *Environmental Physiology of the Amphibians*. Chicago: The University Chicago Press.
- Haddad, C.F., Giovanelli, J.G.R. e Alexerino, J. (2008). O

- aquecimento global e seis efeitos na distribuição e declínio dos anfíbios. Em: *Biologia & Mudanças Climáticas no Brasil*. São Carlos: RiMa Editora. Marcos J. Buckeridge Ed. 195-206.
- Harris, R.N., James, T.Y., Lauer, A., Simon, M.A. e Patel, A. (2006). Amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* is inhibited by the cutaneous bacteria of amphibian species. *EcoHealth* 3, 53-56.
- Kennedy, A.C. e Smith, K.L. (1995). Soil microbial diversity e the sustainability of agricultural soils. *Plant e Soil* 170, 75-86.
- Kiesecker, J.M.; Blaustein. A.R.; Belden, L.K.(2001) Complex causes of amphibian population declines. *Nature* 410:681-684.
- Lauer, A., Simon, M.A., Banning, J.L, Lam ,B.A. e Harris, R.N. (2008). Diversity of cutaneous bacteria with antifungal activity isolated from female four-toed salamanders. *The ISME Journal. Multidisciplinary Journal of Microbial ecology*, 2, 145-157.
- Lips, K.R., Brem, F., Brenes, R., Reeve, J.D., Alford, R.A., Voyles, J., Carey, C., Livo, L., Pessier, A. P. e Collins, J.P. (2006). Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *PNAS*, 103, 3165-3170.
- Madigan, M. T., Martinko, J.M. e Parker, J. (2004). *Microbiologia de Brock*. São Paulo: Prentice Hall, 10ª Ed.
- Mourinho, J.L.P., Martins, M.L., Yamashita. M.M., Batista, C.R.V. e Pereira, M.A. (2006). Isolamento de *Aeromonas hydrophila* em girinos de rã-touro na metamorfose. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 41, 1325-1327.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B.; Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Pelczar, M. e Reid, R.(1981). *Microbiologia Vol II*. São Paulo: McGraw-Hill do Brasil.
- Pinto, L.P. e Assis, C.W. Dinâmica da perda da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira: uma introdução (2005). In: *State of the Hotspots. Mata Atlântica: Biodiversidade, ameaças e perspectivas*. Galindo-Leal, C. e Câmara, I.G. Fundação SOS Mata Atlântica e Conservação Internacional. Belo Horizonte.
- Raffel, T.R., Rohr, J.R., Kieseckers, J.M. e Hudson, P.J. (2006). Negative effects of changing temperature on amphibian immunity under field conditions. *Functional Ecology* 20, 819-828.
- Schumacher, J. (2006). Selected infectious diseases of wild reptiles e amphibians. *Journal of Exotic Pet Medicine* 15, 18-24.
- Simmaco, M., Boman, A., Mangoni, M.L., Mignogna, G., Miele, R., Barra, D. e Boman, H.G. (1997). Effect of glucocorticoids on the synthesis of antimicrobial peptides in amphibian skin. *Federation of European Biochemical Society – FEBS – Letters* 416, 273-275.
- Simmaco, M., Mignogna, G. e Barra, D. (1998). Antimicrobial peptides from amphibian skin: what do they tell us? *Biopolymers* 47, 435-450.
- Wells, K.D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. The Chicago University Press.
- Woodhams, D.C., Alford, R.A. e Maranteli, G. (2003). Emerging disease of amphibian cured by elevated body temperature. *Diseases of aquatic* 55, 65-67.
- Woodhams, D.C., Rollins-Smith, L.A., Carey, C., Reinert, L., Tyler, M.J. e Alford, R.A. (2006). Population trends associated with skin peptide defenses against chytridiomycosis in Australian frogs. *Oecologia* 146, 531-540.
- Woodhams, D.C., Vredenburg, V.T., Simon, M.A., Bilheimer, D.B., Shakhmouradian, B.S., Shyr, Y., Briggs, C.J., Rollins-Smith, L. A. e Harris, R.N. (2007). Symbiotic bacteria contribute to innate immune defenses of the threatened mountain yellow-legged frog, *Rana mucosa*. *Biological Conservation* 138, 390-398.
- Zasloff, M. (2002). Antimicrobial peptides of multicellular organisms. *Nature* 415, 389-395.
- Zilli, J.E., Rumjanek, N.G., Xavier, G.R., Coutinho, H.L.C. e Neves, M.C.P. (2003). Diversidade microbiana como indicador de qualidade do solo. *Cadernos de Ciência & Tecnologia* 20, 391-411.

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

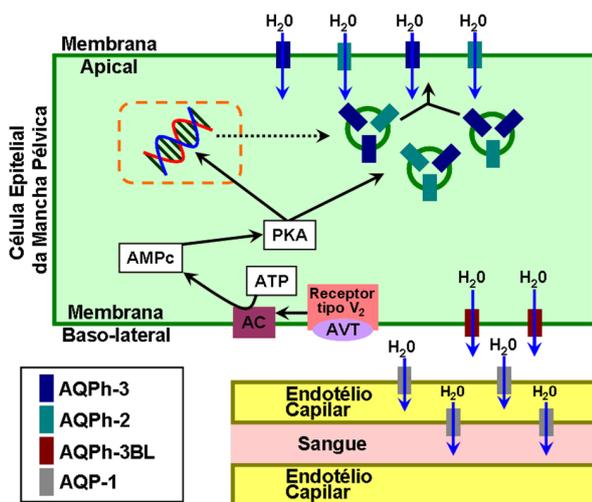


Figura 1. Modelo de translocação de aquaporinas nas células epiteliais da mancha pélvica de *Hyla japonica*, modificado à partir de Suzuki (2007). O AVT se liga a um receptor específico (Receptor tipo V_2), na membrana basolateral das células epiteliais da mancha pélvica, ativando-o. Esse receptor ativado 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

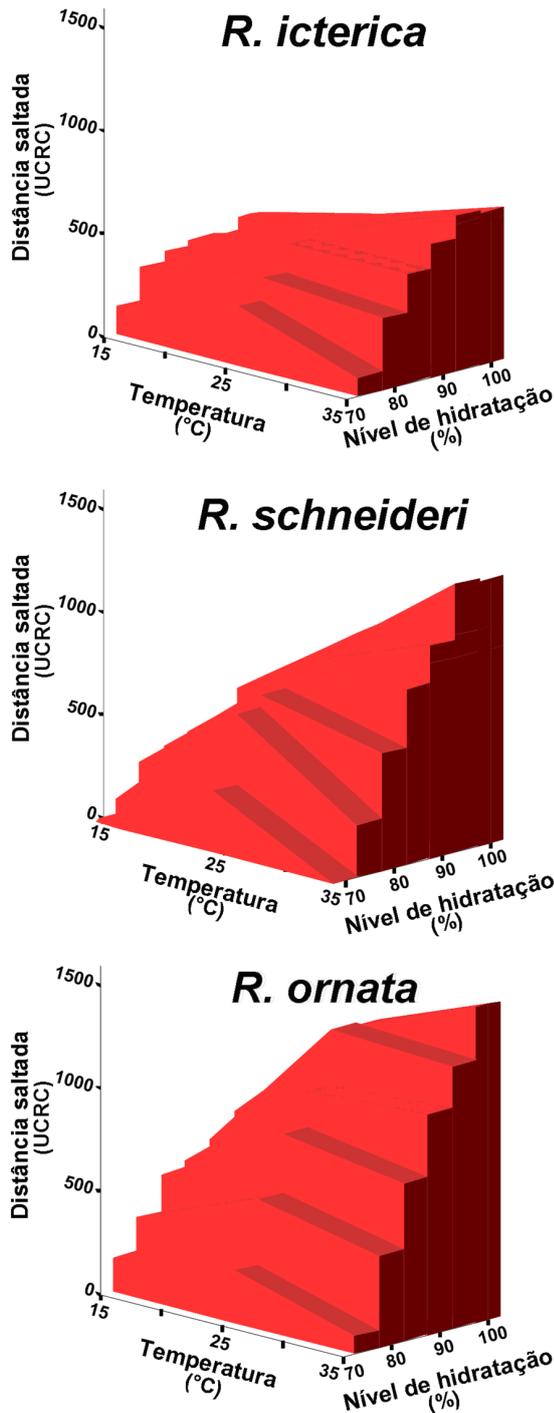


Figura 2. Distância média saltada por três espécies de *Rhinella* do Estado de São Paulo, durante 10 minutos de locomoção forçada a diferentes temperaturas (15, 25, 35°C) e níveis de hidratação (100%, 95%, 90%, 85%, 80%, 75%, 70% de hidratação). Os dados de distância percorrida foram corrigidos pelo 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 granulatus* 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, *Pternohyala 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.

Fatores ambientais e reprodução dos peixes

Environmental factors and fish reproduction

Cristiéle da Silva Ribeiro*, **Renata Guimarães Moreira**

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

Resumo. A fisiologia da reprodução de peixes é um vasto campo científico que aborda um conjunto de processos fisiológicos essenciais para a reprodução, da fertilização do ovo ao comportamento sexual e de desova. Estes processos são modulados diretamente por fatores ambientais que podem direta ou indiretamente determinar o sucesso reprodutivo de uma espécie.

Palavras-chave. *Reprodução de peixes, temperatura, fotoperíodo, mudanças climáticas.*

Abstract. Reproductive physiology of fish is a vast scientific field, which addresses a set of physiological processes essential for reproduction, from egg fertilization to sexual behavior and spawning. These processes are directly modulated by environmental factors which may directly or indirectly determine the reproductive success of a species.

Keywords. *Fish reproduction, temperature, photoperiod, climate changes.*

Os processos fisiológicos envolvidos na reprodução de peixes incluem a diferenciação das gônadas, gametogênese, liberação de gametas fertilização e eclosão dos ovos. Todos estes eventos da cascata reprodutiva são controlados por inúmeros fatores endócrinos ao longo do eixo Hipotálamo-Hipófise-Gônadas. Esses eventos também interagem com outras importantes funções fisiológicas, como nutrição, crescimento (Izquierdo e col., 2001) osmorregulação (Haffray e col., 1995; Le François e Blier, 2003) e respostas a fatores de estresse (Schreck e col., 2001). Além disso, fatores abióticos podem interferir diretamente em todas as fases do processo reprodutivo (figura 1), agindo individualmente, como por exemplo, a temperatura reduzida em fossas marinhas, ou combinados, como a mudança em parâmetros da oxigenação da água em consequência da diminuição de temperatura no mesmo ambiente (Cossins e Crawford, 2005).

Os fatores abióticos podem agir (ou agem) como desencadeadores da reprodução. Sendo assim, é possível afirmar que certas mudanças ambientais podem delimitar o período e o sucesso reprodutivo na maioria dos peixes (Vazzoler, 1996). Tecidos e órgãos específicos do sistema sensorial captam e traduzem sinais sazonais em mensagens neuronais ou neurendócrinas transmitidas ao hipotálamo (Korf, 2006).

A influência humana nos sistemas naturais tem aumentado continuamente, justificando a importância de investigar os aspectos antrópicos que causam estresse em animais em seus sistemas naturais. No ambiente aquático, as ações antrópicas são muito evidentes, levando os organismos muitas vezes a ficarem expostos a efeitos sutis que provocam consequências imprevisíveis. Neste sentido a presente revisão objetiva levantar e explorar os princi-

pais fatores abióticos e seus efeitos sobre a reprodução de peixes como forma de extrapolar estas relações para novos patamares em situações ligadas às mudanças climáticas.

Fotoperíodo

Alguns autores afirmam que o fotoperíodo é o sinal principal e mais livre de interferência para a sincronização da reprodução em teleósteos, agindo como um *zeitgeber* (ciclos ambientais; denominação amplamente utilizada em cronobiologia) claro-escuro principalmente em animais de clima temperado (Migaud e col., 2010). Esta regulação, porém, é altamente variável entre espécies e ao longo da gametogênese, fazendo com que seja necessário pelo menos 12 meses ou 2 ciclos reprodutivos de observações em condições constantes de fotoperíodo, temperatura, salinidade entre outras variáveis para que se possa afirmar algo sobre sincronização endógena (Gwinner, 1986). Isso torna os desenhos experimentais específicos no estudo da sincronização da reprodução em peixes extremamente onerosos.

Desde a década de 80 sabe-se que a temperatura e fotoperíodo afetam a secreção e capacidade de resposta de órgãos-alvo aos hormônios gonadotrópicos (hormônio luteinizante - LH e hormônio folículo-estimulante - FSH), tanto em peixes de clima temperado quanto tropical (Baggerman 1990; Fraile e col., 1994). Nas espécies de regiões temperadas que desovam na primavera ou início do verão, o crescimento gonadal é estimulado por um fotoperíodo longo, geralmente em combinação com altas temperaturas, como no caso de carpas, já nas espécies que desovam no outono ou início do inverno, o crescimento gonadal é estimulado por uma diminuição do fotoperíodo, como para a maioria dos salmonídeos (Baldisserotto, 2002).

Contato do autor:

cristiele@usp.br

Recebido 10abr2011

Aceito 28fev2012

Publicado 21jun2012

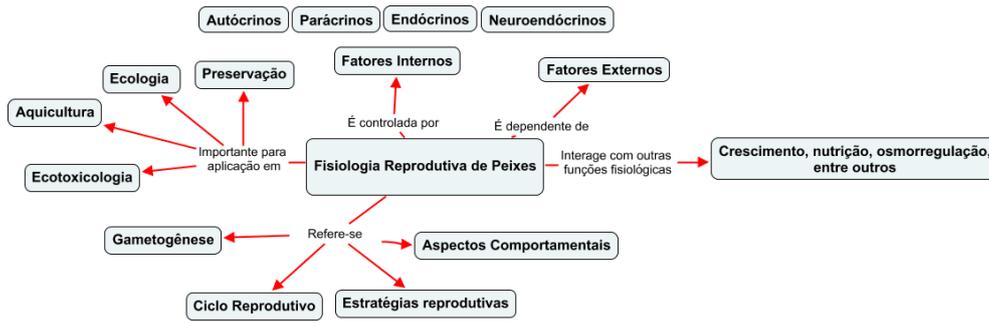


Figura 1- Representação esquemática dos principais componentes de estudos da fisiologia reprodutiva de peixes, modificado de Jalabert, (2008).

O órgão da pineal é o principal órgão responsivo às mudanças de luminosidade atuando como um tradutor fotoendócrino, complementando as funções da retina e outros sistemas sensoriais. Esta glândula contém fotoreceptores extraoculares que funcionam como detectores de luminosidade gerando ciclo circadiano, síntese de prolactina, hormônio de crescimento, pigmentação e outros aspectos endócrinos (Korf, 2006).

Na reprodução a melatonina é reportada como atenuante do desenvolvimento ovariano em condições de dias longos, porém estes efeitos podem ser muito variáveis conforme a espécie e as condições ambientais (Falcon e col., 2003). No desenvolvimento ontogênico observou-se que, em muitas espécies de teleosteos, o órgão da pineal se desenvolve precocemente à retina e outros órgãos sensoriais, sendo então um dos primeiros órgãos de interface dos animais com o ambiente externo (Ekström e Meissl, 1997).

Temperatura

Como ectotérmicos os peixes são geralmente mais ativos quando as temperaturas são mais altas e se encontram dentro dos limites de tolerância da espécie (Lucas e Baras, 2001). Este fator pode modular a ação de hormônios em todos os níveis de controle reprodutivo, especialmente na ovulação e desova (Prötner, 2002).

Algumas espécies de peixes de clima temperado e com alto valor econômico foram, desde a década de 70, testadas nas mais diversas condições de temperatura com o intuito de se estabelecer locais apropriados para a manutenção dos reprodutores adultos. Estes estudos consistiam basicamente na manutenção dos animais e verificações quantitativas e qualitativas do sucesso da gametogênese (taxa de crescimento ovariano e perfil hormonal) e ovulação (número de ovos, taxa de fertilização), processos intimamente relacionados ao sucesso reprodutivo de uma espécie.

Dentre os estudos elucidados acima o salmão, *Salmo salar*, truta *Oncorhynchus mykiss* e a tenca *Tinca tinca* mostraram diferentes estratégias reprodutivas quando os animais foram expostos a temperaturas consideradas fora do limiar de conforto para as espécies em questão. O salmão apresentou queda de cerca de 41% na taxa de ovulação em temperaturas acima de 13°C em comparação

com animais aclimatados a 7°C (Taranger e Hansen, 1993) e uma diminuição significativa dos níveis de vitelogenina em temperaturas abaixo do normal para a espécie (Olin e Decken, 1989). No caso da truta os pesquisadores evidenciaram uma queda significativa na ovulação dos animais em temperaturas abaixo dos 15°C (Pankhurst e col., 1996). Enquanto que para *Tinca tinca* houve um retardado e ausência de crescimento ovariano quando a média da temperatura diária foi inferior a 10 °C (Breton e col., 1980).

Estes resultados demonstram que o sucesso reprodutivo é significativamente prejudicado por fatores abióticos agindo de forma individual, já que todos os outros parâmetros foram isolados nos testes descritos e os autores afirmam que as estritas “janelas de temperatura” ótimas para a reprodução dos animais pode estar intimamente relacionadas à sobrevivência larval.

Para algumas espécies variações do fotoperíodo não alteram o início da primeira maturação sexual e desova, como demonstrado em tilápias. Aparentemente para esta espécie, o fator mais importante para que este processo ocorra é a manutenção de temperaturas entre 28 e 31°C (Baldisserotto, 2002). Além disso, a determinação sexual em peixes tem a temperatura, além da determinação cromossômica, como principal fator desencadeador, sendo que para algumas espécies consideradas como mais sensíveis (Atherinídeos, Poecilídeos, Ciclídeos, *goldfish* e alguns Siluriformes) a razão entre machos e fêmeas diminui com a diminuição da temperatura como consequência da diferenciação ovariana por baixas temperaturas. Na espécie *Paralichthys olivaceus* foram encontradas populações de machos monosexos em temperaturas extremas, enquanto que nas temperaturas intermediárias (ideais para a espécie) observou-se uma razão 1:1 entre machos e fêmeas. A explicação para este processo seria a alta sensibilidade das enzimas do complexo citocromo P450 que convertem andrógenos (testosterona) em estrógenos (estradiol) na via dos hormônios sexuais, hormônios estes de grande importância no desenvolvimento gonadal (Baroiller e D’Cotta, 2001).

Aquecimento Global

A temperatura da superfície terrestre aumentou aproximadamente 0,6°C no último século e as duas décadas passadas foram as mais quentes desde 1891 (Hou-

ghton e col., 2001). O aquecimento da superfície é acelerado pela atividade humana e pode ter consequências drásticas nos processos fisiológicos, afetando, por exemplo, o crescimento, e a reprodução (Prötner, 2002). Neste contexto, vários trabalhos estão sendo realizados com o intuito de elucidar os efeitos do aumento da temperatura sobre a reprodução de peixes nos mais diversos habitats.

Com observações realizadas em *Pomacentrus amboinensis* verificou-se que animais adultos não apresentavam taxas consideráveis de mortalidade a 34°C, porém a 31°C a reprodução era significativamente reduzida e a sobrevivência das larvas praticamente inexistente, sendo este padrão explicado pela reduzida capacidade alostática de gametas e embriões perante mudanças sutis de temperatura de manutenção (Gagliano e col., 2007). Zieba e col., (2010) descrevem desova precoce e maior taxa de sobrevivência da prole em *Lepomis gibbosus* mantidos em temperaturas altas, o que poderia levar ocasionalmente a um processo de explosão demográfica e consequente desequilíbrio ecológico no ambiente natural.

A revisão de Pankhurst e King (2010) descreve os diversos efeitos da elevação da temperatura sobre os mais diversos aspectos reprodutivos de salmonídeos, listando o efeito deletério sobre a produção de esteróides, atraso no processo vitelogênico e consequente diminuição da prole em salmão (*Salmo salar*) além da inibição da espermiacção em truta (*O. mykiss*), e *Salmo salar* em animais mantidos em cativeiro. Para as populações selvagens os autores discutem que as mudanças ambientais podem causar primariamente uma série de ajustes comportamentais, com consequente mudanças nas distribuições geográficas e extinções locais.

Outros fatores

Peixes tropicais tendem a desovar continuamente ao longo do ano ou apresentam picos associados à estação chuvosa. Por exemplo, em tucunaré, *Eigenmannia virescens*, uma combinação de simulação de chuva, aumento do nível da água e diminuição da condutividade induzem a uma completa gametogênese e desova, fato que não ocorre caso os parâmetros sejam testados individualmente. Para outras espécies tropicais como *Pimelodus maculatus*, *Piaractus mesopotamicus*, *P. macropomum*, *Colossoma macropomum* dentre outras espécies tropicais, a chuva parece ter papel decisivo na maturação final e desova (Baldisserotto, 2002).

Para a ictiofauna marinha a temperatura e a salinidade são dois fatores que agem juntos e têm papel fundamental no período de incubação e eclosão de ovos de muitas espécies. O efeito é mais pronunciado nas espécies que vivem em locais rasos e propensos a mudanças ambientais constantes, já que as mudanças na temperatura podem ampliar ou reduzir a faixa de salinidade de um determinado local (Nissling e col., 2006). Mihelakakis e Kitajima (1994) testaram em laboratório o efeito de 12 salinidades e 6 temperaturas nas mais diversas combinações, sobre vários aspectos de incubação e eclosão de ovos de *Sparus sabra* e encontraram condições ideais de eclosão dos ovos na combinação de temperatura entre 18 e 22°C e

salinidade na faixa de 24 a 38‰.

Uma consequência importante decorrente do aumento da temperatura atmosférica é a mudança de solubilidade dos gases na água, principalmente o oxigênio, que apresenta naturalmente uma redução na sua capacidade de solubilização com a elevação da temperatura (Schmidt-Nielsen, 2002). O trabalho de Wu e col. (2003) demonstra que a exposição à hipóxia pode ser considerada um disruptor endócrino à reprodução em peixes por diminuir a concentração de testosterona, estradiol e hormônio estimulador da tireóide (TSH) em *Cyprinus carpio*, com consequente redução de liberação de gametas, taxa de fertilização e sobrevivência larval.

Os peixes são considerados ótimos modelos para estudos fisiológicos por estarem, na sua maioria, restritos à água e sujeitos às mais diversas alterações que este meio pode oferecer. Além disso, dentre todos os processos fisiológicos, a reprodução, por ser considerada um processo altamente custoso energeticamente e ocorrer somente quando os animais estão situados na zona de conforto, tanto ambiental quanto metabólica, revela-se como um importante modelo de estudo para a compreensão da influência dos fatores ambientais sobre os sistemas biológicos.

Conclusões

Os peixes são considerados ótimos modelos para estudos fisiológicos por estarem, na sua maioria, restritos à água e sujeitos às mais diversas alterações que este meio pode oferecer. Este grupo de animais tem, portanto, problemas fisiológicos específicos ligados às mudanças nas condições da água (incluindo níveis de oxigênio, salinidade, temperatura, poluentes e outros) que podem ter um impacto direto e inevitável em células suscetíveis, tecidos e inevitavelmente em todo animal, já que a água está em contato direto com os fluídos internos dos animais através das brânquias e trato gastrointestinal. Os peixes são também um grupo taxonômico extremamente diverso em termos de número de espécies, formas corporais, estratégias de vida, fisiologia e se encontram distribuídos na maioria dos habitats. Por conta de todas estas particularidades oferecem um grande número de modelos de adaptação, aclimatização e aclimatação em exposições a situações naturais e antropogênicas. Além disso, dentre todos os processos fisiológicos, a reprodução, por ser considerada um processo altamente custoso energeticamente, e ocorrer somente quando os animais estão situados na zona de conforto, tanto ambiental quanto metabólica, pode ser um importante modelo de estudo para a compreensão da influência dos fatores ambientais sobre os sistemas biológicos neste e em outros grupos animais.

Agradecimentos

Revista da Biologia pela oportunidade de apresentar esse trabalho, a revisora científica Renata Brandt Nunes pelos comentários e a Fundação de Amparo à pesquisa do estado de São Paulo - FAPESP.

Contribuição dos autores

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

Referências

- Baggerman, B. (1990). Sticklebacks. In Munro, A. D., Scott, A. P. e Lam, T. J. Reproductive seasonality in Teleosts: Environmental Influences. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Baldisserotto, B. (2002). Fisiologia de Peixes Aplicada à Piscicultura. Santa Maria: UFSM.
- Baroiller, J.F. e D’Cotta, H. (2001). Environmental and sex determination in farmed fish. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 130, 399-409.
- Breton, B., Horoszewic, L., Billard, R. e Bienariz, K., (1980). Temperature and reproduction in tench: Effect a rise in the annual temperature regime on gonadotropin level, gametogenesis and spawning II. In: the female. *Reproduction Nutrition Development* 20, 1011-1024.
- Cossins, A.R. e Crawford, D.L. (2005). Fish as models for environmental genomics. *Nature* 6, 324-331.
- Ekström, P. e Meissl, H. (1997). The pineal organ of teleost fishes. *Reviews Fish Biology and Fisheries* 7, 199-284
- Falcon, J., Golthiilf, Y., Coon, S.L. (2003). Genetic, temporal and developmental differences between melatonin rhythm generating systems in the teleost fish pineal organ and retina. *Journal of Neuroendocrinology* 15, 378-382.
- Fraile, B., Sáez, F.J, Vicentini, C.A., Gonzáles, A., De Miguel, M.P. e Paniagua R. (1994). Effects of temperature and photoperiod on the *Gambusia affinis holbrooki* testis during the spermatogenesis period. *Copeia* 1, 216-221.
- Gagliano, M., McCormick, M.I. e Meekan, M.G. (2007). Temperature-induced shifts in selective pressure at a critical developmental transition. *Oecologia* 152, 219-225.
- Gwinner, E. (1986). *Circannual rhythms*. Berlin: Springer Verlag.
- Haffray P., Fostier A., Normant Y., Faure A., Loir M., Jalabert B. e Maisse G. (1995). Impact of sea water rearing or freshwater transfer on final maturation and gamete quality in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquatic Living Resources* 8, 135-145.
- Houghton, J.E.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Noguier, M., Van-Der-Linden, P.J., Maskell, K. e Johnson, C.A. (2001). *Climate change: The scientific basis*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Izquierdo M.S., Fernandez-Palacios, H. e Tacon, A.G.J. (2001). - Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish. *Aquaculture* 197, 25-42.
- Jalabert, B. (2008). An overview of 30 years of international research in some selected fields of the *reproductive physiology of fish*. *Cybio* 32, 7-13.
- Korf, H.M. (2006). The pineal organ. In: Reinecke, M., Zaccane, G., Kapoor, B.G. (eds). *Fish Endocrinology*. Vol 2. USA: Science Publishers.
- Le François, N.R. e Blier, P.U. (2003). Reproductive events and associated reduction in the seawater adaptability of brook charr (*Salvelinus fontinalis*): Evaluation of gill metabolic adjustments. *Aquatic Living Resources* 16, 69-76.
- Lucas, M.C., Baras, E. (2001). *Migration of freshwater fishes*. Malden: Blackwell Science.
- Migaud, H., Davie, A. e Taylor, J.F. (2010). Current knowledge on the photoneuroendocrine regulation of reproduction in temperate fish species. *Journal of Fish Biology* 76, 27-68.
- Mihelakakis, A. e Kitajima, C. (1994). Effects of salinity and temperature on incubation period, hatching rate and morphogenesis of the silver seabream *Sparus sarba* (Forsk., 1775). *Aquaculture* 126, 361-371.
- Nissling, A., Johansson, U. e Jacobsson, M. (2006). Effects of salinity and temperature conditions on the reproductive success of turbot (*Scophthalmus maximus*) in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 80, 230-238.
- Olin, T. e Decken V.D. (1989). Vitellogenin synthesis in Atlantic Salmon (*Salmo salar*) at different acclimation temperatures. *Aquaculture* 79, 397-402.
- Pankhurst, N.W. e King, H.R. (2010). Temperature and salmonid reproduction: implications for aquaculture. *Journal of Fish Biology* 76, 69-85.
- Pankhurst, N. W., Purser, G. J., Van Der Kraak, G., Thomas, P. M. e Forteach, G. N. R. (1996). Effect of holding temperature on ovulation, egg fertility, plasma levels of reproductive hormones and *in vitro* ovarian steroidogenesis in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture* 146, 277-290.
- Prötner, H.O. (2002). Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 132, 739-761.
- Schimdt-Nielsen, K. (2002). *Fisiologia Animal, Adaptação e Meio ambiente*. Editora Santos.
- Schreck, C.B., Contreras-Sanchez, W. e Fitzpatrick, M.S. (2001). Effects of stress on fish reproduction, gamete quality and progeny. *Aquaculture* 197, 3-24.
- Taranger, G. L., Vikingstad, E., Klenke, U., Mayer, I., Stefansson, S. O., Norberg, B., Hansen, T., Zohar, Y. e Andersson, E. (2003). Effects of photoperiod, temperature and GnRH treatment on the reproductive physiology of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) broodstock. *Fish Physiology and Biochemistry A* 28, 403-406.
- Vazzoler, A.E.A.M (1996). *Biologia da Reprodução de Peixes Teleosteos: teoria a prática*. Maringá: EDUEM.
- Wu, R.S.S., B.S. Zhou, D.J. Randall, N.Y.S. Woo and P.K.S e Lam 2003. Aquatic Hypoxia is an endocrine disruptor and impairs fish reproduction. *Environmental Science Technology* 37, 1137-1147.
- Zieba, G., Fox, M.G. e Copp, G.H. (2010). The effect of elevated temperature on spawning of introduced pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Europe. *Journal of Fish Biology* 77, 1850-1855.