

Revista da

Biologia

Volume 12(2)

Julho 2014

ib.usp.br/revista



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

Volume 12(2)

Publicado em julho de 2014



Expediente

Editor Executivo

Carlos Rocha

Coordenadores

Daniela Soltys
Edurado Moretti
Pedro Ribeiro
Rodrigo Pavão

Editores científicos

Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes
André Frazão Helene
Hamilton Haddad Junior
Marcelo Luiz Martins Pompêo
Fabricio Beggiato Baccaro
Fernando Ribeiro Gomes

Consultores científicos

Patricia Carignano Torres
Camila dos Santos de Barros
Danilo Eugênio
Luana Lira Righi
Maíra Mello Rezende Valle
Maíra Portella Ragno
Victor Giovannetti
Fernanda Cardoso de Freitas
Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno
Marcelo Arruda
Ananda Brito

Editores gráficos

Juliana Roscito
Leonardo M. Borges

Volume 12(2)

Índice

- O Relógio Biológico e os ritmos circadianos de mamíferos: uma contextualização histórica** 1
The Biological Clock and the circadian rhythms of mammals: a history contextualization
Leila Eliza Barbosa Lima & Natalí Nadia Guerrero Vargas²
- A influência da temperatura nas histórias de vida de vertebrados** 8
The influence of temperature on the life history of vertebrates
Adrielle Karlokoski Cunha de Oliveira & Igor Soares de Oliveira²
- Para garimpar mais que ouro - uma análise do desempenho olímpico brasileiro** 16
To mine more than gold – an analysis of the brazilian olympic performance
José Guilherme Chaui-Berlinck, José Eduardo Pereira Wilken Bicudo & Mário Sérgio Andrade Ferreira da Silva
- Estrutura trófica da avifauna do Mato do Silva, fragmento de floresta estacional decidual, Chiapetta, Rio Grande do Sul** 22
Trophic structure of the avifauna of Mato Silva, fragment deciduous forest Chiapetta, Rio Grande do Sul
Lucilene Inês Jacoboski, Eunice Frühling dos Santos & Nadiane Pillatt Ramos
- Ictiofauna epígea e subterrânea da área cárstica de Lagoa da Confusão, estado do Tocantins** 29
Epigeal and subterranean ichthyofauna from Lagoa da Confusão karst área, Tocantins State
Milton José de Paula, Alberto Akama, Everton Faustino de Oliveira & Fernando de Moraes

O Relógio Biológico e os ritmos circadianos de mamíferos: uma contextualização histórica

The Biological Clock and the circadian rhythms of mammals: a history contextualization

Leila Eliza Barbosa Lima^{1,*}, Natalí Nadia Guerrero Vargas²

¹Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo

²Departamento de Fisiología Celular, Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México

*Contato do autor: le.biousp@gmail.com

Resumo. O termo “relógio biológico” se refere ao conjunto de mecanismos endógenos capazes de conferir ritmicidade a processos fisiológicos e comportamentais do organismo independentemente das pistas ambientais externas. As estruturas responsáveis por gerar esta ritmicidade são denominadas “osciladores” e sua capacidade oscilatória circadiana é decorrente da expressão rítmica de certas proteínas ao longo do dia, codificadas pelos “genes do relógio”. Nos mamíferos, o oscilador central é composto pelos núcleos supraquiasmáticos (NSQs), os quais são capazes de sincronizar o ritmo das outras células do corpo e os osciladores periféricos ao ciclo claro/escuro ambiental, permitindo que o organismo seja capaz de prever as variações externas circadianas. Fatores genéticos ou ambientais que prejudiquem esta sincronia podem causar diversos distúrbios fisiológicos, inclusive algumas formas de câncer.

Palavras-chave. Ritmo circadiano; Oscilador; Núcleos supraquiasmáticos; Genes do relógio.

Abstract. The term “biological clock” refers to the set of endogenous mechanisms able to confer rhythmicity to physiological and behavioral processes in the body, regardless of external environmental cues. The structures responsible for generating this rhythmicity are called “oscillators” and its circadian oscillatory ability is due to the rhythmic expression of certain proteins throughout the day, encoded by “clock genes”. In mammals, the central oscillator is composed of the suprachiasmatic nuclei (SCN), which are able to synchronize the rhythm of the other body cells and peripheral oscillators to the environmental light / dark cycle, allowing the body to be able to predict the external circadian variations. Genetic or environmental factors that impair this synchrony may cause several physiological disorders, including some forms of cancer.

Keywords. Circadian rhythm; Oscillator; Suprachiasmatic nuclei; Clock genes.

Recebido 20set12

Aceito 25mai14

Publicado 30jul14

Ritmos biológicos: primeiras observações

A existência de ritmos biológicos em plantas, em animais e no homem foi relatada em muitos textos e livros no início da história do homem. Referências sobre eventos biológicos cíclicos podem ser encontradas, por exemplo, no livro do Gênesis e de Eclesiastes, nos relatos de Hipócrates, Aristóteles, entre outros. Porém, a primeira descrição detalhada e com caráter científico que se tem notícia é a de Andróstenes de Thasos em 325 a.C. (apud Schildknecht, 1983), o qual descreveu o movimento diário das folhas da planta *Tamarindus indicus*. No entanto, os primeiros relatos assumiam que esta oscilação de movimentos foliares era uma resposta direta ao estímulo ambiental. Somente dois mil anos depois, em 1729, foram retomadas as des-

crições de movimentos foliares, as quais foram realizadas por Jean Jaques de Mairan. Este astrônomo francês havia observado o movimento periódico das folhas da planta *Mimosa pudica* ao longo do dia e que, mesmo quando era mantida em condição constante de iluminação, sua alternância cíclica diária de movimentos foliares persistia (apud Moore-Ede et al., 1982). Dessa maneira, foi demonstrado que este ritmo biológico persistia mesmo na ausência de pistas ambientais externas, ou seja, não constituía respostas diretas dos estímulos ambientais. Mais tarde, de Candolle em 1835, percebeu que esta mesma planta, mantida em escuridão constante, apresentava um ritmo foliar que variava entre 22 e 23 horas, mas que, em condições normais de iluminação, seu ciclo era ajustado para 24 horas. Isso significa que a manutenção deste rit-

mo é uma expressão da ritmicidade endógena da planta, mas é passível de sincronização pela variável claro/escuro ambiental.

Desde então, passaram a ser observados diversos ritmos que apresentavam períodos de aproximadamente um dia em diversos organismos vegetais e animais, mesmo quando mantidos em condições ambientais constantes. Estes ritmos são denominados “ritmos em livre-curso” e continuam a se expressar durante dias, meses ou anos dependendo da espécie estudada (Marques et al, 1997). O novo período que passa a se expressar no livre-curso é representado pela letra grega “ τ ” (tau) e é característico de uma espécie, podendo haver ligeiras diferenças interindividuais (Marques et al, 1997).

Até meados do século XX, já se havia acumulado um grande número de investigações sobre a ocorrência de ritmos biológicos circadianos e já se visualizava o conceito de um temporizador interno (DeCoursey, 2004). Porém, o termo “Relógio Biológico” foi cunhado pela primeira vez apenas no final da década de 40 pelo cientista alemão Gustav Kramer em seus trabalhos com migração de aves. Ele argumentara que, para que as aves migrassem para o norte na primavera tendo como referência um ponto em constante movimento (o sol), elas necessitariam de uma entidade fisiológica precisa na contagem do tempo, ou seja, um relógio biológico (Kramer, 1952).

Nessa mesma época, já se havia notado que diversas oscilações externas eram capazes de sincronizar os ciclos endógenos de mamíferos, como o ciclo claro/escuro ambiental, temperatura externa, hábito alimentar entre outros (Rotenberget al, 1997). Estas variáveis ambientais foram denominadas “doadoras de tempo” ou “zeitgebers”, em alemão, pelo cientista Aschoff (1951), “agentes arrastadores” por Pittendrigh (1960) e “sincronizadores” por Halberg (1960).

Outros trabalhos que faziam alusão à entidade fisiológica do relógio referenciada por Kramer são os de Curt P. Richter de 1960. Segundo ele, os relógios biológicos seriam “instrumentos do corpo para manter a contagem do tempo, independentemente das pistas ambientais externas”. Essa conclusão surgiu através da observação de que, pacientes hospitalizados, apresentavam ritmos fisiológicos de moléstias com períodos diferentes de 24h, indicando a capacidade do organismo em contar o tempo em diversas unidades. Richter sugeriu também que os diferentes relógios internos podem envolver um ou mais órgãos do corpo e que a localização desses relógios poderia ser periférica ou central.

Dessa forma, Richter foi o primeiro a vislumbrar uma identidade anatômica definida para o relógio biológico em mamíferos e, por isso, deu continuidade a estudos nesse campo nos anos seguintes.

A busca pelo relógio biológico central

O reconhecimento de estruturas centrais do sistema de temporização de mamíferos começou com os experimentos originais de Curt Richter nos anos seguintes (1965, 1967), que consistiam na lesão progressiva do sistema

nervoso central e observação da permanência ou abolição dos ritmos diários de ratos. Destes experimentos, concluiu que o centro responsável pela ritmicidade encontrava-se no hipotálamo. Partindo do princípio de que o sincronizador ambiental mais importante era o ciclo claro/escuro, o grupo de Robert Moore iniciou sua busca pelos olhos e descreveu, pela primeira vez, a via retino-hipotalâmica (Moore e Lenn, 1972) a qual terminava em dois pequenos núcleos na base do cérebro: os núcleos supraquiasmáticos (NSQs).

Logo a seguir, demonstrou-se que, tanto o ritmo circadiano de liberação da corticosterona, como os ritmos circadianos de atividade e de ingestão de água, eram suprimidos pela lesão dos NSQs em ratos (Moore e Eichler, 1972; Stephan e Zucker, 1972). Nesta mesma linha de experimentos, destacam-se os trabalhos do grupo de Michael Menaker, que inicialmente demonstrou que a extirpação da glândula pineal causava arritmicidade em pardais (Gaston e Menaker, 1968), indicando um importante papel deste órgão para os ritmos endógenos em aves.

Em 1979, Inouye e Kawamura conseguiram isolar os NSQs de ratos in vivo, cortando todas as ligações neurais entre os NSQs e o restante do cérebro, construindo o que eles descreveram como “ilha hipotalâmica”. Neste experimento, eles observaram que, antes do isolamento, a atividade elétrica do hipotálamo e do núcleo caudado apresentavam ritmicidade circadiana. Porém, isolando-se os NSQs, apenas a ritmicidade circadiana da atividade neural no interior da área isolada persistia, indicando que os núcleos supraquiasmáticos eram, de fato, as estruturas responsáveis por conferir a oscilação endógena central. No mesmo ano, Inouye e Kawamura estabeleceram alguns critérios para que uma estrutura pudesse ser considerada um oscilador endógeno: ritmicidade autônoma do tecido quando isolado do resto do organismo e mantido em cultura (in vitro); e competência do tecido de restaurar a ritmicidade com seu próprio período quando implantado em hospedeiros arrítmicos (Kawamura e Inouye, 1979). Portanto, o último quesito a ser contemplado para a identificação dos NSQs como osciladores centrais de mamíferos era a verificação do segundo critério. Isso só foi possível em 1990, quando hamsters “ τ -mutantes” tiveram seus NSQs ($\tau \approx 21h$) implantados em hamsters selvagens ($\tau \approx 24h$), e vice-versa. Os animais selvagens, ao terem os NSQs lesionados, ficaram arrítmicos e, após o transplante, passaram a apresentar ritmos de atividade-reposo com o mesmo período do doador mutante (Ralph et al., 1990). Confirmara-se, então, o papel dos NSQs como oscilador central em mamíferos. Da mesma forma, estudos com glândulas pineais de aves confirmaram seu papel central como temporizador em algumas espécies. Porém, em outras, verificou-se uma hierarquia entre osciladores, incluindo os olhos, a pineal e os NSQs (Cassone e Menaker, 1984).

Ritmicidade do oscilador: mecanismos celulares

O próximo passo de caracterização dos NSQs consistiu em se investigar quais processos celulares estariam

envolvidos na contagem do tempo por estas estruturas. Até então, havia sido demonstrado que estes neurônios apresentavam ritmos circadianos autossustentados de consumo de glicose e de disparos de potenciais de ação (Schwartz e Gainer, 1977; Schwartz et al., 1980). Pressupôs-se, então, que o ritmo metabólico era uma consequência do ritmo da atividade elétrica destes neurônios, a qual foi a primeira variável candidata a ser responsável por conferir a ritmicidade endógena do oscilador. Um experimento chave utilizado para se testar essa última hipótese foi realizado bloqueando-se o potencial de ação dessas células pela perfusão crônica de tetrodotoxina (TTX) nos NSQs de ratos cegos (ritmos em livre-curso) (Schwartz et al., 1987). Os animais perfundidos com solução-veículo apresentaram ritmo de atividade em livre-curso, conforme o esperado, enquanto que os animais perfundidos com TTX tornaram-se totalmente arrítmicos durante a perfusão. Porém, após o término da perfusão, os animais não só retomaram seu ritmo de atividade em livre-curso, com o mesmo $\bar{\tau}$, como também retomaram a mesma fase prevista caso o livre-curso não tivesse sido interrompido. Dessa forma, foi constatado que a atividade elétrica dos NSQs corresponde somente a uma eferência deste oscilador, mas não à variável chave para contagem do tempo, pois esta função continuou a ser executada mesmo na presença de TTX. Portanto, foi dada continuidade a estudos neste campo, com o intuito de se encontrar os mecanismos que, de fato, realizam a contagem do tempo pelos NSQs.

Bases genéticas e moleculares do Sistema Circadiano

Desde a década de 60, já era relatada a expressão de ritmos biológicos em organismos unicelulares (Karakashian e Hasting, 1962; Goto et al., 1985), sugerindo que uma única célula poderia apresentar os componentes de um relógio biológico completo. Logo, os mecanismos responsáveis pela oscilação endógena verificada nos NSQs deveriam ser realizados no nível celular.

A ritmicidade endógena observada até então, tanto nos organismos menos organizados como nos metazoários, sugeriu que a rotação do nosso planeta foi tão marcante ao longo da evolução dos organismos, que os ritmos biológicos diários, associados ao ciclo dia/noite, deveriam possuir uma base genética para se perpetuarem. Essa teoria pôde ser confirmada com os estudos de Konopka e Benzer (1971), os quais observaram que algumas moscas da espécie *Drosophila melanogaster* apresentavam aberrações em seus ritmos de eclosão de ovos e de locomoção. Uma das linhagens de moscas mutantes estudadas, em condições constantes de iluminação, era totalmente arrítmica, outra exibia um período de 19h e a terceira tinha período de 28h em relação ao ritmo de eclosão das pupas. O ritmo de locomoção também se encontrava alterado nessas linhagens, sugerindo uma alteração da expressão do relógio circadiano. A partir disso, por meio de cruzamentos e observação dos recombinantes, concluíram que as mutações responsáveis pelos fenótipos encontrados estavam localizadas na mesma região (gene) do cromossomo X. Pelo

fato de essas mutações resultarem em uma alteração no período dos ritmos, até mesmo em condições constantes, o gene mutado recebeu o nome de “*Per*” (*Period*), e foi o primeiro “gene do relógio” a ser identificado. Mais tarde, Hardin e colaboradores (1990) observaram um acúmulo cíclico de RNA mensageiro de *Per* em *Drosophila*, e que a proteína traduzida regulava negativamente a transcrição do seu próprio gene por um mecanismo conhecido como autorregulação ou retroalimentação negativa. O conhecimento deste mecanismo de controle cíclico da expressão gênica abriu um novo campo de estudo em relação aos ritmos biológicos e as bases moleculares da ritmicidade se tornaram alvos de intensa investigação em vários organismos, incluindo cianobactérias, *Neurospora*, plantas superiores, *Drosophila*, e mamíferos (Dunlap, 1990; Reppert e Weaver, 2002).

Atualmente, sabe-se que pelo menos 11 proteínas distintas estão envolvidas na expressão da ritmicidade do relógio central de mamíferos: PERIOD1, PERIOD2, PERIOD3, CLOCK, BMAL1 (em inglês, *brain and muscle ARNT-like1*, onde ARNT= *arylhydrocarbon receptor nuclear translocator*), CRYPTOCHROME1, CRYPTOCHROME2, CASEÍNA QUINASE I α , REV-ERB α e β (Pando e Sassone-Corsi, 2001) e ROR (receptor órfão relacionado ao ácido-retinóico; Dardente e Cermakian, 2007). Assim como em drosófilas, essas proteínas encontram-se altamente relacionadas com as alças de autorregulação e atuam sob a forma de heterodímeros.

A primeira alça de retroalimentação negativa é composta por CLOCK (CLK) e BMAL1 (Gekakis et al., 1998), elementos que são membros da família de fatores de transcrição que apresentam o domínio bHLH-PAS (em inglês, *basic helix-loop-helix, Period-ARNT-single-minded*). Estas duas proteínas formam um heterodímero capaz de se ligar a promotores gênicos que contenham uma sequência E-box, regulando a transcrição de genes como *Period* (*Per1*, *2* e *3*) e *Cryptochrome* (*Cry1* e *2*). A retroalimentação negativa é realizada pelo heterodímero de proteínas PER:CRY que transloca-se ao núcleo e, após atingir determinada concentração, interage com o heterodímero CLK:BMAL1, inibindo sua atividade de promoção de transcrição. Como consequência, os níveis de RNAm e de suas respectivas proteínas, PER e CRY, vão decrescendo até tornarem-se insuficientes para reprimir a atividade do heterodímero CLK:BMAL1, o qual, então, volta a ativar a transcrição daqueles genes, reiniciando um novo ciclo (Yoo et al., 2005).

Ao mesmo tempo, o mesmo heterodímero CLK:BMAL1 inicia outra alça de retroalimentação: ativa a transcrição do gene *Rev-erba*, cuja respectiva proteína compete com a proteína ROR pela ligação ao elemento responsivo ao ROR (ROREs), presente no promotor de *Bmal1*. Ao se ligar ao promotor, essas proteínas possuem ações antagônicas: ROR ativa a transcrição de *Bmal1* enquanto que REV-ERB a inibe (Ko e Takahashi, 2006). O aumento da concentração de BMAL1, portanto, promove a inibição da transcrição do próprio gene por meio do aumento dos níveis de REV-ERB.

Todos esses ciclos em conjunto levam cerca de 24h para se completarem e a concentração fásica dessas dife-

rentes proteínas é o que constitui a base molecular do relógio biológico.

Modificações pós-traducionais, como a atividade de fosforilação de caseínas quinases (CK I ϵ e δ), também são essenciais para a regulação rítmica desses diferentes fatores, propiciando a estabilidade e a translocação nuclear adequadas. Sua relevância foi demonstrada em organismos mutantes que não expressavam essas quinases e apresentavam fenótipos com ritmos circadianos alterados (Gachonet al., 2004). Outra característica de extrema importância dessa maquinaria é o fato de que as proteínas do relógio não só regulam a transcrição dos seus próprios genes como também a de outros genes alvos. Tais genes são denominados, em conjunto, de Ccgs, (*Clock-controlled genes*) e possuem o elemento E-box em sua região promotora, o que faz com que suas transcrições sejam dependentes dos componentes do relógio biológico (CLK:BMAL1). Eles codificam as mais diversas substâncias, como neuropeptídeos, vasopressina, neurotransmissores, hormônios, fatores de transcrição, moléculas de sinalização intracelular, dentre outros (Duffield, 2003). Estas substâncias, por sua vez, regulam a atividade dos neurônios dos NSQs, os quais sincronizam o restante do organismo através de inervações diretas sobre o tecido-alvo ou por secreção hormonal (Bozaket al., 2009). Dessa forma, os Ccgs constituem o mecanismo molecular de eferência do relógio biológico central, ou seja, o mecanismo pelo qual a oscilação rítmica

endógena central é passada ao organismo, resultando na expressão de diversos ritmos endógenos circadianos.

Para que ocorra a sincronização desta maquinaria molecular ao ciclo claro/escuro ambiental, deve ocorrer uma resincronização (*reset*, em inglês) diária da maquinaria pela informação luminosa (Fig. 1). Em mamíferos, acredita-se que a proteína do oscilador central que exerce o papel de sincronizar as alças de autorregulação às informações ambientais seja a PERIOD1. Isso porque os níveis de seu RNAm aumentam rapidamente após um pulso de luz, enquanto os outros componentes não são imediatamente alterados (Field, 2000).

Osciladores periféricos

Pouco depois da identificação dos NSQs como relógio biológico central, foram realizados experimentos testando-se a permanência de ritmos biológicos em animais com NSQs lesionados. Foram obtidos resultados que indicaram que a lesão não modificava o ritmo de temperatura corporal de ratos (Krieger et al., 1977; Albers e Ferris, 1984) e que a restrição da disponibilidade de alimentos sincronizava diversos ritmos circadianos de ratos lesionados (Krieger, 1974; Krieger et al., 1977). Estas observações indicaram que, além dos NSQs, outras regiões deveriam também estar envolvidas na expressão da ritmicidade endógena e que, portanto, deveria haver uma hierarquia no

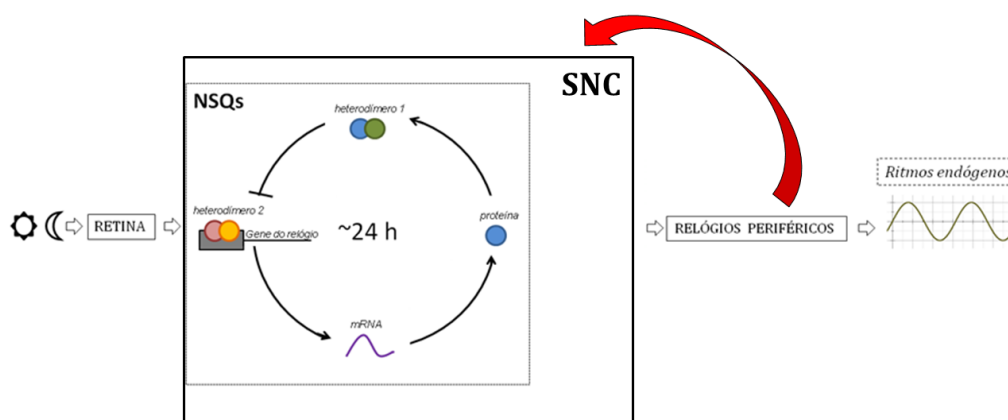


Figura 1. Sistema circadiano de mamíferos. Os sistemas de temporização circadianos consistem de, pelo menos, três elementos: a via aferente que transmite informações ambientais, um ou mais osciladores circadianos, e vias eferentes por meio das quais o oscilador sincroniza a expressão dos diversos ritmos. Nos mamíferos, a informação luminosa é percebida pela retina e transmitida aos núcleos supraquiasmáticos através do trato retino-hipotalâmico. Estes núcleos possuem uma maquinaria celular composta pelos genes do relógio e por suas proteínas correspondentes. Essas proteínas regulam sua própria transcrição gênica por meio de alças de retroalimentação negativa, mecanismo básico no qual os genes do relógio regulam a transcrição de seus próprios componentes e de outros genes alvos, expressando assim uma ritmicidade autossustentada, cujo período gira em torno de 24 horas. Esta ritmicidade é retransmitida, por meio de eferências hormonais e neurais, aos diversos relógios periféricos do corpo, possibilitando a sincronia adequada do meio interno ao meio externo. Dessa forma, o sistema circadiano dos mamíferos é diariamente sincronizado pela informação fótica ambiental e por eferências neurais e hormonais, por meio das quais o oscilador sincroniza a expressão dos diversos ritmos endógenos, do nível celular ao fisiológico. Os sinais metabólicos, hormonais e neurais resultantes da atividade dos órgãos periféricos também participam da sincronização do organismo por meio de alças de autorregulação sobre o SNC, permitindo o ajuste metabólico interno às variações ambientais. A seta vermelha representa a alça de retroalimentação; as setas cheias representam ativação, e o traço, inibição.

sistema de temporização circadiana de mamíferos. Em 1998, foram realizados um dos primeiros experimentos que vieram a confirmar o caráter oscilatório de tecidos periféricos. Balsalobre e colaboradores (1998) demonstraram que a estimulação de culturas de fibroblastos com soro induzia a expressão circadiana dos genes do relógio *c-fos* e *Per*, de forma semelhante aos efeitos provocados pela luz nos NSQs. Desde então, os tecidos e órgãos que apresentam essa capacidade oscilatória são chamados de “osciladores periféricos”.

A atividade destes osciladores também depende de alças de autorregulação de genes e proteínas do relógio, porém possuem *zeitgebers* distintos daqueles dos NSQs, pois respondem a diferentes estímulos ambientais e fisiológicos. O principal sincronizador dos NSQs é a informação do claro-escuro, enquanto que os relógios periféricos podem ter seus ritmos arrastados ou “resetados” pelo estímulo alimentar, por exemplo, sem que o período do relógio central seja alterado (Damiola et al., 2000; Stokkan et al., 2001). O funcionamento ótimo do sistema circadiano é resultante da integração da informação de diferentes *zeitgebers* pelos diferentes osciladores do sistema.

Sincronia interna: do relógio central aos periféricos

Nos mamíferos, a informação luminosa é percebida pela retina e transmitida aos núcleos supraquiasmáticos através do trato retino-hipotalâmico. As projeções dos NSQs, por sua vez, possuem, pelo menos, quatro alvos neuronais: neurônios endócrinos, neurônios autonômicos do núcleo paraventricular do hipotálamo (PVN), outras estruturas hipotalâmicas, e áreas externas ao hipotálamo (Colwell, 2011). Estas vias eferentes são capazes de sincronizar os relógios periféricos, controlando diversas funções fisiológicas, tais como o momento de liberação hormonal, o comportamento alimentar e as flutuações de temperatura (Buijs e Kalsbeek, 2001).

A atividade metabólica dos órgãos periféricos, por sua vez, é informada ao hipotálamo diretamente através de hormônios, através de axônios do núcleo do trato solitário (NTS) ou indiretamente por meio de projeções dos núcleos parabraquiais (Buijs e Kalsbeek, 2001). Sabendo-se que o NTS e os núcleos parabraquiais possuem como alvos as mesmas estruturas hipotalâmicas inervadas pelos NSQs, acredita-se que o ritmo dos osciladores periféricos sejam sincronizados tanto por eferências dos NSQs quanto por alças de autorregulação, que reforçam a mensagem proveniente do relógio central, ambos atuando sobre o hipotálamo (Buijs e Kalsbeek, 2001; Kalsbeek et al., 2011). Dessa forma, essas conexões permitem que o organismo sincronize a informação ambiental externa à informação metabólica proveniente dos órgãos periféricos (Fig. 1).

Dessincronização do relógio interno

Muitos processos fisiológicos apresentam ritmos circadianos. Quando estes ritmos são interrompidos, sejam por fatores genéticos ou ambientais, muitos distúr-

bios sistêmicos são observados. Por exemplo, em casos de troca de turnos de trabalho ou de viagens transmeridionais, o sistema circadiano e seus osciladores não são ajustados imediatamente, resultando num estado transitório de dessincronização interna.

A troca de turno de trabalho força os indivíduos a estarem ativos quando deveriam estar em repouso e a estarem em repouso quando deveriam estar ativos. Estes sinais externos perturbadores induzem a perda de coerência entre o oscilador central e os periféricos e podem acarretar doenças que caracterizam o quadro de dessincronização interna: insônia, distúrbios cardiovasculares e gastrointestinais, obesidade, depressão, ansiedade, estresse, diabetes, desregulação dos ritmos metabólicos e endócrinos, esterilidade, e até mesmo algumas formas de câncer (Stokkan et al., 2001; Knutsson, 2003; Haus e Smolensky, 2006; Salgado-Delgado et al., 2008).

Conclusão

A expressão de ritmos biológicos em diversas formas de vida, dos organismos menos organizados aos mais complexos, indica que o princípio geral da organização temporal dos seres vivos foi preservado. Isto sugere que a dimensão temporal não representa apenas o cenário da evolução, mas também atua como fonte de importantes pressões seletivas impostas pelas variações cíclicas ambientais.

A expressão da ritmicidade endógena dos organismos, mesmo na ausência de pistas ambientais, foi a característica que instigou os pesquisadores a investigarem a estrutura responsável pela geração da oscilação interna, ou seja, o relógio central, e seus mecanismos celulares capazes de gerar esta oscilação. Atualmente, sabe-se que a contagem do tempo pelo relógio se dá pela maquinaria celular composta pelos genes do relógio e por suas proteínas correspondentes. Essas proteínas regulam sua própria transcrição gênica por meio de alças de retroalimentação negativa, mecanismo básico no qual os genes do relógio regulam a transcrição de seus próprios componentes e de outros genes alvos, expressando assim uma ritmicidade circadiana autossustentada. No caso dos mamíferos, a informação luminosa ambiental, captada pela retina, é transmitida para os NSQs, os quais, pelas vias eferentes neuronais e hormonais, sincronizam a oscilação dos relógios periféricos ao ciclo claro/escuro ambiental. Dessa maneira, a sincronia interna, desde o nível molecular até o sistêmico, permite que os processos fisiológicos e comportamentais sejam coordenados temporalmente de forma que o organismo seja capaz de prever e antecipar as variações cíclicas do ambiente. Qualquer incoerência entre as informações ambientais recebidas pelo oscilador central e pelos periféricos ou quaisquer alterações transcricionais ou pós-transcricionais ocorridas na maquinaria molecular do relógio podem, portanto, prejudicar esta sincronia, causando diversos distúrbios fisiológicos, podendo induzir até mesmo algumas formas de câncer.

Referências

- Albers HE e Ferris Cf. 1984. Neuropeptide Y: role in light-dark cycle entrainment of hamster circadian rhythms. *Neurosc. Lett.*, 50: 163-168.
- Albus, H et al. 2002. Cryptochrome-deficient mice lack circadian electrical activity in the suprachiasmatic nuclei. *Curr. Biol.* 12: 1130-1133.
- Aschoff J. 1951. Die 24-Stunden-Periodik der Maus unter konstanten Umweltbedingungen. *Naturwissenschaften*, 38: 506-507.
- Balsalobre A, Damiola F e Schibler U. 1998. A serum shock induces circadian gene-expression in mammalian tissue culture cells. *Cell*, 93: 929-937.
- Bozek K, Relógio A, Kielbasa SM, Heine M, Dame C, Kramer A e Herzog H. 2009. Regulation of clock-controlled genes in mammals. *PLoS ONE* 4, e4882.
- Buijs RM, Kalsbeek A. 2001. Hypothalamic integration of central and peripheral clocks. *Nat Rev Neurosci.* 2(7): 521-6.
- Cassone, VM e Menaker, M. 1984. Is the avian circadian system a neuroendocrine loop? *J. Exp. Zool.* 232: 539-549.
- circadian cycling of its messenger RNA levels. *Nature* 343: 536-540.
- Colwell CS. 2011. Linking activity and molecular oscillations in the SCN. *Nat Rev Neurosci.* 12(10): 553-569.
- Damiola F, Le Minh N, Preitner N, Kornmann B, Fleury-Olela F e Schibler U. 2000. Restricted feeding uncouples circadian oscillators in peripheral tissues from the central pacemaker in the suprachiasmatic nucleus. *Genes Dev* 14: 2950-2961.
- Dardente H e Cermakian N. 2007. Molecular circadian rhythms in central and peripheral clocks in mammals. *Chronobiology International* 24: 195-213.
- DeCoursey PJ. 2004. Overview of biological timing from unicellular organisms to humans. In: Dunlap JC, Loros JJ e DeCoursey PJ, editors. *Chronobiology – Biological Timekeeping: Sinauer associates* p. 3-24.
- Duffield GE. 2003. DNA microarray analyses of circadian timing: the genomic basis of biological time. *Journal of Neuroend.* 15: 991-1002.
- Dunlap JC. 1990. Closely watched clocks: molecular analysis of circadian rhythms in *Neurospora* and *Drosophila*. *Trends in Genetics*, 6: 159-165.
- Field MD, Maywood ES, O'Brien JA, Weaver DR, Reppert SM e Hastings MH. 2000. Analysis
- Gachon F, Nagoshi E, Brown AS, Ripperger J e Schibler U. 2004. The mammalian circadian timing system: from gene expression to physiology. *Chromosoma* 113: 103-112.
- Gaston S e Menaker M. 1968. Pineal function: A biological clock in sparrows? *Science* 160: 1125-1127.
- Gekakis N, Staknis D, Nguyen HB, Davis FC, Wilsbacher LD, King DP, Takahashi JS e Weitz CJ. 1998. Role of the CLOCK protein in the mammalian circadian mechanism. *Science* 280: 1564-1569.
- Goto K, Laval-Martin DL e Edmunds LN Jr. 1985. Biochemical modelling of an autonomously oscillatory circadian clock in *Euglena*. *Science* 228: 1284-1288.
- Halberg F. 1960. Temporal coordination of physiologic function. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 25: 289-310.
- Hardin PE, Hall JC e Rosbash M. 1990. Feedback of the *Drosophila* period gene product on
- Haus E e Smolensky M. 2006. Biological clocks and shift work: circadian dysregulation and potential long-term effects. *Cancer Causes Control* 17: 489-500.
- Inouye ST e Kawamura H. 1979. Persistence of circadian rhythmicity in a mammalian hypothalamic "island" containing the suprachiasmatic nucleus. *Proc. Nat. Acad. Sciences of USA* 76: 5962-5966.
- Kalsbeek A, Yi CX, Cailotto C, la Fleur SE, Fliers E, Buijs RM. 2011. Mammalian clock output mechanisms. *Essays Biochem.* 49(1): 137-51.
- Karakashian MW e Hasting JW. 1962. The inhibition of a biological clock by actinomycin D. *Proc. Nat. Acad. Sciences of USA* 48: 2130-2137.
- Kawamura H e Inouye ST. 1979. Circadian rhythm in a hypothalamic island containing the suprachiasmatic nucleus. In: Suda M, Hayaishi O, Nakagawa H editors, *Biological rhythms and their central mechanism*: Elsevier, p. 335-341.
- Knutsson A. 2003. Health disorders of shift workers. *Occup Med* 53: 103-108.
- Ko CH e Takahashi JS. 2006. Molecular components of the mammalian circadian clock. *Human Molecular Genetics* 15: 271-277.
- Konopka RJ e Benzer S. 1971. Clock mutants of *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 68: 2112-2116.
- Kramer G. 1952. Experiments on bird orientation. *Ibis* 94: 265-285.
- Krieger DT. 1974. Ventromedial hypothalamic lesions abolish food-shifted circadian adrenal and temperature rhythmicity. *Endocrinology*, 106: 649-654.
- Krieger, DT, Hauser H e Krey LC. 1977. Suprachiasmatic nuclear lesions do not abolish food-shifted circadian adrenal and temperature rhythmicity. *Science* 197: 398-399.
- Marques MD, Golombek D e Moreno C. 1997. Adaptação temporal. In: Marques N e Menna-Barreto L, editors. *Cronobiologia: princípios e aplicações*. EDUSP/FIOCRUZ, p. 55-98.
- Moore RY e Eichler VB. 1972. Loss of a circadian adrenal corticosterone rhythm following suprachiasmatic lesions in the rat. *Brain Research* 42: 201-206.
- Moore, RY e Lenn NJ. 1972. A retinohypothalamic projection in the rat. *J. Comp. Neurol.* 146, 114.
- Moore-Ede MC, Sulzman FM e Fuller CA. 1982. *The clocks that time us: phylogeny of the circadian timing system*. Cambridge, Harvard University Press.
- of clock proteins in mouse SCN demonstrates phylogenetic divergence of the circadian clockwork and resetting mechanisms. *Neuron* 25: 437-447.
- Pando MP e Sassone-Corsi P. 2001. Signaling to the Mammalian Circadian Clocks: In Pursuit of the Primary Mammalian Circadian Photoreceptor. *Science Signaling*, 16.
- Pittendrigh CS, 1960. Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 25: 159-184.
- Ralph MR, Foster RG, Davis FC e Menaker M. 1990. Transplanted suprachiasmatic nucleus determines circadian period. *Science* 247: 975-978.
- Reppert SM e Weaver DR. 2002. Coordination of circadian timing in mammals. *Nature* 418: 935-941.
- Richter CP 1965. *Biological clocks in medicine and psychiatry*. Springfield, C.C. Thomas.
- Richter CP. 1960. *Biological clocks in medicine and psychiatry: shock-phase hypothesis*. *Proc. Nat. Acad. Sciences of USA* 46: 1506-1530.
- Richter CP. 1967. Sleep and activity: their relation to the 24-hour clock. *Proc. Assoc. Res. Nerv. Ment. Dis.* 45: 8-27.
- Rotenberg L, Marques N e Menna-Barreto. 1997. História e perspectivas da cronobiologia. In: Marques N e Menna-Barreto L, editors. *Cronobiologia: princípios e aplicações*. EDUSP/FIOCRUZ, p. 31-53.

- Salgado-Delgado R, Angeles-Castellanos M, Buijs MR, Escobar C. 2008. Internal desynchronization in a model of night-work by forced activity in rats. *Neuroscience*, 154(3): 922-31.
- Schildknecht H. 1983. Turgorins, hormones of the endogenous daily rhythms in higher organized plants – detection, isolation, structure, synthesis and activity. *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.*, 22:695-710.
- Schwartz WJ e Gainer H. 1977. Suprachiasmatic nucleus: use of ¹⁴C-labeled deoxyglucose uptake as a functional marker. *Science* 197: 1089-1091.
- Schwartz WJ, Davidsen LC e Smith CB. 1980. In vivo metabolic activity of a putative circadian oscillator, the rat suprachiasmatic nucleus. *Journal of Comparative Neurology* 189: 157-167.
- Schwartz WJ, Gross RA e Morton MT. 1987. The suprachiasmatic nuclei contain a tetrodotoxin-resistant circadian pacemaker. *Proc. Nat. Acad. Sciences of USA* 84: 1694-1698.
- Stephan FK e Zucker I. 1972. Circadian rhythms in drinking behavior and locomotor activity of rats are eliminated by hypothalamic lesions. *Proc. Nat. Acad. Sciences of USA* 69: 1583-1586.
- Stokkan KA, Yamazaki S, Tei H, Sakaki Y e Menaker M. 2001. Entrainment of the circadian clock in the liver by feeding. *Science* 291: 490-493.
- Yoo SH, Ko CH, Lowrey PL, Buhr ED, Song EJ, Chang S, Yoo OJ, Yamazaki S, Lee C e Takahashi JS. 2005. A noncanonical E-box enhancer drives mouse *Period2* circadian oscillations in vivo. *Proc. Nat. Acad. Sciences of USA* 102: 2608-2613.
- Yoo SH, Yamazaki S, Lowrey PL, Shimomura K, Ko CH, Buhr ED, Slepka SM, Hong HK, Oh WJ, Yoo OJ, Menaker M e Takahashi JS. 2004. *PERIOD2::LUCIFERASE* real-time reporting of circadian dynamics reveals persistent circadian oscillations in mouse peripheral tissues. *Proc. Nat. Acad. Sciences of USA* 101: 5339-5346.

A influência da temperatura nas histórias de vida de vertebrados

The influence of temperature on the life history of vertebrates

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

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

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

*Contato do autor: adrikcoliveira@gmail.com

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

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

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

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

Recebido 07mai13

Aceito 09mai14

Publicado 30jul14

Introdução

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

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

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

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

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

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

As variáveis ambientais

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

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

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

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

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

Populações biológicas são dinâmicas

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

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

A influência da temperatura sobre as histórias de vida

Ao tratar das características da história de vida dos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2007).

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

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

Mudanças climáticas globais

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

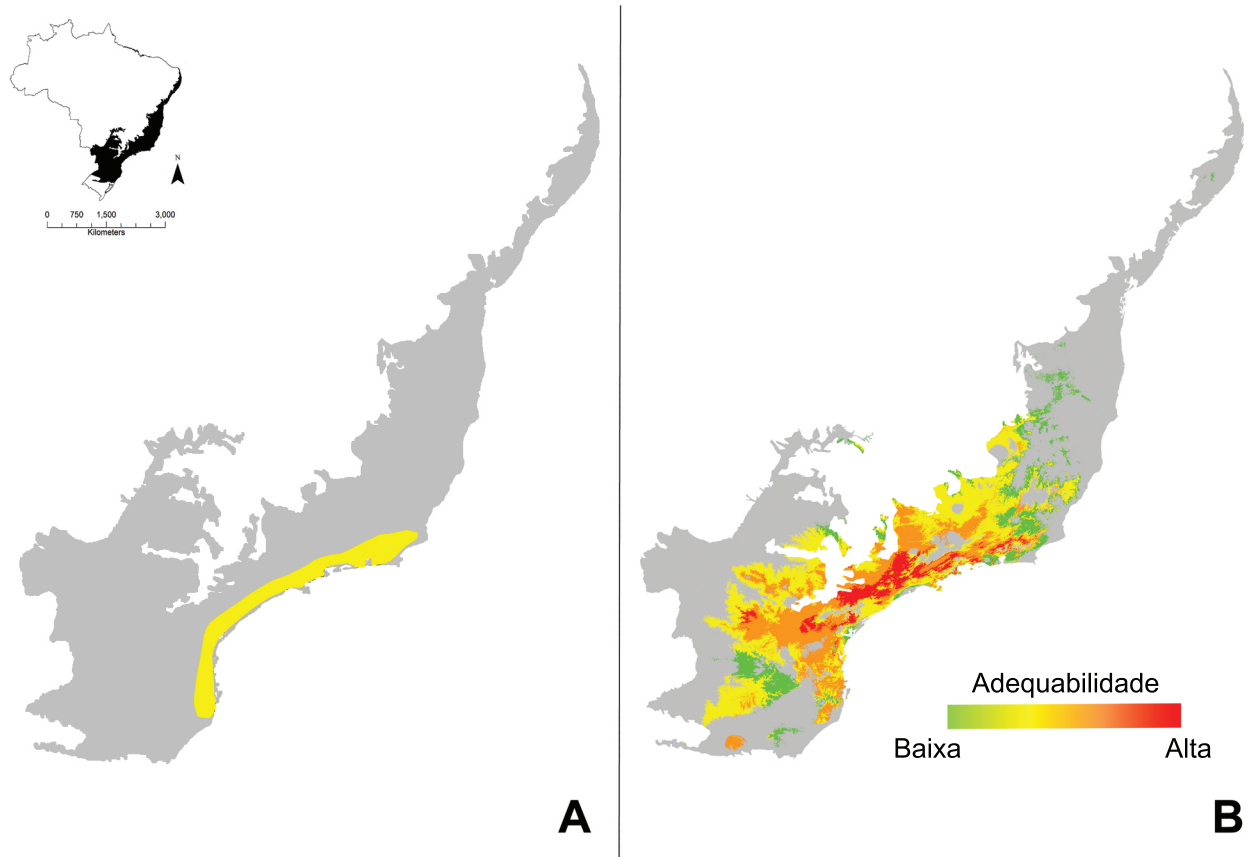


Figura 1: Uma vez que 11 das 19 variáveis bioclimáticas são relacionadas com a temperatura, a figura ilustra como algumas espécies podem expandir sua ocorrência no futuro; A) área de ocorrência atualmente conhecida para o anuro *Aplastodiscus albosignatus*, de acordo com o mapa de distribuição proposto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

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

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

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

A variação climática afetará o sucesso reprodutivo

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

Considerações finais

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

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

Agradecimentos

Ao CNPq pelo auxílio financeiro.

Referências

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

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

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

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

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

Integrative and Comparative Biology 44: 140-151.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Para garimpar mais que ouro - uma análise do desempenho olímpico brasileiro

To mine more than gold – an analysis of the brazilian olympic performance

José Guilherme Chaui-Berlinck*, José Eduardo Pereira Wilken Bicudo, Mário Sérgio Andrade Ferreira da Silva

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

*Contato do autor: jgcb@usp.br

Resumo. As Olimpíadas são eventos esportivos de relevância mundial. No presente artigo, fazemos uma análise da evolução do quadro geral de medalhas em termos mundiais e do desempenho do Brasil ao longo dos últimos 10 eventos, mostrando que não tem havido melhora de tal desempenho. Procuramos, então, entender e estender as relações entre a colocação no quadro geral e aspectos sociais de desenvolvimento. Discutimos que existe uma base fisiológica envolvida em como despontam atletas de elite, mas que sem o devido investimento social, não há como selecionar, de maneira sistemática e ampla, tais atletas. É neste sentido, do tipo de investimento, que a obtenção do ouro olímpico pode ter um significado muito maior, de cunho social, para o país.

Palavras-chave. Jogos Olímpicos; Brasil; Atletas; Desempenho; Fisiologia; Sociedade.

Abstract. The Olympic Games are sportive events of global relevance. Here, we perform an analysis of the medal table from a general perspective and of the Brazilian performance over the last 10 competitions, and we show that there is no real improvement of such a performance at all. We then try to understand the relationships among the place in the medal table and social aspects of development. We discuss that there is a physiological basis involved in how elite athletes emerge, but without the proper social investment it wouldn't be possible to select, in a systematic and wide way, these athletes. It is in this sense, of the type of the investment, that gold medals can have a much greater social meaning to the country.

Keywords. Olympic Games; Brazil; Athletes; Performance; Physiology; Society.

Recebido 14jun13

Aceito 31jan14

Publicado 30jul14

Pensamentos Iniciais

A cada 4 anos, vêm as Olimpíadas de Verão, para nosso prazer e nossa frustração. Prazer pois são algumas semanas de intensa diversão, apreensão e torcida. Prazer pois vemos nossos conterrâneos a nos representar e ao nosso país. Prazer quando ganhamos, prazer por ter gente nossa, lá, competindo. Frustração quando nos deparamos com o quadro final das medalhas.

Não, não estamos nos referindo a estar esperando o ouro e vir a prata. Não estamos nos referindo a muito bronze e pouco ouro. Não estamos sequer nos referindo a ausência de medalhas pelo simples número. Estamos nos referindo ao que significa o quadro final da nossa classificação olímpica. E significa que há muita coisa errada. Há algo de errado em ser a 6ª economia mundial, com uma população bem maior que ao menos 5 dos países que, habitualmente, ocupam os 10 primeiros lugares e ficarmos, via de regra, abaixo do 20º colocado no quadro geral.

Porém, assim colocado, tudo não parece mais que palavras jogadas ao vento. Afinal, temos, ou não, aumentado nossa “fatia” no bolo olímpico? Partimos de 2 medalhas de bronze em 1976 (Montreal) para 17 em 2012 (Londres), sendo 3 destas, ouro. Logo, é inegável que estamos vivenciando algum incremento.

A questão que se coloca é, entretanto, o quão este incremento é, de fato, incremento. E mais, o quanto este incremento é reflexo de políticas reais e relevantes. Este é o ponto que, no fundo, mais nos interessa, pois é este ponto que pode nos dizer o quanto a nossa sociedade está sendo beneficiada pelo esporte. É a isto que estamos nos referindo quando falamos de nossa frustração com o quadro final de medalhas - um termômetro de nossa incapacidade nacional de fazer, do esporte, um instrumento de melhoria social. Pode parecer um passo muito grande entre um mero resultado olímpico e uma consequência (ou causa?) como esta a que estamos nos referindo. Vamos mostrar que não, e que há uma relação muito clara.

Inicialmente, vamos explorar a questão de se estamos frente a um real incremento na nossa fatia do bolo olímpico ou não. Afinal, caso estejamos, as orientações são, ou serão, de uma certa natureza. Se não, estas orientações devem seguir um outro caminho, de natureza diversa. Em seguida, iremos, a partir dos dados, fazer algumas inferências e hipóteses do que nos espera em 2016, e tirar algumas conclusões acerca do caminho que vimos trilhando no esporte nacional. Depois disto, iremos apresentar o porque existe uma clara relação, de fundo biológico, entre o quadro de medalhas e os investimentos sociais que se fazem. Finalmente, tendo delineado tanto o entorno empírico, oriundo de dados, quanto o entrono teórico, oriundo dos processos biológicos, faremos uma apreciação de políticas necessárias para que garimpemos mais do que ouro nas Olimpíadas.

A Fatia do Bolo

A Figura 1 ilustra o número de medalhas obtido pelo Brasil desde as olimpíadas de 1976, em Montreal. Por que escolhemos Montreal? Pois nos dá dez eventos consecutivos até 2012 e, como veremos, nos permite uma grande gama de análises e interpretações entre o “passado remoto” (1976 a 1992) e o “recente” (1996 a 2012). De fato, estes dois períodos são estatisticamente separáveis, como mostraremos. Assim, a escolha de iniciar a apreciação de dados a partir de 1976 pode parecer arbitrária, mas se mostra plenamente justificável e reveladora. Observando o comportamento do número de medalhas ao longo destes 36 anos, percebe-se, nitidamente, um aumento em todas as categorias, ouro, prata e bronze, e, conseqüentemente, no número total (Figura 1).

Assim, a próxima pergunta é o quanto este aumento representou no quadro olímpico mundial. Para respondermos esta questão, vamos observar o que ocorreu em termos globais.

Se tomarmos a porcentagem de medalhas ganhas pelos países que ocuparam a primeira posição em relação ao total de medalhas distribuídos em cada Jogo, desde 1976, notamos que há um declínio. Nas décadas de 1970-

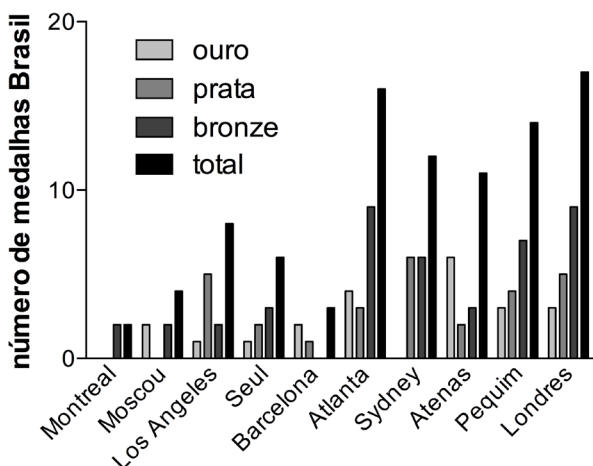


Figura 1. Medalhas obtidas pelo Brasil nos Jogos Olímpicos desde 1976 (dados oriundos do COI, 2012).

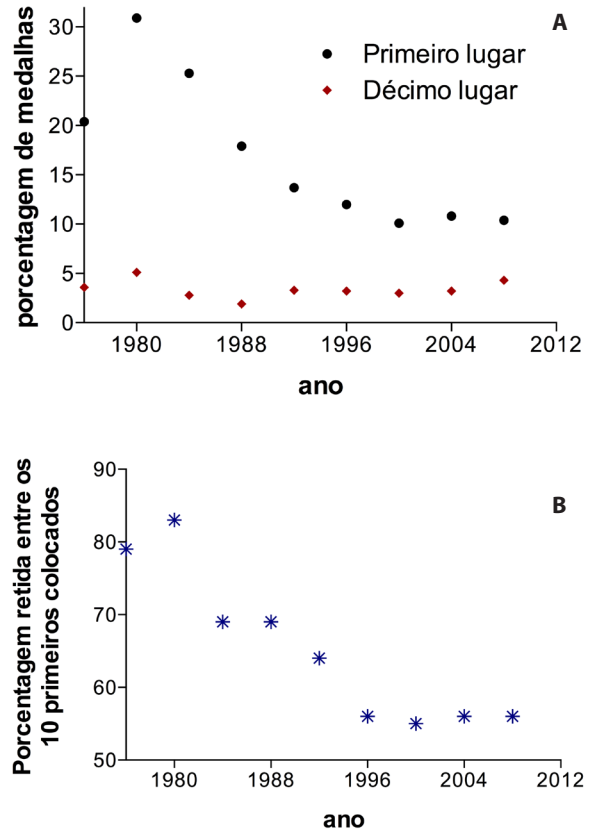


Figura 2. Evolução na porcentagem de medalhas desde 1976. No painel (A), temos a porcentagem retida pelos países que ocuparam a primeira colocação e a retida pelos que ocuparam a décima posição. No painel (B), temos a porcentagem retida pelo G10 (dados oriundos do COI, 2012).

1980, o 1º colocado “abocanhava” ao redor de 20% do total de medalhas, e este número cai para algo ao redor de 10%. Por outro lado, a porcentagem de medalhas obtidas pelos que ficaram em décimo lugar é um valor que, na média, não se alterou: 3,5%.

Ao se tomar a porcentagem de medalhas retidas pelos países que ocuparam as dez primeiras colocações nos Jogos (1976 a 2012), que chamaremos de G10 (grupo dos dez primeiros), nota-se que há, à similaridade do que ocorreu com o primeiro lugar, uma queda da porcentagem retida nestas dez primeiras posições. Tínhamos que, nas décadas de 1970-1980, mais de 70% do total de medalhas ficava no G10, e este número decaiu para 55%. A Figura 2 ilustra o que acabamos de descrever.

Estas mudanças têm, ainda, uma outra característica. Observando os gráficos, nota-se que existe uma mudança no padrão das tendências a partir de 1996. De fato, caso comparemos a tendência do conjunto dos dados com a tendência dos últimos 5 Jogos (1996 a 2012), há diferença estatística. Ou seja, os 5 últimos eventos têm um comportamento diferente do conjunto total dos dados.

Ao separarmos os 5 primeiros Jogos (1976 a 1992) e os 5 últimos, a diferença fica nítida: a partir de 1996, a porcentagem de medalhas abocanhadas pelo primeiro lugar

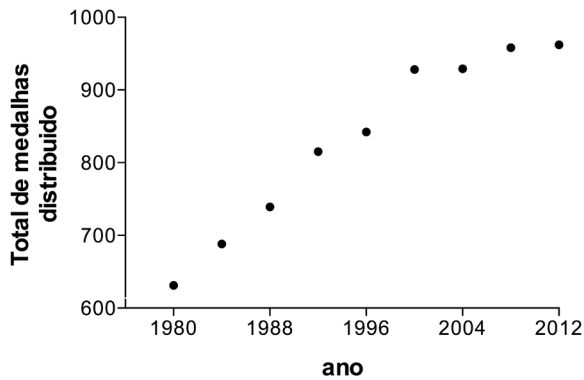


Figura 3. Total de medalhas distribuído em cada evento desde 1976. Note o incremento significativo neste número até 1996 (dados oriundos do COI, 2012).

se torna estatisticamente estável em 11% e o total retido pelo G10 se torna estatisticamente estável em 55,6%.

O que queremos dizer por “estatisticamente estável”?

Queremos dizer que se você tivesse que fazer uma aposta honesta em qual a porcentagem de medalhas que será retida pelo G10 e qual a porcentagem a ser abocanhada pelo 1º colocado nos próximos Jogos, tal aposta deveria ser nos valores médios dos últimos 5 eventos. Ao mesmo tempo, como já comentamos, a porcentagem de medalhas abocanhada pelos países que ocuparam a 10ª posição não apresenta diferença ao longo destes 10 Jogos Olímpicos, ficando com o valor médio de 3,5%.

Um segundo ponto de importância para esta análise global é o número de medalhas totais distribuído em cada jogo. Neste caso, temos, em 1976, 613 medalhas, e, em 2012, 962 medalhas, mas não há mais tendência estatística de incremento (Figura 3). Ao mesmo tempo, o número de países participantes aumentou (hoje ao redor de 210), e ainda apresenta discreta tendência a aumento. Por outro lado, a estatística significativa diz respeito ao número de países que obtêm medalhas: nos últimos 5 eventos o total de países que medalharam não se altera (ao redor de 90).

Mais um dado interessante é o dos países que ficam no G10. Se fizermos uma apreciação de quanto estar no grupo dos 10 primeiros numa Olimpíada prevê estar entre

Jogos Olímpicos	% G10
Seul	70%
Barcelona	70%
Atlanta	80%
Sidney	80%
Atenas	80%
Pequim	100%
Londres	90%

Tabela I. Probabilidade condicional de se estar no G10 uma vez tendo estado neste grupo no evento anterior (%G10). Para o cálculo do valor em Seul foi utilizado o G10 de Montreal, pois os eventos de 1980 (Moscou) e 1984 (Los Angeles) sofreram boicote intenso de países ocidentais e do bloco soviético, respectivamente.

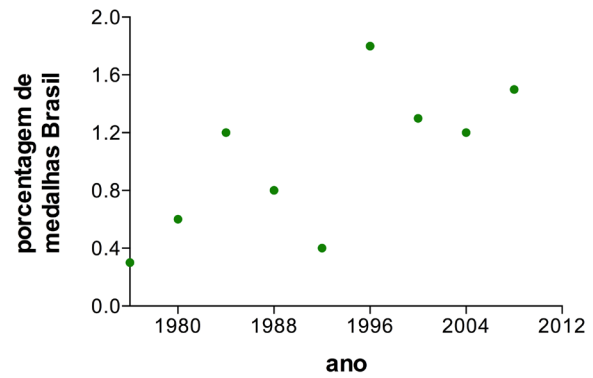


Figura 4. Porcentagem de medalhas obtido pelo Brasil nos últimos 10 Jogos Olímpicos. Note o salto que ocorre em 1996 e a posterior estagnação. Mesmo o aparente crescimento entre 2004 e 2012 não é estatisticamente significativo.

os dez primeiros no próximo evento, o quadro é impressionante: a probabilidade (condicional) se encontra acima de 70%. Ou, em outras palavras, a média dos países que se repetem no G10 é maior que 70%. Mostramos isto na Tabela I.

E como fica o Brasil, nisto tudo? Bem, se considerarmos o período completo (1976 a 2012), houve aumento significativo no número de medalhas obtido pelo Brasil. Por outro lado, se focarmos nos últimos 5 eventos (1996 a 2012), eventos estes nos quais o panorama mundial parece tender a entrar num regime estável, como vimos acima, então o Brasil não tem obtido melhora em seu desempenho. Como a Figura 4 ilustra, saltamos, exatamente em 1996, dos valores médios de 0,8% para o patamar médio de 1,5% do total de medalhas, e aí ficamos.

Em 1989, ocorre a queda do regime comunista soviético e do muro de Berlim. No Brasil, os estertores da ditadura militar e de seus resquícios se dão no final década de 1980. Coincidência ou não, parece que estes fatos se refletem nas Olimpíadas, com 1992 ainda vivenciando o panorama político da ordem mundial do pós II Grande Guerra, e local, do pós golpe de 1964. Mas, em 1996 os novos cenários nacional e internacional se encontram estabelecidos.

O resumo da ópera. Como vimos acima, de 1976 para hoje, o total de medalhas abocanhado pelo 1º colocado passou de 20% para 10%, e o total de medalhas retido no G10 caiu de mais de 70% para 55%. Houve um crescimento no número de países participantes dos Jogos Olímpicos, ainda com uma tendência a aumento. Houve um aumento no número de países que obtiveram ao menos uma medalha, porém, desde 1996, este número se estabiliza (média de 80). E, desde 1976, o país que ocupa o décimo lugar das competições fica com 3,5% do total de medalhas distribuído. Assim, a grosso modo, podemos dizer que a festa tem cada vez mais convidados, mas são os mesmos anfitriões de sempre a comer os docinhos. E, mais ainda, a nota de corte para entrar no G10 não se altera: você tem que abocanhar 3,5% das medalhas para chegar lá, o dobro percentual do que o Brasil vem, em média, obtendo desde 1996.

Como estabelecer juízo de melhora. Este panorama geral nos dá critérios objetivos de desempenho. Por exemplo, somente fará sentido falarmos em melhor desempenho do Brasil se sairmos da faixa média de 1,5% das medalhas. Caso haja aumento no número de medalhas mas não da faixa percentual histórica que ocupamos, não há incremento verdadeiro. Tal resultado não indicaria, portanto, uma real e adequada política nacional de incentivo ao esporte. Seria, meramente, um continuísmo do que aí já está, desde 1996.

Mais ainda, se aumentarmos o número de medalhas e sairmos dos 1,5%, mas não diminuirmos a distância média que vimos mantendo do 10º lugar, 1,9 pontos percentuais, o quanto se progrediu em direção ao G10 é, também, questionável. Ou seja, os dados históricos nos mostram que há muito mais que o simples total de medalhas abocanhado para ser avaliado quanto ao real desempenho que temos (e teremos) nos Jogos Olímpicos.

2016. As próximas Olimpíadas têm uma particularidade: o Brasil será a sede do evento. Assim, o efeito “casa” tem que ser levado em consideração. Por exemplo, a Espanha foi um ilustre turista entre os 10 primeiros colocados em 1992, quando as Olimpíadas foram sediadas em Barcelona. Não estava no G10 antes, não mais voltou a frequentá-lo. Há outros efeitos “casa”, num sentido similar. Em 1984, Canadá e Nova Zelândia surgem no G10 “à espanhola”: não estavam antes, não mais retornaram. O efeito “casa” foi os E.U.A.. Com Los Angeles sendo a sede do evento, o então bloco soviético fez um boicote, como o anteriormente feito pelos E.U.A. (e alguns aliados) em Moscou, permitindo ascensões ilusórias.

O efeito “casa” não é de fácil estimativa. O ideal seria fazermos à moda coreana. Chegaram ao G10 em 1984, um evento antes de serem a sede (Seul, 1988), e no G10 ficaram desde então. Porém, este bonde nós já perdemos, agora em Londres. Resta ver se conseguiremos pegar o de Santa Teresa, em 2016.

Garimpendo o Ouro

De onde vêm os, ou as, atletas “top” de linha? Quanto treinamento é preciso para se obter um, ou uma, destes, ou destas? Quanto investimento é preciso se fazer para isto?

Muitas pessoas acham que as três perguntas acima se referem a, basicamente, um mesmo processo: se investe, se treina duro, surge a atleta ou o atleta. Este tipo de crença tem que ser imediatamente desfeito.

Há que se treinar muito, e duramente? Sim, sem dúvida. Há que se ter treinos específicos e contemporâneos? Sim, sem dúvida. Contudo, esta é somente uma parte, e não a principal, para se ter as e os atletas de ponta, como explicaremos mais abaixo. Por enquanto, pedimos, apenas, que os leitores acreditem no que falamos. Assim, não é através do “supertreinamento” que vêm os atletas. E, portanto, o investimento “no treino” é o mais simples dos investimentos: já se sabe em quem, o quê, e como investir.

Se atletas “top” de linha não vêm a partir do “supertreinamento”, então precisamos saber do onde vêm. Aqui entra a parte biológica do processo.

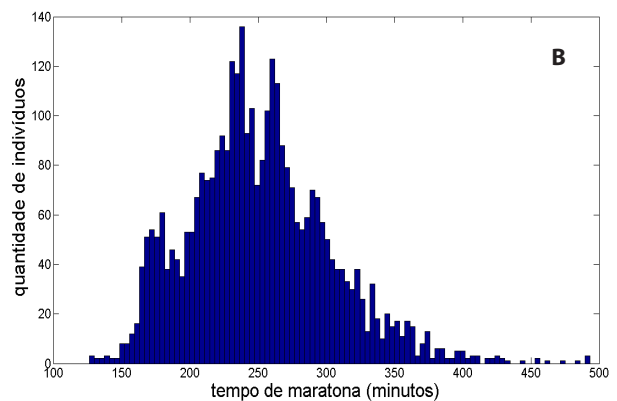
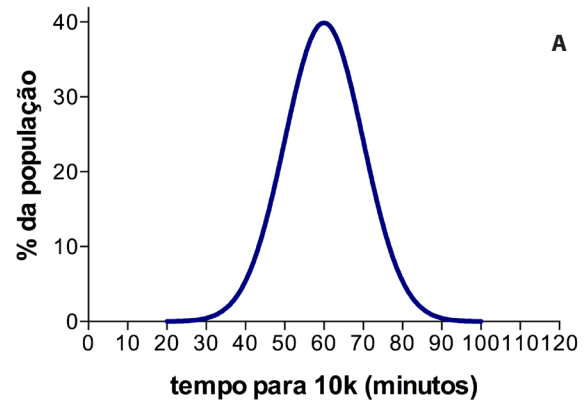


Figura 5. Exemplos de curvas de distribuição. O eixo y (vertical) contém a porcentagem da população que apresenta o valor indicado no eixo x (horizontal). Painel (A) Curva simulada para tempos de 10.000 metros, com média de 60 minutos. Note que à medida em que se distancia da média, o número de indivíduos que atinge o valor indicado no eixo x cai, progressivamente. Painel (B) Dados reais da maratona de Nova York 2011, para homens entre 20 e 29 anos (NYRR, 2012). Nesta prova, para esta categoria, o tempo médio foi de 251 minutos. A porcentagem de indivíduos que realizou a prova em menos de 130 minutos foi de 0,01%.

Vamos supor que estejamos interessados na corrida de 10.000 metros. Se tomarmos um conjunto de indivíduos com uma certa padronização (por exemplo, mesmo gênero, idade semelhante, peso, etc.), encontraremos que a maioria dos indivíduos faz os 10.000 metros em um tempo ao redor de, digamos, 60 minutos. Um menor número fará em 70 minutos (e, portanto, mais lentamente que o que chamamos de média), ou em 50 minutos (e, portanto, mais rapidamente que a média). Um número menor ainda fará em 80 minutos, ou em 40 minutos. Ao construirmos um gráfico que represente a velocidade dos 10.000 metros na população que estamos estudando, encontraremos uma curva semelhante a representada na Figura 5 (painel A).

Este tipo de curva é o que se chama de curva de distribuição (no caso, da característica “tempo de 10.000 metros”). As curvas de distribuição, em processos fisiológicos, têm, em sua maioria, o formato que vemos na Figura 5 (painel A). O que isto indica? Indica que existe um certo

valor da característica em que se está interessado que é o de maior probabilidade de ser encontrado numa população geral. Ao mesmo tempo, conforme nos afastamos da média, o número de indivíduos que tem valores diferentes do valor de maior probabilidade diminui, e diminui muito acentuadamente conforme nos dirigimos aos extremos. No exemplo que estamos dando, serão raros os indivíduos que correm os 10.000 metros em menos que 30 minutos, ou os indivíduos que levam mais que duas horas para percorrer esta distância. Notem, não estamos nos referindo a indivíduos treinados para isto, tampouco atletas preparados. Estamos nos referindo a como a característica “tempo para percorrer 10.000 metros” se encontra distribuída numa população geral.

Para se ter as características que permitem correr 10.000 metros em 30 minutos (ou, inversamente, em mais de 2 horas), é preciso que haja, ao menos, três fatores coincidentes: a carga genética do indivíduo, a expressão fenotípica desta carga, e o ambiente propício para que a expressão fenotípica seja efetivada. Em outras palavras, é preciso que exista uma certa predisposição genética de um conjunto de características fisiológicas e anatômicas que levem à possibilidade do organismo ter músculos, ossos, articulações, ligamentos, coração, sangue, pulmão, sistema nervoso, etc., adequados para que o indivíduo percorra 10.000 metros em 30 minutos, e é preciso que tenha havido, ao longo da vida deste indivíduo, as condições ambientais propícias para que este potencial tenha se desenvolvido, de fato. Isto é parte da concepção da “tripla hélice” de Lewontin, ou seja, genes-fenótipo-ambiente constituem um intercâmbio contínuo naquilo que o indivíduo “é” (Lewontin, 2002).

Portanto, para que obtenhamos o “tempo abaixo dos 30 minutos nos 10.000 metros” foi preciso que uma rara predisposição genética se sobrepusesse à uma rara expressão fenotípica e estas se sobrepusessem a uma rara adequação ambiental. Quantos indivíduos conseguiremos encontrar neste processo? Uma estimativa desprezível deve estar na casa de 1 para 50.000. E se quisermos aqueles que correm os dez mil metros abaixo de 28 minutos? Talvez 1 a cada 200.000.

Como se vê, é um verdadeiro garimpo para conseguir encontrar quem vai ser “top” de linha. Estes vêm da junção rara de carga genética, fenótipo e ambiente propícios para a característica em que se está interessado. E, para piorar as coisas, o desempenho atlético (seja em que modalidade for) tem um importante componente genético associado. Em outras palavras, treinamento físico, preparo psicológico, alimentação adequada, ambiente familiar construtivo, etc., são fatores que permitirão ir mais longe, mas, dificilmente, quem não “nasceu e cresceu para a coisa” poderá figurar entre os de ponta daquela coisa. Isto torna o garimpo ainda mais difícil.

E como reconhecer “quem nasceu para a coisa”? Aqui é o ponto crucial de tudo o que estamos falando.

Para Garimpar Mais que Ouro

Como explicamos acima, para que se consiga selecionar alguém que possa vir a se tornar um atleta de ponta, tem-

-se que “testar” centenas e centenas de pessoas. Se “testar” fosse, meramente, colocar um bando de jovens para correr e pegar os mais rápidos, tudo bem. Para isto, bastaria, a grosso modo, o investimento fácil a que nos referimos mais acima. Numa atividade com a duração de um final de semana teríamos as potenciais estrelas selecionadas. Depois disso, treinos e resultados. Alguns despontariam, outros não. Estaríamos falando em algumas poucas dezenas de pessoas, nada muito grandioso, neste aspecto.

Contudo, não é, de forma alguma, deste modo que um verdadeiro programa para selecionar atletas de elite funciona. Teríamos que, na verdade, submeter centenas e centenas de crianças e jovens a várias etapas de seleção, intercaladas por treinos motores e cognitivos, adequação de ambiente (por exemplo, alimentação), preparação psicológica para a competição, etc.. Estas centenas de crianças e jovens teriam que passar muitos meses e anos neste processo, para que, então, alguns pudessem ser reconhecidos como aqueles de ponta, aqueles nos quais o investimento fácil irá trazer grandes resultados. É por esta razão que estamos chamando este investimento mais final de investimento fácil: já se sabe em quem, no quê e como investir.

Como se percebe, no entanto, para se chegar à parte fácil, temos que passar por uma fase muito difícil. Num processo lento, poucos serão selecionados, poucos ficarão. Logo, muitos e muitos serão “descartados” sem atingir as etapas finais.

Perguntamos, então, qual família iria, ou irá, incentivar seus filhos a dedicarem anos preciosos de sua juventude para, no final, serem deixados de lado? Sinceramente, poucas deveriam fazer isto. Na verdade, nenhuma deveria deixar seus jovens se submeterem a tal tipo de desgaste e perda. Perda da chance de um futuro produtivo em alguma atividade na qual o jovem tivesse aptidões. Desgaste da fase de suas vidas nas quais deveriam receber uma formação sólida para se tornarem profissionais satisfeitos e com retorno à sociedade.

Afora no afã ilusório que nosso país tem pelo futebol, é isto que ocorre. Ou seja, a não ser no caso distorcido das expectativas que se tem em torno do futebol, os demais esportes não conseguem superar a fase particular das pessoas. Temos grandes atletas em vários eventos, mas, em sua maioria, são frutos, num sentido geral, de seus esforços pessoais de superação. Foram elas e eles mesmos, juntamente com seus treinadores, a fazer todo o esforço para serem identificados. Em outras palavras, se não “dessem certo”, estariam à própria sorte. Este quadro é o que nos revela a falta de uma política, séria, verdadeira, adequada, para o incentivo ao esporte.

Logo, a decorrência mais imediata é termos um pequeno número de atletas de ponta selecionados nas diferentes modalidades. Como consequência pessoal, o país submete estes poucos atletas a uma sobrecarga de responsabilidade. Todas as esperanças e expectativas ficam depositadas em pouquíssimas pessoas, criando uma necessidade de resultados que interfere, negativamente, no desempenho de nossos atletas, tanto durante a competição como no pós evento. Como consequência social, temos esta recorrente falta de auto estima nacional. Nada bom, nem em termos pessoais nem em termos da sociedade.

Qual é, então, o investimento difícil que se deve fazer

para se ter uma política relevante de incentivo aos esportes?

Tem que ser uma política de cunho social, primariamente, pois centenas que dedicarão anos a treinamentos e seleções não irão ser aqueles que despontarão no final. Um país não pode deixar estas centenas e centenas de jovens à deriva. Somente iremos conseguir vários atletas de ponta, em todas as modalidades esportivas, quando a preocupação inicial for o que fazer com aqueles que não atingirão as metas mais elevadas.

Portanto, a primeira consideração é quanto à formação. Todos os atletas em fases iniciais de treino e seleção devem ter acesso à escola e serem cobrados quanto a resultados bons nos seus estudos, tanto quanto nos eventos esportivos. Para tanto, não basta se oferecer “a escola”. Tem-se que oferecer as condições, o que inclui eventuais auxílios e incentivos para a família e para o jovem, de maneiras tanto diretas quanto indiretas.

A educação física, como parte verdadeira do currículo escolar, tem que voltar a fazer seu papel. Não somente estas aulas devem ser utilizadas para os ensinamentos de fundamentos de jogos e estímulo de habilidades motoras, como têm que ser um momento de identificação de potencialidades por parte dos professores. Além disso, as competições e torneios entre colégios devem voltar a fazer parte das atividades escolares, de maneira séria e consistente.

Torna-se imperativo, portanto, o retorno da realização dos torneios colegiais municipais, estaduais e nacionais, aliados ao uso de espaços esportivos já existentes, como os centros esportivos municipais, centros esportivos militares e outros. Não é à toa que a Jamaica, um país muito mais pobre, do ponto de vista econômico, e com uma população muito menor que a do Brasil, vem despontando como uma “potência” no atletismo, nos últimos dois Jogos Olímpicos. Tal se deve a uma política esportiva de qualidade muito bem aplicada nos últimos 12 anos naquele país, onde o primeiro ministro está sempre presente nos torneios escolares de atletismo.

Neste mesmo sentido, os jogos universitários também devem ser alvo de observações e estímulos, sérios e consistentes. A presença de técnicos e treinadores em universidades deve ser parte dos recursos humanos destas instituições, e não esforços isolados e aleatórios das associações atléticas estudantis. O intercâmbio, sistematizado e institucionalizado, com treinadores de outros países também é mais um recurso que pode ser utilizado, com excelentes resultados, como demonstrado na evolução do nosso handebol, nos últimos cinco anos.

Obviamente, os espaços para treinamento devem ser considerados como parte integral da estrutura física das Universidades, junto com a devida capacitação de educadores físicos em todo o território nacional, sem priorizar apenas o eixo Rio de Janeiro – São Paulo e levando em consideração as particularidades regionais existentes no nosso imenso território. Certamente, algumas modalidades esportivas seriam melhor conduzidas na região Sul que a na região Nordeste, e vice-versa.

A entrada em faculdades ou cursos técnicos deve estar facilitada, de alguma maneira justa, para aqueles que vêm sendo submetidos aos treinos e processos seletivos de alto

desempenho. E, neste sentido, bolsas e outros tipos diretos e indiretos de estímulo têm que ser mantidos, ainda nesta etapa de formação.

O bom desempenho esportivo está fortemente atrelado a um sistema de saúde e educacional verdadeiramente universais e de qualidade. As escolas de ensino fundamental e médio devem voltar a cumprir um papel importante nesse processo, assim como a existência de uma medicina preventiva capaz de efetivamente melhorar a saúde dos cidadãos brasileiros. Dados da Organização Mundial da Saúde (OMS, 2012) mostram que as principais causas de doenças crônicas encontradas na população mundial, como as doenças cardíacas, acidentes vasculares cerebrais, câncer, doenças respiratórias crônicas e o diabetes são muito bem conhecidas e os fatores de risco que podem modificá-las (e/ou agravá-las) são: dieta inadequada e pouco saudável, inatividade física e uso do fumo. Dados, também da OMS, mostram que para cada USD \$ 1,00 aplicado em políticas esportivas, USD \$ 3,00 podem ser economizados na saúde. Portanto, o investimento no esporte, juntamente com investimentos na saúde e educação, e, é claro, a correta aplicação dos recursos, poderá trazer a longo prazo, além dos benefícios óbvios à população brasileira como um todo, as tão almeçadas medalhas olímpicas.

O que está descrito nos últimos parágrafos é o investimento difícil no esporte. Difícil pois exige volumes consideráveis de dinheiro, pois exige tempo para maturação, pois exige constante vigilância quanto a adequada aplicação dos recursos, pois exige uma mudança na perspectiva do processo de formação tanto dos esportistas quanto daqueles que não serão os atletas de ponta. Difícil pois exige que se forme um ciclo (virtuoso) de perspectiva de trabalho e inserção social tanto para os atletas que despontam quanto para os que se dedicaram a tentar ser um destes.

Como se percebe, investir no esporte é muito mais do que investir num atleta. Aqui, estamos falando em buscar o ouro olímpico não pelo ouro, não pela medalha como tal, não pelo ufanismo prazeroso de subir na classificação. Estamos falando em buscar o ouro olímpico por todos os benefícios outros que podem ser obtidos através desta busca. Nesta perspectiva, a medalha passa a ser uma mera consequência do bem estar e progresso sociais que se desenvolverão no país. Se, desta forma, conseguirmos o ouro, teremos garimpado muito mais do que o metal precioso.

Referências

- COI – Comitê Olímpico Internacional (2012) <http://www.olympic.org/>
- Howson, C. e Urbach, P. (1993) *Scientific Reasoning: The Bayesian Approach* – 2a edição. Chicago: Open Court Publishing Company.
- Lewontin, R. (2002) *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment*. Harvard: Harvard University Press.
- NYRR - Site oficial da Maratona da Cidade de Nova York (2012) <http://www.nyrr.org/>, resultados em http://web2.nyrrc.org/cgi-bin/start.cgi/mar-programs/archive/archive_search.html
- OMS – Organização Mundial de Saúde – WHO (2012). <http://www.who.int/research/en/>

Estrutura trófica da avifauna do Mato do Silva, fragmento de floresta estacional decidual, Chiapetta, Rio Grande do Sul

Trophic structure of the avifauna of Mato Silva, fragment deciduous forest Chiapetta, Rio Grande do Sul

Lucilene Inês Jacoboski^{1,*}, Eunice Frühling dos Santos², Nadiane Pillatt Ramos³

¹Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Programa de Pós-Graduação em Ecologia

²Universidade Federal de Santa Maria. Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal

³Bioserve Consultoria Ambiental

*Contato do autor: lucilene.jacoboski@yahoo.com.br

Resumo. A fragmentação florestal resulta em modificações estruturais e funcionais em ambientes florestais, entre elas a diminuição de recursos e a perda de microhabitats específicos para as espécies de aves, resultando em mudanças na estrutura de comunidades de aves. O objetivo deste estudo foi realizar um inventário das espécies de aves e analisar sua estrutura trófica em um fragmento florestal. Foram identificadas 87 espécies de aves. O índice de similaridade entre os dois anos de estudo foi de 65%. A estrutura trófica da avifauna demonstrou o predomínio das espécies onívoras, o que pode indicar algum nível de depauperamento do fragmento. As espécies registradas aqui contribuem para o conhecimento da distribuição destas espécies para esta região que é pouco estudada.

Palavras-chave. Aves; Fragmentação; Níveis tróficos.

Abstract. Forest fragmentation results in structural and functional changes in forest environments, including the loss of resources and of specific bird species microhabitats, resulting in changes in the structure of bird communities. The objective of this study was to conduct an inventory of bird species and analyze their trophic structure in a forest fragment. Eighty seven species of birds were identified. The similarity index between the two-year studies was 65%. The trophic structure of the avifauna demonstrated the predominance of omnivorous species, which may indicate some level of depletion of the fragment. The species recorded here contribute to the knowledge of the distribution of these species in this region that is little studied.

Keywords. Birds; fragmentation; trophic levels.

Recebido 28ago13

Aceito 24abr14

Publicado 30jul14

Introdução

A fragmentação consiste na transformação de uma paisagem natural contínua em manchas ou fragmentos de habitat. Essas transformações podem excluir imediatamente algumas espécies se as mesmas forem raras ou estiverem distribuídas em manchas (Pires et al., 2006). Alterações da vegetação decorrentes do processo de fragmentação podem tornar o ambiente impróprio para abrigar espécies de aves, especialmente aquelas que exigem condições específicas para sobreviver (Argel-de-Oliveira, 1996), além de provocar mudanças na riqueza, abundância e composição de uma comunidade de aves (Aleixo, 1999).

As aves são um dos grupos animais mais distintos e bem estudados, podendo ser utilizadas como bioindicadoras de alterações ambientais, devido a sua conspicuidade, taxonomia bem definida e grande diversificação (Verner, 1981; Filho e Silveira, 2012). Desta forma, quan-

do ocorre alguma alteração na vegetação, seja ela natural ou provocada por atividades humanas a estrutura trófica de uma comunidade de aves também sofre mudanças (Aleixo, 1999). A estrutura trófica refere-se a espécies que exploram a mesma classe de recursos semelhantes (Root, 1967), assim espécies que fazem uso de uma categoria específica de recursos podem responder imediatamente as alterações provocadas no ambiente. Neste sentido, estudar a estrutura trófica de comunidades de aves pode revelar que perturbações ambientais levam a um aumento no número de espécies insetívoras e onívoras e diminuição de frugívoras que são mais especializadas (Motta-Júnior, 1990).

Nos últimos anos, a região norte do estado do Rio Grande do Sul sofreu profundas modificações ambientais, principalmente com a expansão agrícola. Há uma carência de estudos que relatem as mudanças sofridas pelas comunidades de aves nessa região (Machado et al., 2008). O

fragmento em questão pertence a uma propriedade particular e é um dos maiores localizados na região norte do estado. Merece atenção quanto ao conhecimento de sua biodiversidade e conservação, visto que está inserido em uma matriz essencialmente agrícola, e em alguns pontos conecta-se com fragmentos menores, provavelmente desempenhando a função de corredor ecológico. Portanto é interessante conhecer quais são as espécies de aves que se utilizam deste fragmento e quais são seus requerimentos de recursos.

Desta forma, este estudo visa contribuir com informações sobre o registro de espécies de aves em uma região pouco estudada do estado do Rio Grande do Sul. Nesse contexto, o objetivo deste estudo foi realizar um inventário das espécies de aves e analisar a estrutura trófica desta comunidade de aves, em um fragmento florestal localizado no município de Chiapetta.

Material e métodos

Área de Estudo

A área de estudo está localizada na porção norte do Estado do Rio Grande do Sul, compreendendo uma área de 292 ha, entre as coordenadas 27° 55' 11" S e 53° 52' 40" W. Conforme classificação climática de Köppen o clima é subtropical úmido do tipo Cfa (Moreno, 1961). A cobertura florestal é do tipo Floresta Estacional Decidual segundo a classificação da Secretaria de Meio Ambiente do Estado do Rio Grande do Sul (SEMA) e do Inventário Florestal Contínuo do RS (UFMS e SEMA 2003). O fragmento estudado é conhecido como "Mato do Silva", apresentando aproximadamente 200 ha de floresta nativa. O seu entorno é caracterizado por área de banhado, vegetação arbustiva (capoeirão) e culturas agrícolas.

Coleta de dados

Para identificação das espécies de aves foram realizadas cinco transecções na área de estudo (interior e borda do fragmento), bem como no seu entorno (área de banhado e "capoeirão"). As transecções apresentavam cerca de 1 000 m cada. Destas transecções, duas estavam no interior do fragmento, uma na borda, uma na área de banhado e uma no "capoeirão". As observações foram realizadas nos turnos da manhã e tarde. De manhã, iniciavam-se uma hora após o sol nascer e estendiam-se até quatro horas depois e no período da tarde iniciavam-se em torno de quatro horas antes do pôr-do-sol e duravam três horas, totalizando sete horas de amostragens por dia. As amostragens ocorreram em três dias no mês de outubro de 2007, e dois dias no mês de outubro de 2009, totalizando um tempo de amostragem de 35 horas.

As aves foram identificadas através de binóculo, gravação de suas vocalizações e com auxílio de guias de campo. A nomenclatura das aves está de acordo com o Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO, 2011).

As espécies foram classificadas de acordo com seu agrupamento trófico baseado em: Telino-Júnior et al.

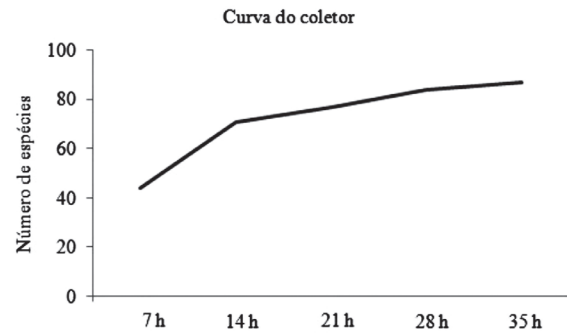


Figura 1: Curva de suficiência amostral das espécies de aves registradas no fragmento "Mato do Silva", conforme o número de horas de observação.

(2005); Sick (1997); Belton (1994), de acordo com as seguintes categorias: insetívoros (In), carnívoros (Ca), frugívoros (Fr), onívoros (On), granívoros (Gr), nectarívoros (Ne) e detritívoros (De).

Análise de dados

Além desta classificação, foi testada a similaridade entre os dois anos de observação através do Índice de Sorensen, considerando a composição de espécies, utilizando o programa estatístico Multiv 2.63 (Pillar, 2006).

Resultados

Foram identificadas 87 espécies de aves pertencentes a 35 famílias (Tab. 1), o que corresponde a 14% do total de 661 espécies listadas por Bencke et al. (2010) para o estado do Rio Grande do Sul. No ano de 2007 foram registradas 77 espécies enquanto que em 2009 foram 49 espécies. Destas, 10 espécies não haviam sido registradas no ano de 2007 e 38 espécies não foram registradas em 2009. O índice de similaridade de Sorensen demonstrou uma similaridade de 65% entre os dois anos de observação.

A curva do coletor elaborada a partir do número de horas de observação diária (sete horas), demonstra uma tendência à estabilização com relação número de espécies amostradas conforme aumenta o esforço amostral (Fig. 1).

A estrutura trófica da avifauna do "Mato do Silva"



Figura 2: Estrutura trófica das espécies de aves registradas no "Mato do Silva" durante o período de amostragem.

Tabela 1: Lista das espécies de aves registradas no fragmento “Mato do Silva”, nos meses de outubro de 2007 e outubro de 2009 de acordo com a sua dieta: insetívoro (In), carnívoro (Ca), frugívoro (Fr), onívoro (On), granívoro (Gr), nectarívoro (Ne), detritívoro (De).

Família	2007	2009	Dieta
TINAMIDAE			
<i>Nothura maculosa</i> (Temminck, 1815)	x		On
ANATIDAE			
<i>Dendrocygna viduata</i> (Linnaeus, 1766)	x		On
<i>Amazonetta brasiliensis</i> (Gmelin, 1789)	x		In
CRACIDAE			
<i>Penelope obscura</i> (Temminck, 1815)	x	x	On
ARDEIDAE			
<i>Syrigma sibilatrix</i> (Temminck, 1824)	x		On
<i>Egretta thula</i> (Molina, 1782)	x		On
CATHARTIDAE			
<i>Coragyps atratus</i> (Bechstein, 1793)	x	x	De
ACCIPITRIDAE			
<i>Elanoides forficatus</i> (Linnaeus, 1758)	x	x	Ca
<i>Elanus leucurus</i> (Vieillot, 1818)	x		Ca
<i>Accipiter striatus</i> (Vieillot, 1808)	x		Ca
<i>Rupornis magnirostris</i> (Gmelin, 1788)	x	x	On
FALCONIDAE			
<i>Caracara plancus</i> (Miller, 1777)		x	On
RALLIDAE			
<i>Aramides saracura</i> (Spix, 1825)	x	x	On
CHARADRIIDAE			
<i>Vanellus chilensis</i> (Molina, 1782)	x	x	On
SCOLOPACIDAE			
<i>Gallinago paraguaiiae</i> (Rafinesque, 1815)		x	In
COLUMBIDAE			
<i>Columbina talpacoti</i> (Temminck, 1811)	x	x	Gr
<i>Columbina picui</i> (Temminck, 1813)	x		Gr
<i>Patagioenas picazuro</i> (Temminck, 1813)	x		Gr
<i>Zenaida auriculata</i> (Des Murs, 1847)	x	x	On
<i>Leptotila verreauxi</i> (Bonaparte, 1855)	x	x	Gr
<i>Leptotila rufaxilla</i> (Richard & Bernard, 1792)		x	On
PSITTACIDAE			
<i>Pyrrhura frontalis</i> (Vieillot, 1817)	x		Fr
<i>Myiopsitta monachus</i> (Boddaert, 1783)	x	x	Gr

Tabela 1 (cont.): Lista das espécies de aves registradas no fragmento "Mato do Silva", nos meses de outubro de 2007 e outubro de 2009 de acordo com a sua dieta: insetívoro (In), carnívoro (Ca), frugívoro (Fr), onívoro (On), granívoro (Gr), nectarívoro (Ne), detritívoro (De).

Família	2007	2009	Dieta
<i>Amazona vinacea</i> (Kuhl, 1820)	x		Fr
CUCULIDAE			
<i>Piaya cayana</i> (Linnaeus, 1766)	x	x	In
<i>Crotophaga ani</i> (Linnaeus, 1758)	x		In
<i>Guira guira</i> (Gmelin, 1788)	x	x	In
TROCHILIDAE			
<i>Chlorostilbon lucidus</i> (Shaw, 1812)	x		Ne
TROGONIDAE			
<i>Trogon surrucura</i> (Vieillot, 1817)	x	x	On
RAMPHASTIDAE			
<i>Ramphastos dicolorus</i> (Linnaeus, 1766)	x	x	On
PICIDAE			
<i>Picumnus temminckii</i> (Lafresnaye, 1845)	x		In
<i>Veniliornis spilogaster</i> (Wagler, 1827)	x	x	On
<i>Colaptes melanochloros</i> (Gmelin, 1788)	x	x	On
<i>Colaptes campestris</i> (Vieillot, 1818)	x		In
THAMNOPHILIDAE			
<i>Thamnophilus caerulescens</i> (Vieillot, 1816)	x	x	In
<i>Mackenziaena leachii</i> (Such, 1825)	x		In
CONOPOPHAGIDAE			
<i>Conopophaga lineata</i> (Wied, 1831)	x		In
DENDROCOLAPTIDAE			
<i>Sittasomus griseicapillus</i> (Vieillot, 1818)	x		In
FURNARIIDAE			
<i>Furnarius rufus</i> (Gmelin, 1788)	x	x	On
<i>Synallaxis albescens</i> (Temminck, 1823)		x	On
<i>Synallaxis spixi</i> (Sclater, 1856)	x	x	In
TYRANNIDAE			
<i>Camptostoma obsoletum</i> (Temminck, 1824)	x		In
<i>Elaenia parvirostris</i> (Pelzeln, 1868)		x	On
<i>Serpophaga subcristata</i> (Vieillot, 1817)	x	x	In
<i>Pitangus sulphuratus</i> (Linnaeus, 1766)	x	x	On
<i>Myiodynastes maculatus</i> (Statius Muller, 1776)	x	x	On
<i>Tyrannus melancholicus</i> (Vieillot, 1819)	x	x	In
<i>Tyrannus savana</i> (Vieillot, 1808)	x	x	In
<i>Empidonomus varius</i> (Vieillot, 1818)	x		In

Tabela 1 (cont.): Lista das espécies de aves registradas no fragmento “Mato do Silva”, nos meses de outubro de 2007 e outubro de 2009 de acordo com a sua dieta: insetívoro (In), carnívoro (Ca), frugívoro (Fr), onívoro (On), granívoro (Gr), nectarívoro (Ne), detritívoro (De).

Família	2007	2009	Dieta
<i>Myiophobus fasciatus</i> (Stadius Muller, 1776)	x		In
<i>Pyrocephalus rubinus</i> (Boddaert, 1783)		x	In
VIREONIDAE			
<i>Cyclarhis gujanensis</i> (Gmelin, 1789)	x	x	On
<i>Vireo olivaceus</i> (Linnaeus, 1766)		x	In
CORVIDAE			
<i>Cyanocorax chrysops</i> (Vieillot, 1818)	x	x	Fr
HIRUNDINIDAE			
<i>Pygochelidon cyanoleuca</i> (Vieillot, 1817)	x	x	In
<i>Progne tapera</i> (Vieillot, 1817)	x		In
TROGLODYTIDAE			
<i>Troglodytes musculus</i> (Naumann, 1823)	x	x	In
POLIOPTILIDAE			
<i>Polioptila dumicola</i> (Vieillot, 1817)		x	In
TURDIDAE			
<i>Turdus rufiventris</i> (Vieillot, 1818)	x	x	On
<i>Turdus leucomelas</i> (Vieillot, 1818)	x		On
<i>Turdus amaurochalinus</i> (Cabanis, 1850)	x	x	On
<i>Turdus albicollis</i> (Vieillot, 1818)	x		On
MIMIDAE			
<i>Mimus saturninus</i> (Lichtenstein, 1823)	x		On
THRAUPIDAE			
<i>Saltator similis</i> (d'Orbigny & Lafresnaye, 1837)	x		On
<i>Pyrrhocomma ruficeps</i> (Strickland, 1844)	x		Fr
<i>Lanio cucullatus</i> (Stadius Muller, 1776)	x	x	On
<i>Tangara sayaca</i> (Linnaeus, 1766)	x		On
<i>Stephanophorus diadematus</i> (Temminck, 1823)		x	Fr
<i>Paroaria coronata</i> (Miller, 1776)	x	x	On
EMBEREZIDAE			
<i>Zonotrichia capensis</i> (Stadius Muller, 1776)	x	x	On
<i>Ammodramus humeralis</i> (Bosc, 1792)	x		Gr
<i>Poospiza nigrorufa</i> (d'Orbigny & Lafresnaye, 1837)	x		On
<i>Sicalis flaveola</i> (Linnaeus, 1766)	x	x	Gr
<i>Sicalis luteola</i> (Sparrman, 1789)	x		Gr
<i>Embernagra platensis</i> (Gmelin, 1789)	x		On
<i>Volatinia jacarina</i> (Linnaeus, 1766)	x	x	Gr

Tabela 1 (cont.): Lista das espécies de aves registradas no fragmento “Mato do Silva”, nos meses de outubro de 2007 e outubro de 2009 de acordo com a sua dieta: insetívoro (In), carnívoro (Ca), frugívoro (Fr), onívoro (On), granívoro (Gr), nectarívoro (Ne), detritívoro (De).

Família	2007	2009	Dieta
PARULIDAE			
<i>Parula pitiayumi</i> (Vieillot, 1817)	x		In
<i>Geothlypis aequinoctialis</i> (Gmelin, 1789)	x		In
<i>Basileuterus culicivorus</i> (Deppe, 1830)	x		In
<i>Basileuterus leucoblepharus</i> (Vieillot, 1817)		x	In
ICTERIDAE			
<i>Cacicus chrysopterus</i> (Vigors, 1825)		x	On
<i>Gnorimopsar chopi</i> (Vieillot, 1819)	x	x	On
<i>Agelaioides badius</i> (Vieillot, 1819)	x		Fr
<i>Molothrus bonariensis</i> (Gmelin, 1789)	x		On
<i>Sturnella superciliaris</i> (Bonaparte, 1850)	x		On
FRINGILIDAE			
<i>Euphonia chlorotica</i> (Linnaeus, 1766)		x	Fr
PASSERIDAE			
<i>Passer domesticus</i> (Linnaeus, 1758)	x		On

demonstrou o predomínio das espécies onívoras (38) seguida por espécies insetívoras (28). Foram observadas nove espécies de granívoros e oito de frugívoros. As aves carnívoras tiveram baixa representatividade (3). Detritívoros e nectarívoros neste estudo apresentaram somente um registro para cada um destes níveis tróficos, portanto não foram inseridos no gráfico (Fig. 2).

Discussão

A riqueza de espécies de aves não foi muito elevada, entretanto observa-se uma tendência a estabilização no número de espécies à medida que aumenta o esforço amostral, indicando desta forma a suficiência amostral. A riqueza de espécies demonstra, no entanto, estar associada provavelmente a uma limitada disponibilidade de recursos neste fragmento.

Já com relação à estrutura trófica desse fragmento, o maior número de espécies onívoras encontradas neste estudo é uma característica de fragmentos florestais de porte menor, assim como áreas de vegetação secundária, pelo fato de que as espécies onívoras adaptam-se mais facilmente a estes tipos de ambientes (Blamires et al., 2001). Além disso, a onivoria tem efeito tampão contra flutuações na disponibilidade de alimento nestes ambientes (Willis, 1979). Já a alta porcentagem de espécies insetívoras é um padrão para a região tropical (Sick, 1997). Da mesma forma Motta-Júnior (1990) relatou que em ambientes com altos índices de degradação ambiental há um número crescente de aves onívoras e, possivelmente, insetívoras menos especializadas, e diminuição de frugívoras e insetívoras mais especializadas. Assim, de uma forma geral a estrutura trófica das espécies de aves pode representar um

possível depauperamento do fragmento estudado.

Com relação aos granívoros, Anjos (1998) enfatiza que com a fragmentação e o aumento da borda, estas espécies são beneficiadas por utilizarem essas áreas para forrageio. Por outro lado as espécies frugívoras que apresentam dieta mais especializada são vulneráveis às alterações antrópicas, incluindo-se neste caso a disponibilidade de alimentos distribuídos ao longo do ano (Donatelli et al., 2007),

As aves carnívoras tiveram baixa representatividade neste estudo, o que pode ser explicado pelo fato de que aves carnívoras de grande porte podem ser prejudicadas pela necessidade de uma grande área para sobreviver; esta característica pode causar alterações na abundância de suas presas (Aleixo, 1999). Tais aves são aquelas que estão entre as mais suscetíveis à fragmentação e, portanto, seriam mais vulneráveis à extinção local, pois são de grande porte, especializadas, têm baixa tolerância ao habitat matriz, baixa densidade e baixa taxa de sobrevivência anual (Sieving e Karr, 1997).

Com relação à área de banhado (localizada no entorno do fragmento) é importante destacar que esta estava passando por processos de drenagem em 2007, o que pode ter forçado o abandono de habitat por algumas espécies de aves características desta área, que não tiveram registro em 2009. Como por exemplo, *Syrigma sibilatrix* (Temminck, 1824) que foi observada no local em apenas uma ocasião em 2007, e no ano de 2009 já não foi registrada sua ocorrência.

Entre as espécies observadas durante o estudo, merece destaque o registro de *Amazona vinacea* (Kuhl, 1820) espécie ameaçada de extinção, com o status mundial de conservação incluída como espécie “em perigo” (Bencke,

2003), a qual foi registrada somente no ano de 2007.

Além deste registro, grandes espécies de frugívoros foram registradas, como por exemplo, *Penelope obscura* (Temminck, 1815) e *Ramphastos dicolorus* (Linnaeus, 1766) que desempenham a importante função de dispersão de sementes. A presença destas espécies indica a importância do fragmento para estas, pois de acordo com Anjos (1998), frugívoros tendem ao desaparecimento em pequenos fragmentos florestais.

Apesar do número de espécies neste fragmento não ser tão expressivo, atenta-se para a preservação deste pelo registro de uma espécie ameaçada, e pelo registro de grandes frugívoros, pois por meio desses importantes funções ecológicas, como a dispersão de sementes também são mantidas. Além disso, o fragmento em questão parece atuar como um corredor ecológico, aumentando assim o fluxo de espécies, pois segundo Rocha et al., (2006), os corredores atuam como uma fonte de conectividade entre manchas isoladas, favorecendo assim a movimentação dos organismos.

Portanto, para a preservação das espécies é necessário proteger as áreas ou habitats característicos de cada espécie. Cada ecossistema ou habitat oferece diferentes condições físicas e biológicas para a sobrevivência das espécies, como clima, temperatura, vegetação, alimentação entre outros aspectos (Andrade, 1993), e o que determina a presença de uma espécie em um ambiente degradado é sua mobilidade e sua tolerância à deterioração do habitat (Lens et al., 2002).

Os registros aqui apresentados contribuem para o conhecimento da distribuição destas espécies no estado do Rio Grande do Sul. A ameaça as espécies bem como à manutenção das funções desempenhadas por estas evidenciam a importância deste fragmento para a biodiversidade local. Portanto ações que minimizem os efeitos do processo de degradação do habitat estudado devem ser consideradas, visto que este fragmento é um dos mais representativos em questão de área nesta região.

Referências

Aleixo A. 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic Forest. *The Condor* 101: 537-548.

Andrade MA. 1993. Aves silvestres de Minas Gerais. Belo Horizonte: Littera Maciel.

Anjos L. Dos. 1998. Consequências biológicas da fragmentação no norte do Paraná. *IPEF* 12(32): 87-94.

Argel-De-Oliveira MM. 1996. Aves que plantam: frugivoria e dispersão de sementes por aves. *Revista da Biologia* 13: 9-13.

Belton W. 1994. Aves do Rio Grande do Sul: distribuição e biologia. São Leopoldo: UNISINOS.

Bencke GA, Fontana, CS, Reis RE. 2003. Livro vermelho da fauna do Rio Grande do Sul ameaçada de extinção. Porto Alegre: EDIPUCRS.

Bencke GA, Dias RA, Bugoni L, Agne CE, Fontana CS, Maurício GN, Machado DB 2010. Revisão e atualização da Lista das aves do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia Sér. Zool* 100(4): 519-556.

Blamires D, Valgas AB, Bispo PC. 2001. Estrutura da comunidade de aves da Fazenda Bonsucesso, município de Caldazinha,

Goiás, Brasil. *Tangara* 3: 101-113.

CBRO. 2011. Lista das Aves do Brasil. Disponível em: <<http://www.cbro.org.br/CBRO/pdf/AvesBrasil2011.pdf>>. Acesso em 13 de junho de 2012.

Donatelli RJ, Ferreira CD, Dalbeto AC, Posso SR. 2007. Análise comparativa da assembleia de aves em dois remanescentes florestais no interior do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 24 (2): 362-375.

Filho, JCM, Silveira, RV. 2012. Composição e estrutura trófica da comunidade de aves de uma área antropizada no oeste do estado de São Paulo. *Atualidades Ornitológicas On-line* 169: 33-40.

Lens L, Van Dongen S, Norris K, Githiru M, Matthysen E. 2002. Avian persistence in fragmented rain forest. *Science* 298: 1236-1238.

Machado ABM, Drummond GM, Paglia AP. 2008. Livro Vermelho da Fauna ameaçada de extinção. Belo Horizonte: Fund. Biodiversitas.

Moreno JA. 1961. Clima do Rio Grande do Sul. Secretaria da Agricultura - Div. Terras e Colonização, Porto Alegre: Div. Terras e Colonização.

Motta-Júnior JC. 1990. Estrutura trófica e composição das avifaunas de três habitats terrestres na região central do Estado de São Paulo. *Ararajuba* 1: 65-71.

Pillar VD. 2006. MULTIV: Multivariate exploratory analysis, randomizing testing and bootstrapping resampling, users guide v. 2.63. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Disponível em: <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/arquivos/Software/Multiv/MultivManual.pdf>>. Acesso em: 25 de junho de 2012.

Pires AS, Fernandez FAS, Barros CS. 2006. Vivendo em um mundo em pedaços: Efeitos da fragmentação florestal sobre comunidades e populações animais. In: Rocha CFD, Bergallo HG, Sluys MV, Alves MAS, organizadores. *Biologia da Conservação: Essências*. São Carlos: RiMa p231-260.

Rocha FD, Bergallo HD, Sluys MV, Alves MAS, Jenkins C. 2006. Corredores ecológicos e conservação da biodiversidade: Um estudo de caso na mata Atlântica. In: Rocha CFD, Bergallo HG, Sluys MV, Alves MAS, organizadores. *Biologia da Conservação: Essências*. São Carlos: RiMa p317-342.

Root R. 1967. The niche exploration pattern of the Blue-grey Gnatcatcher. *Ecology Monographs* 37: 317-350.

Sick H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.

Sieving KE, Karr JR. 1997. Avian extinction and persistence mechanisms in lowland Panama. In: Laurance WF, Bierregaard JR, editors. *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago p138-155.

Telino-Júnior WR, Dias MM, Azevedo-Júnior SM, Neves RML, Larrazábal MEL. 2005. Estrutura trófica da avifauna na Reserva Estadual de Gurjaú, Zona da Mata Sul, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22 (4): 962-973.

UFMS e SEMA. 2003. Inventário Florestal Contínuo do Rio Grande do Sul. Disponível em: <<http://www.ufms.br/ifcrs>>. Acesso em: 22 dez. 2009.

Verner J. 1981. Measuring responses of avian communities to habitat manipulation. *Studies in Avian Biology* 6: 543-547.

Willis EO. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 33 (1): 1-25.

Ictiofauna epígea e subterrânea da área cárstica de Lagoa da Confusão, estado do Tocantins

Epigean and subterranean ichthyofauna from Lagoa da Confusão karst area, Tocantins State

Milton José de Paula¹, Alberto Akama², Everton Faustino de Oliveira³, Fernando de Morais⁴

¹Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi

²Cordenação de Zoologia, CZO Ictiologia, Museu Paraense Emílio Goeldi

³Laboratório de Ictiologia Sistemática, Núcleo de Estudos Ambientais, Universidade Federal do Tocantins

⁴Laboratório de Análises Geo-ambientais, Departamento de Geografia, Universidade Federal do Tocantins

*Contato do autor: miltonuft@yahoo.com.br

Resumo. Um levantamento ictiofaunístico conduzido em quatro corpos superficiais e em uma caverna na área cárstica do município de Lagoa da Confusão (TO), amostrou 74 espécies, principalmente da ordem Characiformes. Ao todo, 66 espécies foram amostradas nas localidades superficiais. Na caverna Gruta Casa de Pedra foram amostradas 29 espécies, com uma abundância numérica um pouco superior em relação às localidades superficiais, que pode estar relacionado ao seu regime hídrico. Exemplares de *Rhamdia* aff. *quelen* coletados na caverna apresentaram diferentes classes de tamanho corpóreo, o que devido ao seu isolamento sazonal, provavelmente estão completando seus ciclos de vida na caverna, formando possivelmente uma população troglófila. Mais estudos nessa área merecem atenção, tendo em vista que vários desses sítios sofrem perturbação antrópica.

Palavras-chave. Biodiversidade; Cavernas; Peixes de água doce; Troglófilos.

Abstract. An ichthyofaunistic survey conducted in four surface water bodies and one cave in a karstic area in the municipality of Lagoa da Confusão, State of Tocantins, sampled 74 species, mainly characiforms. Sixty six species were sampled in the surface waters. In the “Gruta Casa de Pedra” cave were sampled 29 species with a slightly numerical abundance compared to that found in the surface waters. Specimens of *Rhamdia* aff. *quelen* sampled in the cave showed different body sizes class. Their seasonal isolation inside the cave indicates probably that they are completing their life cycles in the subterranean environment, and probably represent a troglophilic population. More studies in this area deserve attention, considering that several of these sites suffer antropic disturbance.

Keywords. Biodiversity; Caves; Freshwater fishes; Troglophiles.

Introdução

O Brasil apresenta uma rica fauna de peixes cavernícola em relação a outros países (Trajano e Bichuette, 2010). Essa diversidade apresenta formas troglóbias, totalmente restritas ao meio subterrâneo, apresentado o clássico troglomorfismo, ou seja, redução dos olhos e/ou perda de pigmentação, em relação os congêneres epígeos, troglófilas, capazes de completar o seu ciclo de vida tanto no ambiente epígeo como no subterrâneo ou troglófilas, nos quais exemplares são encontrados regularmente em cavernas, mas que devem sair periodicamente ao meio epígeo para completar o seu ciclo de vida (Trajano e Bichuette, 2006).

Atualmente, são conhecidas 26 espécies de peixes

troglóbios no Brasil (Trajano e Bichuette, 2010; Gallão e Bichuette, 2012; Secutti e Bichuette, 2013), o que o torna o segundo país com maior número de espécies, perdendo apenas para a China (Proudlove, 2010). Em relação às populações troglófilas, atualmente são conhecidas 15 em diferentes cavidades e bacias hidrográficas no Brasil, mas esse número deve ser bem superior devido à dificuldade de se identificar espécies troglófilas (Secutti e Bichuette, 2013). Segundo Secutti e Bichuette (2013) a condição de troglófilo pode ser identificada através de amostragens acuradas em ambientes epígeos, em áreas adjacentes aquelas onde estão situadas as cavernas. Desta maneira, deve ser empregado um plano comparativo ecológico-evolutivo (Secutti e Bichuette, 2013) entre a fauna epígea e a subterrânea amostrada, para assim, estabelecer categorias

Recebido 28ago13

Aceito 18jun14

Publicado 30jul14

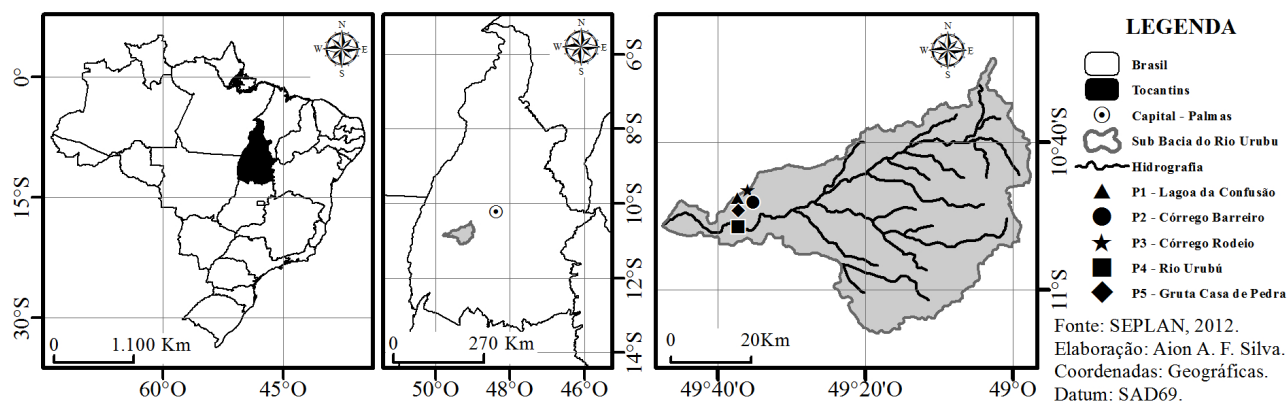


Figura 1. Mapa das localidades amostradas na área cárstica de Lagoa da Confusão - TO.

sobre as populações cavernícolas.

Trabalhos dessa natureza no Brasil, além de serem poucos, têm sido realizados somente em duas bacias, a do rio Tocantins (Bichuette e Trajano, 2003; De Paula et al., 2012) e a do rio São Francisco (Mattox et al., 2008; Trajano et al., 2009; Secutti e Bichuette, 2013). Apesar disso, esses trabalhos têm revelado novas populações de espécies troglófilas, e também contribuído para descoberta de novas espécies troglóbias. Por exemplo, a área cárstica do município de São Domingos, nordeste de Goiás, alto Rio Tocantins, apresenta umas das maiores diversidades de peixes troglóbios do mundo em uma área geográfica restrita, com sete espécies atualmente descritas (Trajano e Bichuette, 2006; Trajano e Bichuette, 2010). Isso revela a importância dessas pesquisas para ictiofauna cavernícola do Brasil.

A bacia do Rio Araguaia possui uma rica diversidade de espécies de peixes (Ribeiro et al., 1995), porém, estudos sobre a sua ictiofauna são incipientes, sendo até o momento, apenas dois trabalhos publicados (Tejerina-Garro et al., 1998; Ferreira et al., 2011). No tocante a sua ictiofauna cavernícola, os trabalhos são escassos. A área cárstica da Lagoa da Confusão (TO) é um bom exemplo de que, apesar de trabalhos de bioespeleologia já terem sido realizados na área por Kury et al. (2010), há somente um estudo preliminar sobre sua ictiofauna subterrânea, realizado por Silva et al. (2011), que relatou uma provável população troglófila da espécie *Rhamdia* sp. na caverna Gruta Casa de Pedra.

Nesse sentido, o presente trabalho teve como objetivo amostrar a ictiofauna em localidades epígeas e em uma localidade subterrânea da área cárstica de Lagoa da Confusão, com intuito de verificar a composição das espécies de peixes, e também identificar as categorias ecológico-evolutivas (trogloxenos, troglófilos ou troglóbios) (Secutti e Bichuette, 2013) na caverna estudada.

Métodos

Área de estudo

A área de estudo está situada no município de Lagoa da Confusão, localizada na porção sudoeste do estado

do Tocantins, pertencente à sub-bacia do Rio Urubu, que de acordo com Ribeiro et al. (1995), faz parte da porção média da bacia do Rio Araguaia. A área está sob uma região que constitui uma extensa planície, que é periodicamente inundada pelas cheias dos rios adjacentes (Brasil, 2001). A vegetação predominante é do bioma Cerrado, mas também está situada numa área de transição para o bioma Amazônico, apresentando fitofisionomias de ambos (Brasil, 2001). Um aspecto marcante da vegetação é a presença de “ipucas”, onde predomina espécies arbóreas que formam “ilhas de florestas”, e que ocupam pequenas depressões resultantes provavelmente do processo de dolinamento e acúmulo de matéria orgânica (Martins et al., 2002). O clima da região é úmido, com moderada deficiência hídrica, apresentando precipitação média anual entre 1.400 a 1.700 mm (Seplan, 2008).

O carste na região é caracterizado pela presença de afloramentos isolados de rochas calcárias que são vistos de vários pontos da cidade. Geologicamente, a área de estudo está situada em rochas do Grupo Tocantins que, junto ao Grupo Estrondo, forma o Supergrupo Baixo Araguaia.

Localidades epígeas

Quatro localidades epígeas foram amostradas (Figura 1), que são descritas a seguir:

Lagoa da Confusão (10°46'40,4" S e 49° 36'24,1" W) Sub-bacia do Rio Urubu, médio Araguaia, Lagoa da Confusão (TO). Lagoa com aproximadamente 7,30 km de diâmetro e profundidade média de 5 m, seu fluxo de água é mantido pelo lençol freático subterrâneo, seu leito é basicamente arenoso e de rochas carbonáticas, que chegam a aflorar da superfície d'água. Parte da sua margem está sobre o meio urbano, onde suas águas são usadas para recreação. No período chuvoso, ocorre o transbordamento de sua água, que atravessa as áreas de afloramentos de calcário, em direção ao Rio Urubu.

Córrego Barreiro (10°48'07,3" S e 49°35'07,8" W). Afluente da Lagoa da Confusão, sub-bacia do Rio Urubu, médio Araguaia, Lagoa da Confusão (TO). Possui aproximadamente 10 km de extensão. Seu regime é intermitente, onde, no período da estiagem pronunciada fica com seu leito completamente seco e, no período chuvoso, apresenta uma profundidade de aproximadamente 1,5 m com correnteza moderadamente rápida, seu leito possui uma

grande quantidade de vegetação submersa. Suas margens apresentam alteração antrópica com predomínio de pastagens que intercalam com a vegetação marginal ripária e/ou típica de “ipucas”.

Córrego Rodeio (10°46'30,91" S e 49° 35' 47,0" W) Afluente da Lagoa da Confusão, sub-bacia do Rio Urubu, médio Araguaia, Lagoa da Confusão (TO) Com aproximadamente 6 km de extensão, também possui um regime intermitente, com seu leito totalmente seco no período de seca. Na estação chuvosa seu leito possui aproximadamente 1,5 m de profundidade e correnteza moderadamente rápida com presença de grande quantidade de vegetação submersa. Suas margens apresentam alterações antrópica com presença de pastagens e monoculturas, a vegetação marginal quando presente e ripária e ciliar e/ou típica de “ipucas”.

Rio Urubu (10°51'07,1" S e 49°36'34,3"). Afluente do Rio Formoso, médio Araguaia, Lagoa da Confusão (TO). Rio com aproximadamente 100 km na sua drenagem principal e com correnteza moderadamente rápida. Possui uma mata ciliar relativamente preservada, mas cercada de pastagens e projetos de lavouras irrigadas, principalmente de arroz, que devido a esses projetos sofreu um pequeno barramento no seu curso.

Localidade subterrânea

Somente uma localidade subterrânea foi amostrada (Figura 1), conhecida como Gruta Casa de Pedra, que é descrita a seguir:

Caverna Gruta Casa de Pedra (10°49'16,9" S e 49°37'10,3" W). A caracterização física a seguir é de acordo com Pontalti (2010). A Caverna possui um desenvolvimento horizontal de 1.038 m, sendo uma das maiores cavernas já mapeadas para o estado do Tocantins. Os condutos e galerias apresentam seções transversais predominantemente elipsoidais ou em junta, suas formações são predominantemente do tipo pilares. O piso é formado por materiais clásticos de granulometria variada de origem alóctone, e materiais de origem autóctone, representados por desmoronamentos de blocos e de cones centrais de materiais detríticos. Apresenta uma marcante oscilação freática, pois no período de cheia alguns dos seus condutos ficam totalmente preenchidos por água, que por sua vez conecta as áreas alagadas adjacentes. Durante o período que vai de maio a agosto, formam-se pequenos represamentos intermitentes, que provavelmente, têm suas águas drenadas lentamente pelos sumidouros. Após os represamentos secarem, somente há presença de água visível e perene no seu interior numa área de resurgência do aquífero localizado a aproximadamente 90 m da entrada principal da Caverna, onde os peixes nesse período ficam restritos a essa área.

Coletas

Coletas da ictiofauna em corpos epígeos perenes e intermitentes foram realizadas com uso de puçá, redes de mão, tarrafas e rede de emalhar de diferentes tamanhos e malhas. A amostragem da ictiofauna hipógea foi reali-

zada utilizando-se redes de mão (puçá), tarrafas e iscas em anzóis, devido à dificuldade que a área apresenta para a utilização de outras técnicas de coleta. As coletas estão amparadas por licenças para coleta de material zoológico IBAMA/SISBIO números: 17759-1 e 28543-1.

As coletas foram divididas em três fases: 1) compreende a estação seca pronunciada na região, onde somente os corpos d'água perenes e a caverna foram amostrados. Nessa fase, as coletas foram realizadas entre os dias 26 e 27 de setembro de 2011. Na localidade subterrânea, a área de resurgência do aquífero apresentou dificuldades para utilização de redes de mão, os exemplares foram então coletados utilizando-se iscas em anzóis; 2) compreende a estação chuvosa no período máximo de chuva, onde as planícies ficam alagadas. Nesse período, que foi entre os dias 27 e 28 de fevereiro de 2012, todos os corpos epígeos foram amostrados. A área alagada adjacente a caverna também foi amostrada, e os exemplares coletados foram considerados para a localidade Lagoa da Confusão, já que a área é planície de inundação dessa localidade. Como a localidade subterrânea estava com seus condutos inundados, redes foram instaladas próximas à entrada principal da caverna por um período de pouco mais de 24 horas; 3) compreende a estação seca onde há formação de represas intermitentes no interior da caverna. Nesse período somente essas represas foram amostradas com a utilização de redes de mão e tarrafas, e a coleta foi realizada somente no dia 09 de junho de 2012.

Os peixes coletados foram preservados e transferidos diretamente para uma solução de álcool 70%, após prévia fixação em formol 10%. Antes da fixação, os peixes foram anestesiados com uma solução de óleo de cravo. Os espécimes foram classificados em nível de espécie, sempre que possível, e depositados na coleção de peixes do Laboratório de Ictiologia Sistemática, pertencente ao Núcleo de Estudos Ambientais (NEAMB) da Universidade Federal do Tocantins (UFT).

Resultados

Ictiofauna epígea

A amostragem nos ambientes aquáticos epígeos perenes e intermitentes resultou na coleta de 950 exemplares pertencentes a 65 espécies, sendo que sete exemplares de *Potamotrygon* spp. foram somente visualizados na Lagoa da Confusão, totalizando 66 espécies amostradas, pertencentes a 21 famílias. As famílias representam oito ordens de ocorrência comum para águas Neotropicais: Characiformes com 47 espécies; Perciformes e Siluriformes com sete espécies cada; Beloniformes, Cleupeiformes, Cyprinodontiformes, Gymnotiformes e Myliobatiformes representadas por uma única espécie cada. As famílias mais representativas foram Characidae com 34 espécies, seguida por Cichlidae com sete espécies e Loricariidae com quatro espécies. A lista das espécies com as respectivas localidades de ocorrência está na Tabela 1.

De todas as espécies aqui amostradas, somente *Hemigrammus* aff. *hyanuary* e *Pamphorichthys araguaiensis*

foram amostradas nas quatro localidades epígeas. *H. aff. hyanuary* foi a espécie mais abundante (35% do total coletado), sendo registrada também para a localidade subterrânea. Outras 20 espécies presentes nas localidades epígeas também foram amostradas na localidade subterrânea.

O ponto de coleta mais diverso foi a Lagoa da Confusão (41 espécies), tendo 16 espécies exclusivas. Rio Urubu apresentou 29 espécies, sendo o segundo ponto de coleta mais diverso, tendo 14 espécies exclusivas. Córrego Rodeio apresentou 16 espécies, três exclusivas, e o Córrego Barreiro apresentou 12 espécies com somente uma espécie exclusiva. Para essas duas últimas localidades, várias espécies (n= 7) tiveram exemplares exclusivamente alevinos e/ou juvenis (Tabela 1).

Ictiofauna subterrânea

A amostragem na caverna Gruta Casa de Pedra totalizou 964 exemplares coletados pertencentes a 29 espécies (Tabela 1). Na primeira fase de coleta, que compreendeu o período de seca pronunciada, somente exemplares de *Rhamdia aff. quelen* (n=5) foram coletados, e que por sua vez, estavam restritos a única área de ressurgência do aquífero no interior da caverna. O número reduzido de exemplares de *Rhamdia aff. quelen* coletados foi uma preocupação para evitar um possível distúrbio na população local, já que não dispomos de dados sobre o tamanho populacional dessa espécie na caverna. O local da ressurgência é um remanso perene na zona afótica (caracterizada pela escuridão total) (Trajano e Bichuette, 2006) de profundidade não conhecida e de substrato rochoso, e a extensão de ocorrência dessa espécie não pode ser determinada. Quando houve a incidência de luzes das lanternas ou foram feitas pequenas perturbações na coluna d'água vários exemplares da espécie surgiram das partes mais profundas e foram facilmente coletados com iscas em anzóis.

Na segunda fase de coleta, que compreende o período máximo de chuva na região, nenhum exemplar foi coletado nas redes instaladas na entrada da caverna.

Na terceira fase de coleta, que compreende o período de seca onde há formação de represamentos intermitentes isolados no interior da caverna, 959 exemplares foram coletados. Esses exemplares foram facilmente capturados com o uso de redes de mão e tarrafas, e em diferentes represamentos, tanto nas áreas de zona de entrada da caverna, caracterizada pela incidência direta de luz, zonas de penumbra, caracterizada pela incidência indireta de luz e na zona de afótica (Trajano e Bichuette, 2006). A espécie mais abundante foi *Cyphocharax spilurus* (15% do total coletado) e oito espécies foram exclusivas para essa localidade.

Todas as espécies aqui amostradas não apresentaram características que as classifiquem como espécies troglóbias (tais como, redução de olhos e/ou perda de pigmentação, em relação ao observado em espécies epígeas congêneres). Entretanto, uma das espécies merece especial atenção, dadas as características de sua população no interior da caverna, *Rhamdia aff. quelen*.

No total, nove exemplares de *Rhamdia aff. quelen*

(n=9) foram coletados no interior da caverna e apresentaram variações em seus comprimentos (78,63mm a 774,85mm de comprimento padrão). Devido ao isolamento sazonal na caverna, há indícios de que essa população está se reproduzindo e se alimentando (boa condição física e nutricional observada nos exemplares) na caverna. A classe de tamanho encontrada nos exemplares coletados reforça essa hipótese, tendo em vista que os menores exemplares são cerca de 10 vezes menor que os maiores exemplares, e os exemplares coletados fora da caverna são ainda menores.

Discussão

Ictiofauna Epígea

Como os estudos publicados sobre a ictiofauna na bacia do Rio Araguaia são escassos, 13 espécies aqui amostradas (Tabela 1) não haviam sido reportadas anteriormente para sua drenagem, as demais já foram reportadas por Tejerina-Garro et al. (1998) e Ferreira et al., (2011). As espécies com as abreviações "aff", "cf" e "gr" foram excluídas dessa comparação, já que apresentam classificação taxonômica incerta.

Algumas espécies apresentaram ocorrência exclusiva para determinadas localidades, que são provavelmente resultado de um baixo esforço de coleta. As localidades intermitentes (Córrego Barreiro e Córrego Rodeio) apresentaram exemplares de algumas espécies exclusivamente alevinos e/ou juvenis (Tabela 1), o que sugere que essas drenagens funcionam como áreas de reprodução e/ou recrutamento sazonais para essas espécies.

O número de espécies aqui amostradas (n=66), até o momento, é o maior comparado com outros trabalhos desta natureza em áreas cárstica no Brasil: Bichuette e Trajano (2003), 38 espécies (bacia do Rio Tocantins); Mattox et al. (2008), 44 espécies (bacia do Rio São Francisco); Trajano et al. (2009), 13 espécies (bacia do Rio São Francisco); De Paula et al. (2012), 25 espécies (bacia do Rio Tocantins); Secutti e Bichuette (2013), 12 espécies (bacia do Rio São Francisco). Apesar do esforço de coleta ser diferente, esse maior número de espécies provavelmente está relacionado com a alta diversidade de peixes presentes na bacia do Rio Araguaia (Ribeiro et al., 1995), sendo considerada uma das mais altas entre os rios amazônicos (Ferreira et al., 2011).

Muitos táxons (n=33) amostrados, que incluem também os amostrados somente no ambiente subterrâneo, não puderam ser identificados em nível de espécie, pois são desconhecidos ou apresentam pouco conhecimento sobre o status taxonômico e nomenclatural, ou foram identificados de forma insegura. Isso revela o baixo nível de conhecimento taxonômico da ictiofauna na bacia do Rio Araguaia, que é semelhante para peixes de água doce Neotropical como um todo (Vari e Malabarba, 1998).

Ictiofauna subterrânea

O isolamento sazonal da espécie *Rhamdia aff. quelen* no interior da caverna Gruta Casa de Pedra, bem como a presença de exemplares em diferentes estágios de vida, sugere que estão se alimentando, se reproduzindo e completando seu ciclo de vida no interior da caverna. Esse isolamento também é reportado por Silva et al. (2011), em um trabalho preliminar sobre a ictiofauna na mesma caverna (coletas realizadas em 2010), onde 10 exemplares dessa espécie de diferentes tamanhos foram amostrados na mesma área de ressurgência do aquífero aqui amostrado. Desse modo, é indicada provavelmente a ocorrência de uma população troglófila (capazes de completar o seu ciclo de vida tanto no ambiente epígeo como no subterrâneo) de *Rhamdia aff. quelen* nessa localidade. Essa classificação também é corroborada pela presença de uma população troglófila de *Rhamdia sp.* na caverna Zé Avelino em Varzelândia (MG) (Mattox et al., 2008).

A categoria de provável população troglófila, porém, pode estar condicionada à variação no regime hídrico na caverna, como já explicado anteriormente, sendo que provavelmente no período chuvoso há possibilidade de um fluxo migratório para as localidades epígeas próximas. Desde modo, os indivíduos juvenis encontrados na caverna podem ser oriundos de eventos reprodutivos de populações de ambientes epígeos próximos, visto que os exemplares de *Rhamdia aff. quelen* amostrados nas localidades epígeas eram formas juvenis (58.97mm de comprimento padrão no máximo, n=7).

A amostragem na caverna Gruta Casa de Pedra resultou na coleta um pouco maior de exemplares do que nos ambientes epígeos, mesmo sendo empregado um esforço bem menor. Mas esse resultado é explicado novamente pelo regime hídrico da caverna, onde no período chuvoso as espécies das localidades epígeas adjacentes têm facilidade para explorarem o interior da caverna, mas à medida que no nível da água no interior da caverna vai diminuindo, represas intermitentes são formadas. A ictiofauna que permanece no interior da localidade fica aprisionada nessas represas, onde os exemplares foram facilmente capturados em um curto intervalo de tempo (aproximadamente quatro horas). Esse isolamento também possibilitou a coleta de oito espécies não amostradas nos ambientes epígeos, mas que certamente são oriundas dessas drenagens próximas, e que se forem consideradas para ocorrerem também nessas localidades, aumenta a diversidade para 74 espécies amostradas.

Esse fenômeno de aprisionamento das espécies de peixe, devido à variação no regime hídrico em cavernas, também é demonstrado por Mattox et al. (2008) na área cárstica da Serra do Ramalho (BA), que devido a cheia dos rios os peixes tem acesso ao interior de algumas cavernas e ficam aprisionados em represas temporárias na estação seca, fenômeno conhecido localmente por "arribada", onde os peixes são facilmente coletados para consumo pela população local.

Como já salientado, nenhum exemplar coletado apresentou características troglomórficas, e a presença

dessas espécies no interior da caverna, com exceção de *Rhamdia aff. quelen*, parece estar condicionado à dinâmica do regime hídrico na caverna, já que, essa ictiofauna aprisionada está sujeita a morrer à medida que essas represas vão secando. Essas espécies podem então ser classificadas como acidentais nessa localidade, devido à facilidade de exploração do interior da caverna nos períodos de maior cheia e inundação. Essa dinâmica no regime hídrico também influencia a ictiofauna presente em duas cavernas na área cárstica de Pains (MG), onde no período chuvoso espécies de peixes exploram o interior das cavernas, que por sua vez, ficam aprisionadas em seus interiores no período seco e morrem (Silva et al., 2012).

Conservação

A caverna Gruta Casa de Pedra apresenta uma notável atividade antrópica, sendo encontrados com facilidade garrafas, sacos plásticos, sandálias e restos de velas no seu interior, além de grande quantidade de pichações em suas rochas. Essa notável alteração é facilitada pelo rápido e fácil acesso a sua área, que se dá por uma trilha de cerca de 700 metros em meio a pastagens, e sua área fica aproximadamente 3 km de distância do centro urbano, de onde seu afloramento é facilmente visto. Como ela abriga uma provável população de peixes troglófilos, e que até o momento para o estado do Tocantins não há registro de peixes troglófilos, medidas de conservação dessa cavidade são necessárias, dada a sua importância para mais estudos na área.

Outra ameaça tanto para a Gruta Casa de Pedra, como também para outras cavernas na área cárstica de Lagoa da Confusão, é a exploração de calcário na região, e que devido ao Decreto 6640, de 2008, agora existe a possibilidade de destruição de cavernas inteiras (Trajano, 2013), mesmo essas tendo alto grau de relevância biológica. Considerando que o município da Lagoa da Confusão está situado em uma área de alta diversidade biológica (Brasil, 2001), a mineração na área representa uma grande ameaça à diversidade biológica cavernícola, que na região é ainda pouco estudada.

Conclusões

A área cárstica de Lagoa da Confusão está sobre uma área de grande diversidade biológica de peixes, sendo até o momento a mais diversa. Mas o número considerado de táxons não identificados revela a necessidade de mais estudos sistemáticos sobre a ictiofauna da bacia do Rio Araguaia.

Rhamdia aff. quelen é indicada por manter provavelmente populações troglófilas na caverna Gruta Casa de Pedra, sendo necessários mais estudos para afirmação desta categoria, como por exemplo, sobre a sua biologia reprodutiva. Juntamente às populações desta espécie, as demais populações de peixes encontradas nessa localidade parecem estar sujeitas a dinâmica do regime hídrico na caverna devido à marcante sazonalidade climática da região.

Considerando a alta diversidade de peixes presente na área de estudo, o considerável nível de alteração antrópica na caverna Gruta Casa de Pedra e a exploração mineral na área cárstica, medidas de conservação para as cavernas da região são necessárias.

Agradecimentos

Agradecemos ao Dr. Paulo Henrique Franco Lucinda (Laboratório de Ictiologia Sistemática – Neamb/UFT) e aos biólogos Anderson Brito e Iriene Siqueira pela ajuda na identificação dos peixes, ao Sandro Secutti (Laboratório de Estudos da Fauna Subterrânea – IB/USP) pela leitura e contribuições do texto, ao Tocantins Espeleo Grupo (TEG) pelo apoio nas expedições, em especial a Saulo da Rocha e Gilney Pereira, e ao Geógrafo Aion A. Silva pelo mapa. Também agradecemos aos biólogos Isaac Ribeiro, Luciana Damasceno, Wanieuilli Pascoal, Glauco Bueno e Leandro Amorim pela ajuda nas coletas.

O presente trabalho foi realizado com o apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq.

Referências

- Bichuette ME, Trajano E. 2003. Epigeal and subterranean ichthyofauna from the São Domingos karst area, Upper Tocantins River basin, Central Brazil. *Journal of Fish Biology* 63(5): 1100-1121.
- Brasil: Ministério do Meio Ambiente e Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. 2001. Plano de manejo do Parque Nacional do Araguaia - TO. Brasília.
- De Paula MJ, Akama A, Morais F. 2012. Ictiofauna epígea e hipógea da área cárstica de Pindorama do Tocantins - TO. *Espeleo-Tema* 23(1): 23-30.
- Ferreira E, Zuanon J, Santos G, Amadio S. 2011. A ictiofauna do Parque Estadual do Cantão, Estado do Tocantins, Brasil. *Biota Neotropica* 11(2): 277-284.
- Gallão JE, Bichuette ME. 2012. A lista de fauna ameaçada de extinção e os entraves para a inclusão de espécies – o exemplo dos peixes troglóbios brasileiros. *Natureza & Conservação* 10(1): 83-87.
- Kury AB, Chagas-Jr A, Giupponi APL, Gonzáles AP. 2010. Amblypigi, Opiliones, Schizomida, Scorpiones and Chilopoda, Tocantins, Brazil. *Check List* 6(4): 564-571.
- Martins ICM, Soares VP, Silva E, Brites RS. 2002. Diagnóstico ambiental no contexto da paisagem de fragmentos florestais naturais “ipucas” no município de Lagoa da Confusão, Tocantins. *Revista Árvore* 26(3): 299-309.
- Mattox GMT, Bichuette ME, Secutti S, Trajano E. 2008. Surface and subterranean ichthyofauna in the Serra do Ramalho karst area, northeastern Brazil, with updated lists of Brazilian troglobitic and troglophilic fishes. *Biota Neotropica* 8(4): 145-152.
- Pontalti AL. 2010. Evolução espeleogenética da Gruta Casa da Pedra, Lagoa da Confusão – TO, Brasil. (Monografia) – Universidade Federal do Tocantins. Tocantins, Porto Nacional.
- Proudlove GS. 2010. Biodiversity and distribution of the subterranean fishes of the world. In: Trajano E, Bichuette ME, Kapoor BG, editors. *Biology of Subterranean Fishes*. Science Publ. Enfield p41-63.
- Reis RE, Kunllander SO, Ferraris Jr CJ. 2003. *Check List of Freshwater Fishes of South and Central America*. EDIPUCRS.
- Ribeiro MCLB, Petrere M, Juras AA. 1995. Ecological integrity and fisheries ecology of the Araguaia – Tocantins river basin, Brazil. *Regulated Rivers: Research & Management* 11: 325-350.
- Secutti S, Bichuette ME. 2013. Ictiofauna da área cárstica de Presidente Olegário, Estado de Minas Gerais, com ênfase nas espécies subterrâneas. *Revista da Biologia* 10(2): 13-20.
- Seplan: Secretária do Planejamento. 2008. Atlas do Tocantins: subsídios ao planejamento da gestão territorial. Palmas.
- Silva MS, Liria CCS, Sampaio FAC, Ferreira RL. 2012. Transitory aquatic taxocenosis in two neotropical limestone caves. *Revista Brasileira de Espeleologia* 2(1): 29-41.
- Silva WM, Bueno GBF, Porto JNL, De Paula, MJ. 2011. Ictiofauna hipógea de uma área cárstica na Lagoa da Confusão, TO. In: 31º Congresso Brasileiro de Espeleologia, UEPG, Ponta Grossa, PR, Livro de Resumos p463-476.
- Tejerina-Garro FL, Fortin R, Rodriguez MA. 1998. Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes* 51: 399-410.
- Trajano E, Bichuette ME. 2006. *Biologia Subterrânea - Introdução*. 1º ed. São Paulo-SP, Redespeleo Brasil, v.1.
- Trajano E, Bichuette ME. 2010. Subterranean of Fishes the Brazil. In: Trajano E, Bichuette ME, Kapoor BG, editors. *Biology of Subterranean Fishes*. Science Publ. Enfield p333-355.
- Trajano E, Secutti S, Mattox GMT. 2009. Epigeal and subterranean ichthyofauna in Cordisburgo karst area, eastern Brazil. *Biota Neotropica* 9(3): 277-281.
- Trajano E. 2013. Variações anuais e infra- anuais em ecossistemas subterrâneos: implicações para estudos ambientais e preservação de cavernas. *Revista da Biologia* 10(2): 1-7.
- Vari RP, Malabarba LR. 1998. Neotropical Ichthyology: an overview. In: Malabarba LR, Reis RE, Vari RP, Lucena ZMS, Lucena CAS, editors. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs p1-11.