

# Tolerância e sensibilidade térmica em anfíbios

Thermal tolerance and sensitivity in amphibians

Marco Katzenberger<sup>1,\*</sup>, Miguel Tejedo<sup>1</sup>, Helder Duarte<sup>1</sup>, Federico Marangoni<sup>2</sup>, Juan Francisco Beltrán<sup>3</sup>

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

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

<sup>3</sup>Departamento 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; Casemiro 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,

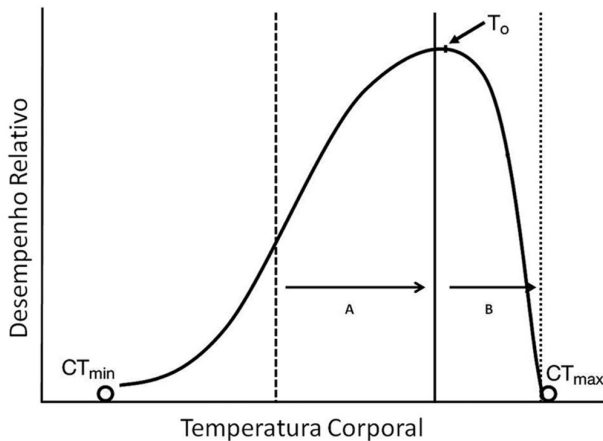


Figura 1. Curva de sensibilidade térmica. As três linhas verticais representam temperaturas médias ambientais. Espécies cuja temperatura de habitat sofra a transição B encontram-se ameaçadas pelo aquecimento global. Espécies com a transição A poderão inclusive beneficiar com o aquecimento global, uma 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<sub>max</sub> 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 fessorialidade: 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.