

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.